

Eucreodi hervorbrechen, während die übrigen Creodontier ohne Nachkommen erlöschen, daß die Artiodactylen im Oligocän eine plötzliche, fast unübersehbare Aufspaltung erleben usf. — eine Vermehrung entsprechender Tatsachen ließe sich noch beliebig anführen — macht auch hier die zweite Möglichkeit einer explosiven Aufspaltung wahrscheinlicher, ganz abgesehen davon, daß andernfalls die Placentaler grundsätzlich andere Verhältnisse zeigten, als das sonst überall festzustellen ist.

Anmerkungen

¹⁾ Außer den im Literaturverzeichnis zum ersten Teil genannten Arbeiten wären zu diesem Abschnitt in erster Linie noch folgende zu nennen, wobei ausdrücklich bemerkt sei, daß auch hier wieder eine bewußte Beschränkung auf wichtigere Arbeiten erfolgt ist.

1. ANDRÉE, K., Zur Kenntnis der Crustaceen-Gattung *Arthropleura* JORDAN, und deren systematische Stellung. Palaeontogr., Bd. 57, Stuttgart 1910.
2. — Weiteres über das karbonische Arthrostrakengenus *Arthropleura* JORDAN. Ibidem, Bd. 60, 1913.
3. CALMANN, W. T., On *Arthropleura Moyseyi* n. sp. from the coal-measures of Derbyshire. Geolog. Magaz., London 1914.
4. GEMMELLARO, G. G., I Crostacei dei calcari con Fusulina. Mem. Soc. Ital. scienc. ser. 3, Vol. 8, 1890.
5. GERSTÄCKER, A., Isopoda und Amphipoda in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, 2. Abt., Leipzig, 1901.
6. GLAESSNER, M., Zur Frage der ältesten fossilen Krabben. Centralbl. f. Min. usf. Abt., B., 1928.
7. KIRKBY, J. W., On some Permian fossils from Durham. Quarterly journ. geol. soc. London, Vol. 13, London, 1857.
8. POMPECKJ, J. F., *Crustacea*, Paläontologie. Handwörterbuch der Naturwissensch. Bd. 2, 1912.
9. — *Gigantostraca* und *Scorpionida*. Paläontolog. Zeitschr., Bd. 5, Berlin, 1923.
10. RICHTER, RUD., Vom Bau und Leben der Trilobiten. I. Das Schwimmen, Senckenbergiana, Bd. 1, 1919.
11. — Vom Bau und Leben der Trilobiten. II. Der Aufenthalt auf dem Boden. Der Schutz, die Ernährung. Ibidem, Bd. 2, 1920.
12. — Vom Bau und Leben der Trilobiten, III/IV. Beziehungen zwischen Glatze und Magen. Die Versteifungen der Schale und daraus hervorgehende Konvergenzen. Palaeontol. Hungarica, Vol. I, Budapest, 1923.
13. — Vom Bau und Leben der Trilobiten, V.
14. — Vom Bau und Leben der Trilobiten, VI, Palaeozoologische Bemerkungen zu STORCHS „Phyllopoden-Fanggerät“ bei den Trilobiten. Zoolog. Anzeiger, Bd. 65, Leipzig, 1926.
15. STEINMANN, G., *Bostrichopus* und die Scutigeriden. Paläontolog. Zeitschr. Bd. 11, Berlin, 1929.

16. STRAELEN, V. VAN, Sur un Amphipode des terrains pétrolières de Pechelbroun (Alsace). Acad. royale d. Belg. Bull. de la classe d. Sciences, 1924.
17. — Contribution à l'étude des Isopodes méso- et éozoïques. Acad. royale d. Belg. Classe d. sciences, Mémoires, Coll. in 4^o, 2. sér. Bd. 9, 1928.
18. TRAUTH, F., Über einige Crustaceenreste aus der alpinmediterranen Trias. Ann. d. k. k. Naturhist. Hofmuseums, Wien, Bd. 32, 1918.
19. ULRICH, E. O., The lower Silurian Ostracoda of Minnesota. The Geology of Minnesota, Vol. III, Palaeontology, Part 2, 1897.
20. VALDIVIA, Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Exped. auf dem Dampfer Valdivia 1898—1899. *Amphipoda*, I. *Hyperüidae* v. A. BEHNING, Bd. 19, 1925. II. *Scinüdae* v. E. WAGLER, Bd. 20, 1926. III. *Gammariden* v. A. SCHELLENBERG, Bd. 23, 1926. *Copepoda*. 1—4, (Gattung *Oithona*, *Copilia*, *Cephalophancs*, *Rhincalanus*), Bd. 23, 1917—1927.
21. WALCOTT, CH. D., Middle cambrian *Branchiopoda Malacostraca, Trilobita* and *Mero-stomata*. Smithson. Miscell. Coll. Vol. 57 (Cambrian Geol. and Paleont., II, 6), Washington, 1912.
22. — Appendages of Trilobites. Smithson. Miscell. Coll. Vol. 67, (Cambrian Geol. and Paleont., IV, 4), Washington, 1918.
23. WOODWARD, H., On some supposed fossil remains of Arachnida (?) and Myriapoda from the english Coal-measures. Geolog. Magaz., London, 1873.
24. — Contributions to our knowledge of the genus *Cyclus*. Ibidem, 1894.
25. ZITTEL, K. A. — BROILI, F., Grundzüge der Palaeontologie, Bd. 1, Wirbellose, 6. Aufl., 1924.

²⁾ Da den Chaetopoden die Fähigkeit, geringelte, geißelförmige Segmentanhänge hervorzubringen, tatsächlich zukommt, so die fast antennenähnlichen Cirren der Sylliden, die an jedem Segment auftreten, kann auch von dieser Seite aus keine innere Unwahrscheinlichkeit in dieser Annahme liegen.

³⁾ Die Entfaltung der Crustaceen im einzelnen hier zu besprechen, führt zu weit. Auf einige bemerkenswerte Tatsachen sei jedoch hingewiesen: die Tatsache, daß die kambrischen „Phyllopoden“ zum Teil noch keine echten Blattfüße besitzen, sondern noch wohl gegliederte normale Spaltbeine — z. B. *Burgessia* WALCOTT —, bestätigt es, daß der Spaltfußtypus auch innerhalb der Phyllopoden das ursprüngliche ist. Formen mit notostrakem Panzer und gestielten Augen — wie z. B. *Naraoia* WALCOTT — dürften für die Richtigkeit der Annahme sprechen, daß auch die Anostraken mit ihren gestielten Augen ein Karapax-tragendes Stadium durchlaufen haben, vgl. auch *Waptia*, eine Form, die zweifellos zu den „Phyllopoden“ (im weiteren Sinne) zu zählen ist, aber sicher keine Übergangsform zwischen Entomostraken und Malacostraken darstellt, wie WALCOTT annimmt. Die Malacostraken treten ja gleichzeitig auf, und zwar mit typischen Archaostraken (*Hymenocarina*), d. h. mit Formen, deren Karapax nach dem conchostraken Bauplan (zweiklappig) gebaut ist, während der Karapax von *Waptia* notostrak (Bauplan der Apodiden) ist. Der notostrake Cephalothoraxpanzer der höheren Malacostraken ist nun nicht homolog dem notostraken der Apodiden und von *Waptia*, sondern geht auf den zweiklappigen der Archaostraken und *Nebalia* zurück, wie selbst die Dekapoden noch daran erkennen lassen, daß während der Häutung der Karapax in der dorsalen Medianlinie aufgelöst wird, d. h. vorübergehend wieder zweiklappig wird. Außerdem zeigt das eindeutig der auch bei Dekapoden noch vorhandene Schalenschließmuskel der Nebalien, der nur bei einem primär zweiklappigen Karapax verständlich ist.

Besonderes Interesse verdienen die auf das Mittelkambrium beschränkten Marrelliden WALCOTT; in dieser Familie wollte WALCOTT die Übergangsgruppe zwischen Phyllopoden und Trilobiten sehen: die Trilobiten sollten nämlich über die Marrelliden aus Phyllopoden hervorgegangen sein. Das Unwahrscheinliche dieser Annahme, schon aus den oben erläuterten Gesichtspunkten, wird durch Abbildung und Beschreibung von WALCOTT in jeder Hinsicht bestätigt. Wenn der Rumpf von *Marrella*

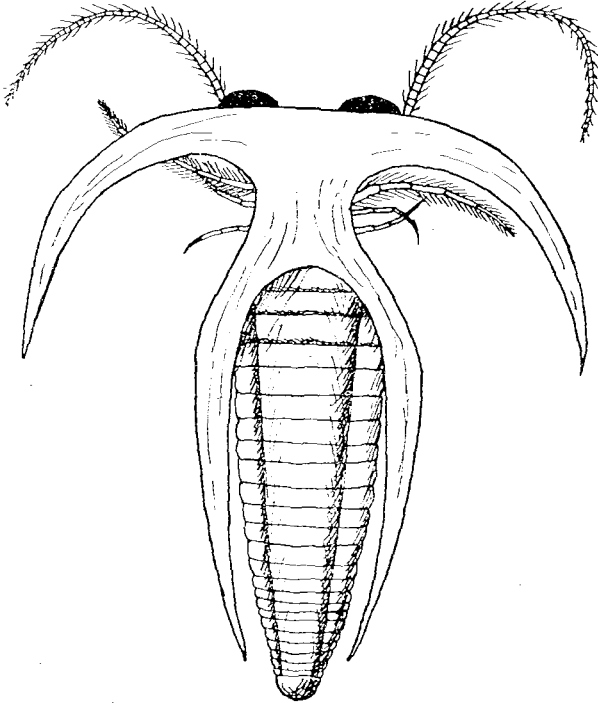


Fig. 75. *Marrella* WALC., Mittelkambrium (nach d. Abbildungen WALCOTTs rekonstruiert).

mit seinen 24 Segmenten vollkommen homonom ist und an jedem Rumpfsegment ein Paar normaler mit Epipoditen versehener Spaltbeine sitzt, so ist das ein wesentlich primitiveres Verhalten als bei den Phyllopoden, die eine Differenzierung in Thorax und Abdomen erkennen lassen — und zwar ausnahmslos auch die kambrischen Formen. — Das letzte extremitätenlose Schwanzsegment — „Abdomen“ WALCOTTs — kann dem nicht widersprechen; es ist dem im allgemeinen extremitätenlosen Telson homolog und hat mit dem Abdomen der Phyllopoden nichts zu tun. Wenn die Homonomie des Rumpfes die Marrelliden sonach stark den Trilobiten nähert, so besteht in der Ausbildung der Mandibel- und der beiden Maxillenpaare, sowie in der Tatsache, daß das Extremitätenpaar des zweiten Kopfsegments schon zu einer Antenne umgebildet ist, eine Spezialisierung, die den Trilobiten noch abgeht, die aber die Phyllopoden schon besitzen. Man könnte aus diesen Verhältnissen höchstens die Annahme ablesen, daß die Marrelliden Abkömmlinge von primitivsten Trilobiten sind, die sich in der Richtung auf Phyllopoden hin entwickeln.

Dem steht jedoch der eigenartige Karapax entgegen, der, relativ kurz, fast sämtliche Thoraxsegmente freiläßt, sich dafür aber in zwei langen Stacheln bis über das Hinterende des Körpers fortsetzt und vorn zwei hornähnliche lange Stacheln — von WALCOTT unter Vorbehalt als Antennulen gedeutet — nach den Seiten entsendet. Der notostrake Karapax der Phyllopoden ist demgegenüber stets als nur einfache Hautduplikatur gebildet. Die Karapaxbildung der Marrelliden steht somit vollkommen isoliert unter sämtlichen Crustaceen. Das läßt sich meines Erachtens nur in der Weise deuten: wie sich von primitivsten, homonom gegliederten, benthonischen Trilobiten-ähnlichen Formen durch Übergang zu pelagischer Lebensweise der Archaeostraken-Typus und der Phyllopoden-Typus gebildet haben, unter Entwicklung eines Karapax und Hand in Hand damit Differenzierung des Rumpfes in Thorax und Abdomen, so stellen die Marrelliden einen weiteren, diesen beiden gleichwertigen Typus dar, der den Übergang ins Pelagial durch Bildung mächtiger Schwebestacheln von dem zu einem kleinen Karapax umgebildeten Kopfschild aus bewerkstelligte; da infolgedessen eine Cephalothoraxbildung fehlt, setzt auch keine Differenzierung des Rumpfes in Thorax und Abdomen ein. Die Marrelliden bleiben in dieser Hinsicht auf dem Trilobitenstadium stehen; sie erlöschen als „fehlgeschlagene Anpassung“ rasch wieder; vgl. das analoge Verhalten der Antiarchen bei den Vertebraten.

Die Marrelliden stellen keine Zwischengruppe dar, sondern sind eine selbständige — als *Marrellomorpha* — den Phyllopoden und Malacostraken gleich zu stellende Gruppe zu betrachten.

Ähnlich verhält es sich auch mit den beiden von WALCOTT aufgestellten und zu den Merostomen gerechneten Unterordnungen der *Aglaspina* und *Limulava*. WALCOTT wollte in diesen — von der Ansicht ausgehend, daß in den kambrischen Faunen vor allem Übergangsformen gefunden werden müßten — die Übergangsformen zwischen den Crustaceen und den Merostomen sehen. Dieser Deutung der Fauna ist schon verschiedentlich widersprochen worden, so VERSLUYS 1923; denn die Merostomen sind ja zweifellos Abkömmlinge von terrestrischen Formen, im Gegensatz zu den Crustaceen (vgl. im folgenden Kapitel). Tatsächlich sind denn auch die *Aglaspina* und die *Limulava* nach allem, was wir von ihnen wissen echte Crustaceen; so fehlt ihnen das für die Merostomen charakteristische Metastoma, dagegen ist ein Epistom vorhanden. Der Kopf besitzt fünf Paar von Extremitätenanhängen, wie ausnahmslos bei sämtlichen Crustaceen und in scharfem Gegensatz zu den Merostomen und den Arachnoideen überhaupt. Von diesen fünf Kopfextremitätenpaaren ist das erste als Antenne, die folgenden sind nicht als Gehbeine, sondern als Kieferbeine ausgebildet. Die 8—11 folgenden Thorakalsegmente besitzen Spaltbeine — besonders deutlich bei den *Aglaspina*, während sie bei den *Limulava* etwas stärker rückgebildet sind. Die Atmungsorgane sind — ebenfalls wie bei den Crustaceen — Kiemen, die als Hautausstülpungen an den Basalgliedern der Extremitäten gebildet sind. Außerdem hat die Dreiteilung der Thorakalsegmente der *Aglaspina*

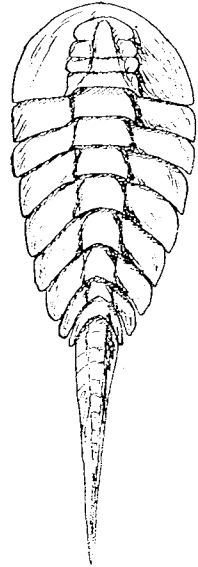


Fig. 76. *Molaria* WALCOTT (*Limulava*), Mittelkambrium (nach d. Abbildungen WALCOTTs).

in Rhachis und Pleuren keinerlei Analogon bei den Merostomen; ebensowenig der Schwanzfächer der *Limulava*, der, soweit ein Urteil möglich ist, wie bei den höheren Krebsen, unter Mitwirkung der zu Uropoden umgewandelten Spaltbeine des vorletzten Segments gebildet ist.

Was bei beiden Gruppen an Merostomen erinnert, ist einzig die äußere Körperform, die aber nur besagt, daß eine ähnliche Anpassungsrichtung vorliegt. Die Organisation ist die typischer Crustaceen. Es liegt sonach auch hier keine Übergangsgruppe vor, sondern wiederum nur, wie bei *Marvellomorpha* ein selbständiger Anpassungstyp des Crustaceenstamms, dem aber offensichtlich keine eigene Entwicklungsfähigkeit zukam.

Eine spezielle Durcharbeitung des kambrischen Crustaceenmaterials unter diesen Gesichtspunkten dürfte eine Reihe wichtiger Ergänzungen bieten. Hier konnte es sich nur um einzelne Hinweise handeln.

4) Eine Zusammenstellung auch nur der wichtigeren Literatur über die Stammesgeschichte der Vertebraten ist natürlich ausgeschlossen. Eine solche kann hier umso eher entbehrt werden, als auf Einzelheiten in der kurzen Zusammenstellung ja sowieso verzichtet werden mußte. Einzelheiten und weitere Literaturnachweise sind im übrigen jederzeit aus der hier angeführten Literatur zu ersehen. Es sind nur prinzipiell wichtige Arbeiten, vor allem neueren Datums zusammengestellt, die als unmittelbare Grundlage der oben gegebenen Darstellung gelten können:

1. DOLLO, L., Sur la phylogénie des Dipneustes. Bull. de la soc. belge de Géol., d. Pal. et d'Hydrog. Bd. 9, Brüssel, 1895.
2. HENNIG, E., Gyrodus und die Organisation der Pycnodonten. Paläontograph., Bd. 53, 1906.
3. — Die Säugerzähne des württembergischen Rhät-Lias-Bonebeds. N. Jahrb. f. Miner. usf. Beil. Bd. 46. 1921.
4. HARNISCH, Mitteilung über „Atmungsfunktion der Schwimmblase bei *Lepidosteus*“ nach G. POTTER. Die Naturwissenschaften, Berlin, 1928, pag. 596.
5. HUENE, F. V., Die Dinosaurier der europäischen Triasformation, mit Berücksichtigung der außereuropäischen Vorkommnisse. Geol. Pal. Abh. Supplementband I, Jena, 1907—1908.
6. — Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Ibidem, Bd. 17, (N. F., Bd. 13), Jena, 1914.
7. — Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin, Borntraeger, 1922.
8. — Ein neuer Polycosaurier aus der unteren Permformation Sachsens. Geol. Pal. Abh. N. F., Bd. 14, Jena, 1925.
9. — Die Bedeutung der *Sphenosuchus*-Gruppe für den Ursprung der Krokodile. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 38, Berlin, 1925.
10. — Zur Frage der phylogenetischen Bedeutung des Wirbelbaues der Tetrapoden. Paläontolog. Zeitschr., Bd. 7, Berlin, 1926.
11. — Gondwana-Reptilien in Südamerika. Paläontologia Hungarica. Bd. 2, Budapest, 1926.
12. JAFKEL, O., Über die Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 55, 1903.
13. — Über die Beurteilung der paarigen Extremitäten. Sitzungsber. d. Preuß. Akad. d. Wissensch., Bd. 26, Berlin, 1909.
14. — Die Wirbeltiere. Berlin, 1911.

15. JAEKEL, O., Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt, II. *Testudinata*. Paläontol. Zeitschr. Bd. 2, Berlin, 1916.
16. — Die Mundbildung der Placodermen. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, Jahrg. 1919.
17. — Die Atemorgane der Wirbeltiere in phylogenetischer Beleuchtung. Zoolog. Anzeiger, Bd. 70, 1927.
18. — Der Kopf der Wirbeltiere. Ergeb. d. Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 27, Berlin. 1927.
19. KIAER, J., The Downtonian fauna of Norway, I. *Anaspida* with a geological introduction. Vidensk. Selsk. Skrifter, Math. nat. KL. Nr. 6. Oslo 1924.
20. NOPCSA, F. V., Die Familien der Reptilien. Fortschr. d. Geol. und Paläont. Heft 2, Berlin, Borntraeger, 1923.
21. SCHAUNSLAND, H., Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. In HERTWIG, O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena, 1901—1902.
22. SCHWARZ, H., Über die Wirbelsäule und die Rippen der holospondylen Stegocephalen. Beitr. zur Paläont. und Geol. Österr.-Ung. u. d. Orients. Bd. 21, 1906.
23. SIMPSON, G. G., Mesozoic Mammalia, I. American Triconodonts. Amer. Journ. of Science, 1925. II. *Tinodon* and its allies. Ibidem, 1925. III. Preliminary comparison of jurassic mammals. Ibidem, 1925. IV. The Multituberculates as living animals. Ibidem, 1926.
24. — A catalogue of the mesozoic Mammalia in the geological department of the British Museum. London, 1928.
25. STENSJÖ, E., Über zwei Coelacanthiden aus dem Oberdevon von Wildungen. Paläontol. Zeitschr. Bd. 4, 1922.
26. — On the head of the Macrophtalichtyids. Chicago, Field Museum of natur. Hist. Geol. ser. Vol. 4, 1925.
27. — The Downtonian and devonian Vertebrates of Spitsbergen Pt. I, Cephalaspida. Det Norske Vidensk. Akademie in Oslo, 1927.
28. SUSHKIN, P., On the modifications of the mandibular and hyoid arches and their relations to the brain case in the early Tetrapoda. Paläontol. Zeitschr. Bd. 8, 1926.
29. WATSON, D. M. S., The carboniferous *Amphibia* of Scotland. Palaeontogr. Hungarica, Bd. 1, Budapest, 1926.
30. — The evolution and origin of the *Amphibia*. Philosoph. Transactions, Royal society London, Ser. B., Bd. 214, 1926.

B. Vergleich der einzelnen Entwicklungsabläufe

1. Vergleich des Entwicklungsablaufs von Crustaceen und Vertebraten

Die Gegenüberstellung der Entwicklungsabläufe zweier in sich abgeschlossener Tierstämme im vorhergehenden zeigt auffallende Parallelität fast bis in Einzelheiten. Wie die Trilobiten unter den Crustaceen, so stellen die silurischen, gepanzerten Cyclo-

stomen unter den Vertebraten eine ausgesprochen ancestrale Gruppe dar, die aber in beiden Fällen nicht in generalisierten Stammformen, sondern mit einer Reihe typischer, wohl ausgeprägter Anpassungsformen erscheint. In beiden Fällen treten die unmittelbaren Abkömmlinge der ancestralen Gruppe rasch zurück: die Trilobiten erlöschen mit dem Paläozoikum, nachdem sie ihre Hauptentfaltung schon im älteren Silur durchgemacht haben; die Cyclostomen leben postdevonisch nur noch in wenigen, stark degenerativen Relikten weiter. In beiden Fällen ist es ein grundsätzlicher Wechsel der Lebensweise, der den eigentlichen Anstoß zu einer Weiterbildung und Differenzierung, zur Entstehung neuer Organisationsmerkmale abgibt, während das Verharren bei der ursprünglichen Lebensweise den ursprünglichen Bauplan ohne grundsätzliche Modifikationen stabilisiert. Bei den Crustaceen ist es der Übergang aus dem vagilen Benthos ins Pelagial, der zur Karapaxbildung und damit zur Heteronomie der Körpersegmente führt — dadurch eine grundsätzliche Neuorientierung des Körpers bedingend —, sowie die Umbildung des zweiten Kopfextremitätenpaares zu einer Ruder-, sekundär einer Sinnesantenne veranlaßt. Bei den Vertebraten ist es der Übergang von aquatischer zu amphibischer, evtl. terrestrischer Lebensweise, der die Bildung der beiden Extremitätenpaare und die Neugestaltung der Atmungsorgane, z. T. vielleicht auch die Herausbildung der Gnathostomie verursacht.

In beiden Fällen erfolgt die Umstellung nicht allmählich; Übergangsformen fehlen vollkommen und ausnahmslos; es scheint vielmehr ein rascher, sprunghafter Vorgang vorzuliegen. In beiden Fällen erfolgt die Umgestaltung auch nicht nach einem einheitlichen Plan in ganz bestimmter Spezialisationsrichtung, sondern sie tritt auf zahlreichen, grundsätzlich verschiedenen Wegen auf (*Phyllopoda anostraca*, *notostraca*, *conchostraca*, *Malacostraca*, *Cirripedia*, *Marrellomorpha*, *Limulava-Aglaspina*, bzw. *Antiarchi*, *Arthrodira*, Selachier, Crossopterygier). Es werden gewissermaßen die verschiedenen Möglichkeiten, auf denen die Umgestaltung des Grundtypus erfolgen kann, verwirklicht.

Die Weiterentwicklung dieser primär vollkommen gleichwertigen Bauplantypen, dieser verschiedenen Reaktionsmöglichkeiten auf die neuen Lebensverhältnisse erfolgt in allen Fällen unter starrer Festhaltung des jeweiligen Bauplans. Es gibt keine Brücke, die von den Selachiern zu den Crossopterygiern führt, wie ja schon längst erkannt ist; und es gibt keinen Übergang von

dem Antiarchen-Typus zu irgend einer andern Vertebratengruppe. Ebenso wenig gibt es einen Übergang vom phyllopoden zum malacostraken Crustaceentyp oder von den Marelломorpha zu den Phyllopoda. Der einmal vorhandene Bauplan ist die einzige Basis, auf der eine weitere Differenzierung statthaben kann.

Charakteristisch ist nun der Ablauf der weiteren Entwicklung bei den verschiedenen Bauplantypen. Es zeigt sich nämlich, daß nur wenige davon weitere Entwicklungsfähigkeit besitzen; so sind es unter den Vertebraten nur die Crossopterygier, die aufsteigende und fortschreitende Differenzierung erleben; unter den Crustaceen sind es allein die *Malacostraca* und die *Phyllopoda conchostraca*. Alle andern scheiden frühzeitig aus, sei es, daß sie nur eine absteigend degenerative Entwicklung ohne reichere Entfaltung durchmachen, wie die Selachier oder die *Phyllopoda anostraca* und *notostraca* — die Cirripedier, deren Entwicklung nicht zu übersehen ist, müssen uüberücksichtigt bleiben —, sei es, daß sie gänzlich erlöschen, wie die *Antiarchi* und *Arthrodira* oder die *Marvelломorpha* und *Limulava-Aglaspinga*.

Was diese erste Entfaltung des ganzen Stammes, das zeigt in fast schematisch gleicher Weise wiederkehrend die Entfaltung der eine aufsteigende Entwicklung besitzenden Bauplantypen. Es genügt, an die Entfaltung, der auf die Archaeostraken folgenden Entwicklungsstufe der Pygocephalomorphen zu erinnern, von der die Arthrostraken, Cumaceen, Schizopoden, Dichelopoden, Stomatopoden und Dekapoden ausstrahlen, während den Archaeostraken hier die gleiche Rolle zufällt, wie auf der vorhergehenden tieferen Stufe den Trilobiten. Der gleiche Ablauf wiederholt sich innerhalb der Dekapoden. Bei den Vertebraten gilt genau dasselbe, vgl. die Entfaltung der Tetrapoden, die Entfaltung der Diapsiden auf der nächst höheren Stufe usf.

Wenn sonach rein äußerlich morphologisch der Entwicklungsablauf auf jeder Entwicklungsstufe wieder derselbe ist, so ist naturgemäß auf der andern Seite auf jeder nächsthöheren Entwicklungsstufe die Differenzierungsmöglichkeit weiter eingeengt; sie erfolgt auf jeder Entwicklungsstufe gewissermaßen auf einer andern Ebene, betrifft ein immer weniger grundsätzliches Organisationsmerkmal. Während die Bauplandifferenzierung der ersten Entfaltung des Vertebratenstamms grundsätzlich nur die Umgestaltung der Atmungsorgane, die Bildung der Gnathostomie und der Extremitäten betrifft — Organisationsmerkmale, die damit in

den einzelnen Gruppen jeweils festgelegt sind —, so ist es auf der zweiten Stufe der Embolomeri die Wirbelsäule, die eine grundsätzliche Neuorganisation erlebt. Auf der Stufe der Reptilien ist der Bauplan der Wirbelsäule als einer gastrozentralen festgelegt, es sind nur noch Modifikationen derselben möglich, die grundsätzliche Differenzierung betrifft den Schädel usw. Gleiches zeigen die Crustaceen.

Dieser Vergleich zeigt zunächst, daß
 alle Entwicklung zyklisch abläuft,
 und zwar in der Weise, daß dem Großzyklus des Stammes oder der Klasse die Entwicklungen der Ordnungen, Familien usw. als Zyklen mit gewissermaßen geringerer Wellenlänge eingeschachtelt sind. Innerhalb jedes Entwicklungszyklus sind deutlich zwei Stadien unterscheidbar:

1. ein Stadium, in dem der Grundtypus eine explosive Aufspaltung in eine Reihe möglicher Baupläne und Anpassungstypen erfährt, Baupläne natürlich jeweils im Rahmen des zugrunde liegenden Grundtypus.
2. ein Stadium, in dem die einmal gebildeten Baupläne ihre folgerichtige Ausgestaltung erfahren, in dem aber keine grundsätzliche Neubildung, die über den Rahmen dieser Baupläne hinausgreift, mehr entsteht.

2. Diskussion der Möglichkeit einer Verallgemeinerung

Das Ergebnis im vorhergehenden ist gewonnen aus dem Vergleich des Entwicklungsablaufs in zwei Tierstämmen. Kommt ihm allgemeinere Bedeutung zu? Ist Verallgemeinerung auf die Gesamtheit der Tierwelt möglich? Schon die Tatsache der grundsätzlichen und vollständigen Übereinstimmung bei zwei selbständigen, voneinander ganz unabhängigen Tierstämmen macht dies wahrscheinlich. Darüber hinaus ist es die ausnahmslose Wiederkehr des gleichen Entwicklungsmodus bis in kleinste systematische Einheiten herunter — auch der Entwicklungsablauf der Art, ja des Individuums ist ja der gleiche —, die für die Möglichkeit einer Verallgemeinerung spricht. Doch aber ist, ehe auf diese Ergebnisse allgemeinere Folgerungen aufgebaut werden, eine Prüfung dieser Frage notwendig. Leider ist nun eine entsprechende Analyse des Entwicklungsganges durch die übrigen Tierstämme hindurch mit der gleichen Sicherheit, wie bei den Crustaceen und Vertebraten, vorläufig nicht möglich. Immerhin lassen sich gewisse Grundzüge erkennen, wenigstens bei den besser bekannten Gruppen.

A. Die Entfaltung der Arthropoden¹⁾

Von den drei Stämmen der Arthropoden — *Crustacea*, *Tracheata*, (Protracheaten, Myriapoden, Insekten), *Arachnoidea* — sind in den vorhergehenden Abschnitten die Crustaceen eingehend analysiert worden. Nicht berührt wurde bisher die Frage nach den Beziehungen der Crustaceen zu den beiden anderen Arthropodenstämmen, die im folgenden zunächst noch kurz diskutiert werden sollen.

Es fehlt nicht an Versuchen, die drei Arthropodenstämme aufeinander zurückzuführen. Die meisten gingen von der Vorstellung aus, daß die Crustaceen die primitivsten Arthropoden seien und den Ausgangspunkt auch für die beiden anderen Gruppen darstellten. So sei nur an die Versuche WALCOTTS erinnert, die Merostomen von Trilobiten abzuleiten, oder an die Hypothese HANDLIERSCHS, die später auch von STEINMANN aufgegriffen wurde, daß die Insekten auf Trilobiten zurückgehen. Auch die vielen Versuche, Zusammenhänge zwischen *Limulus* und den Trilobiten zu konstruieren, seien hier erwähnt. Auf der andern Seite freilich wurde auch die Ansicht vertreten, daß die Tracheaten — über die Protracheaten — unmittelbar auf Anneliden zurückgehen, also keine direkten Beziehungen zu den Crustaceen beständen.

Gemeinsam der Gesamtheit der Arthropoden ist

1. die metamere Körpergliederung,
2. die Chitinpanzerung der Körperoberfläche (die allerdings sekundär verloren gehen kann),
3. das Vorhandensein gegliederter Extremitäten,
4. das Vorhandensein von Respirationsorganen,
5. das Vorhandensein eines Augen tragenden Kopfes mit der Mundöffnung,
6. die Ausbildung des ersten Extremitätenpaares als Fühler.

Diese Merkmale kommen sonach der Stammform der Arthropoden zu. Besondere Kauextremitäten fehlten jedoch zweifellos noch. Der Körper war annelidenähnlich homonom gegliedert. Was eine derartige Form von Anneliden unterscheidet, ist das Vorhandensein gegliederter Extremitäten und von Augen, sowie des Fühlerpaares am Kopf, Merkmale, die in korrelativem Zusammenhang zueinander stehen, indem sie Anpassungsmerkmale an eine lebhaftere Lebensweise sind.

Dieser Grundtypus der drei Arthropodenstämme ist nun jeweils in grundsätzlich verschiedener Weise modifiziert, und zwar

1. hinsichtlich der Herausbildung der Heteronomie, indem bei den Arachnoideen die Aufnahme flüssiger Nahrung beibehalten wurde, so daß eine Umbildung der vorderen Extremitätenpaare im Dienste der Nahrungsaufnahme nicht erfolgte — die hinteren, dem Fühlerpaar folgenden Extremitätenpaare, behalten ihre Funktion als Bewegungsorgane —, während bei den Tracheaten und Crustaceen ein Übergang zu fester Nahrung erfolgte, so daß bei den Tracheaten die drei auf das Fühlerpaar folgenden, bei den Crustaceen die vier nächstfolgenden Extremitätenpaare zu Mundwerkzeugen umgewandelt wurden, während die Gehfunktion auf die hinteren Paare beschränkt wird; mit andern Worten: Crustaceen und Tracheaten nehmen die vorderen vier bzw. drei Körpersegmente in einen selbständigen Kopf herein, während bei Arachnoideen ein selbständiger Kopf sich nicht herausbildet.
2. hinsichtlich der Atmungsorgane. (Die Herausbildung derselben ist unmittelbare Folge der stärkeren Chitinisierung der Körperoberfläche, so daß diffuse Hautatmung ausgeschlossen ist.) Die Respirationsorgane der Crustaceen sind entsprechend der primär aquatischen Lebensweise als verästelte Hautausstülpung (Kiemen), die der Tracheaten und Arachnoideen entsprechend ihrer primär terrestrischen Lebensweise als Hauteinstülpungen (Tracheen, bzw. Tracheenlungen) entstanden und gebildet.
3. hinsichtlich der Extremitäten, die bei den aquatischen Crustaceen als Spaltbeine, bei den terrestrischen Tracheaten und Arachnoideen als einästige Gehbeine angelegt sind.

Daraus geht eindeutig hervor, daß die erste Differenzierung der drei Arthropodenstämme durch eine primär verschiedene Anpassungsrichtung bedingt war, daß mit andern Worten ein Übergang von einem zum andern ausgeschlossen ist. Es sind drei verschiedene mögliche Bauplantypen des anneloiden Grundtypus. Und das wird auch durch das paläontologische Material bestätigt: denn alle Versuche, zwischen Trilobiten und den Arachnoideen über *Limulus* eine Brücke zu schlagen, können als nicht stichhaltig gelten; ebenso

die Versuche WALCOTTS einen Übergang zwischen Crustaceen und Merostomen zu konstruieren (*Limulava*, vgl. oben) — vgl. auch VERSLUYS und POMPECKJ. Auch die Ableitung der Insekten unmittelbar von Trilobiten ist trotz den eingehenden Vergleichen HANDLIRSCHS in keiner Weise haltbar, zudem da die Bildung pleurenähnlicher Duplikaturen der Segmente, auf die HANDLIRSCH für die Erklärung der Flügel so großen Wert legt, keineswegs auf die Trilobiten beschränkt ist, sondern auch bei Myriapoden vorkommt (*Euphoberia*, ? *Arthropleura*).

Die Entfaltung der *Tracheata* und *Arachnoidea* als primär terrestrischer Gruppe ist leider nicht so klar verfolgbare an Hand fossilen Materials, wie bei den aquatischen Crustaceen; immerhin zeigen die Darlegungen VERSLUYS' über die Merostomen, die Diskussion der Phylogenie der Insekten durch HANDLIRSCH und PRUVOST, daß der Entwicklungsablauf hier in ganz entsprechender Weise anzunehmen ist.

B. Die Entfaltung der *Mollusca*?).

Von den großen Hauptgruppen der Mollusken sind reichlich durch fossiles Material belegt die Lamellibranchier, die Gastropoden und die Cephalopoden. Relativ häufig, aber wenig bekannt sind die ausgestorbenen *Comularida*, während *Amphineura* und *Scaphopoda* fossil nur selten sind. Von diesen sind die *Comularida*, *Cephalopoda* und *Gastropoda*, sowie — allerdings mit wenig sicheren Formen — die Lamellibranchier schon im Kambrium vertreten; *Amphineura* und *Scaphopoda* setzen mit dem Untersilur ein.

Der Grundtypus der *Mollusca* ist charakterisiert durch einen primär zweifellos metameren Körperbau, ein *Trochophora*-Larvenstadium — was auf Anneliden-ähnliche Stammformen hinweist —, einen vom Körper deutlich getrennten muskulösen Kriechfuß, einen differenzierten Kopf mit Mundöffnung und der Tendenz, tentakel-ähnliche Anhänge zu bilden, einen ebenfalls relativ deutlich getrennten Eingeweidesack, ein in drei Ganglienpaare getrenntes Nervensystem (Cerebral-, Visceral- und Pedalganglion). Dazu kommt die Fähigkeit, eine Kalkschale zum Schutz des Körpers auszuscheiden und korrelativ damit verknüpft die Notwendigkeit, anstelle der ursprünglich wohl diffusen Hautatmung ein besonderes Atmungsorgan, die Kieme zu bilden, die in einer Hautfalte (Mantelhöhle) zwischen Eingeweidesack und Schale, bzw. dem die Schale aussondernden Mantel lokalisiert ist.

Was gegenüber den anneloiden Stammformen prinzipiell neu ist, das ist zunächst die Differenzierung des Kriechfußes, bzw. die Dreigliederung des Körpers und die damit im Zusammenhang stehende Konzentration des Nervensystems auf drei Ganglienpaare. Da es sich hierbei nicht um unmittelbar formbestimmende Merkmale handelt, sind diese Merkmale für die verschiedenartige Differenzierung der Mollusken von untergeordneter Bedeutung. Ihre Bedeutung in klassifikatorischer und stammesgeschichtlicher Hinsicht ist nur gering. Unbedingt formbestimmend für den ganzen Körper und für die Lebensweise von ausschlaggebender Bedeutung ist vor allem die Ausbildung der Schale und der damit im Zusammenhang stehenden Merkmale (Mantel, Mantelhöhle, Kiemen).

Da eben infolge davon in bezeichnender Weise die Schalenanlage in sehr frühe ontogenetische Stadien rückverlegt wird (*Trochophora*-Stadium, vgl. später), ist eine rasche und grundsätzliche Umbildung der Organisation entsprechend den durch den Schalenbauplan vorgeschriebenen Notwendigkeiten möglich.

Jede Erörterung der Zusammenhänge der einzelnen Molluskengruppen hat daher auszugehen von dem Bauplan der Schale und von der Frage, inwieweit die verschiedenen Schalenbaupläne aufeinander zurückzuführen sind. Im Auge zu behalten ist dabei stets, daß der Grundtypus, entsprechend dem wohl entwickelten Kriechfuß eine benthonisch kriechende Lebensweise hatte und daß die erste Schalenanlage zweifellos einem Schutzbedürfnis entsprang.

Einen ersten und sehr charakteristischen Schalentypus zeigen die Amphineuren — die schalenlosen Aplacophoren sind zweifellos nicht primitiv, sondern durch Schalenrückbildung entstanden, wie auch der stark reduzierte Fuß zeigt; die Plakophoren sind primitiver. — Dem Schutzbedürfnis ist hier dadurch genügt, daß auf der zu schützenden Dorsalseite eine Reihe einzelner Kalkplatten gebildet wurde. Wenn dieser Schalenbauplan auf der einen Seite dem Körper eine freie Beweglichkeit gestattet, so bleibt auf der andern Seite der Kopf ganz ungeschützt, da naturgemäß ein Zurückziehen des Kopfes in die Schale nicht oder höchstens ganz ungenügend möglich ist. Zur Ausgleichung dieses Mangels werden die Kalkplatten nach vorn über den Kopf ausgedehnt; das führt notwendig zur Reduktion der Augen, d. h. zur Aufgabe selbständig aktiven Herumkriechens. So resultiert das eigenartige Ergebnis, daß die Formen, denen die Schale unter sämtlichen Mollusken die größte Körperbeweglichkeit gestattet, an den Untergrund angesaugt,

fast ganz sessil geworden sind. Dem entspricht es auch, daß bei den vorwiegend paläozoischen Eoplacophoren die Dorsalplatten mehr länglich sind (größere Beweglichkeit), während die Form der jüngeren Placophoren sich mehr und mehr einem breiten, kurzen Oval nähert. Vom Schalenbauplan der Amphineuren führt kein Weg zu irgend einer andern Molluskengruppe.

Eine vollständige Umhüllung des Körpers einerseits und trotzdem die Möglichkeit einer Kommunikation mit der Außenwelt wird erreicht durch die Bildung einer zweiklappigen Schale. Diesen Typus repräsentieren die Lamellibranchier. Die in der ersten Anlage als unpaares Schalenhütchen auf der Dorsalseite sich bildende Schale wird schon auf dem *Trochophora*-Stadium in der Mediane geknickt und in zwei seitlich den Körper ganz umwachsene Schalenklappen zerlegt. Die vollständige Umhüllung führt auf einem anderen Wege als bei den Amphineuren ebenfalls zu einer raschen Reduktion des Kopfes mit den Augen und damit zu einer sehr trägen mikrophagen Lebensweise, aber auf anpassungsfähigerer Grundlage als bei den Amphineuren. Denn dieser Bautypus der Schale führt zu wesentlich reicherer Entwicklung.

Die Schalenanlage der Skaphopoden geht wie bei den Lamellibranchiern von einer dorsalen Mantelduplikatur aus, die beidseitig über die Körperflanken herabwächst, im Gegensatz zu diesen aber auf der Ventralseite verwächst, dafür weder das Vorder- noch das Hinterende des Tieres umschließt, noch auch in der dorsalen Mediane sich durchknickt. Trotz Ähnlichkeit in der ersten Anlage, also ein ganz anderes Prinzip, den Körper allseitig zu schützen, ein Bauplantypus, bei dem zwar — wie bei den Lamellibranchiern die geschlossene Einheitlichkeit des gesamten Körpers gewahrt bleibt, aber auf grundsätzlich anderem Wege. Unmittelbare Beziehungen zwischen beiden Gruppen sind daher ausgeschlossen.

Im Gegensatz zu Lamellibranchiern und Scaphopoden beschränkt sich bei den Gastropoden die Schale von vornherein auf den Schutz der Dorsalseite, des Eingeweidetasches. Die Mantelduplikatur umwächst den Körper seitlich nicht, sondern legt sich nur über den Eingeweidetasch nach hinten, so daß die die Kiemen bergende Mantelhöhle hinten dorsal liegt. Kopf und Fuß bleiben frei, so daß also die Beweglichkeit in keiner Weise behindert wird. Um trotzdem einen vollständigen Schutz für den Körper zu erreichen, muß die dorsale Schalenkappe so geräumig sein, daß

Kopf und Fuß in sie zurückgezogen werden können; d. h. die Schale wird kegelförmig angelegt, nicht als flacher Deckel. Es ist also genau das umgekehrte Prinzip wie bei den Lamellibranchiern und den Skaphopoden. Mit fortschreitendem Größerwerden muß auch die kegelförmige Schale weiterwachsen. Der Eingeweidesack wird mehr und mehr in die Länge gezogen; unmittelbare Folge ist:

1. die Trennung von Fuß, Kopf und Eingeweidesack, wie das für die Gastropoden so charakteristisch ist,
2. ein immer Schwerer- und Längerwerden der kegelförmigen Schale, so daß ein senkrechtes Tragen derselben nicht mehr möglich ist.

Hinsichtlich des ersten Punktes ist zu bemerken, daß die bei den heutigen Gastropoden vollständig durchgeführte Trennung des Eingeweidesackes bei den altpaläozoischen primitiven Pleurotomariiden und Euomphaliden offensichtlich noch verhältnismäßig wenig ausgeprägt war; denn die Anfangswindungen sind, trotzdem relativ wenig Windungen vorhanden sind, vielfach abgekammert; der Eingeweidesack wurde also mit fortschreitendem Wachstum nach vorn gezogen. Hinsichtlich des zweiten Punktes war notwendige Folge, daß die Schale umgelegt wurde; da ein Umlegen nach vorn die Fortbewegung behindert, ein Umlegen nach hinten die Kiemenhöhle zusammenpreßt, war ein solches nur seitlich möglich, woraus im Verlauf des Wachstums die Spiralförmigkeit der Schale, die Verschiebung der Kiemen nach vorn und die Verdrehung der Ganglienpaare resultierte.

Ebenfalls von einer dorsalen kegelförmigen Schale, die nur den Eingeweidesack umgab, während Kopf und Fuß frei blieben, so daß die freie Kriechbewegung nicht behindert wurde, gehen die Cephalopoden aus. Das Weiterwachsen der kegelförmigen Schale führt zu dem gleichen Problem, wie bei den Gastropoden, daß diese Schale allmählich zu schwer wird und an die Muskulatur des Eingeweidesackes sehr hohe Anforderungen stellt. Die Lösung erfolgt hier jedoch auf grundsätzlich anderem Wege als bei den Gastropoden: der Eingeweidesack verbleibt im gemeinsamen Körperverband, wird mit dem Weiterwachsen aus den hinteren Schalenanteilen herausgezogen, diese werden abgekammert, wobei der Mantel die Fähigkeit entwickelt, Gas auszuschleimen. Dadurch vermag die Schale sich selber zu tragen, sie belastet den Körper nicht. Damit ist hier die Möglichkeit gegeben, daß die Schale in gerader

Richtung weiter wächst (Orthoceren, Endoceren). Diese Entwicklung führt notwendigerweise dazu, daß schließlich der Schalenauftrieb so groß wird, daß das ganze Tier emporgehoben wird, eine Tendenz, der durch Kalkausscheidungen vom Mantel im Siphon (Endoceren, Cyrtocoaniten), Schalenverdickungen (Phragmoceraten) oder Abstoßung der Luftkammern (Ascoceraten) begegnet wird, bzw. die durch Übergang zu schwimmender Lebensweise ausgenützt wird (Einrollung der Schale, und dadurch Bildung einer zum Schwimmen geeigneten Form und Umbildung des Fußes zu einem Schwimmorgan, dem Trichter). Der Bauplan der Cephalopodenschale zeigt sonach — trotz ähnlicher Grundlage — grundsätzliche Verschiedenheit von dem Bauplan der Gastropodenschale; ein Übergang zwischen beiden Typen ist ausgeschlossen.

Die als *Conularida* zusammengefaßten Formen sind nur ungenügend bekannt. Die Bildung der hoch kegelförmigen Schale ist nur von einer ähnlichen Grundanlage aus zu verstehen, wie bei den Gastropoden, nämlich als Dorsalschale, die den Eingeweidesack aufnimmt, während Kopf und Fuß frei bleiben, eventuell zurückziehbar sind. Im Gegensatz zu den Gastropoden wird jedoch mit fortschreitendem Wachstum der Eingeweidesack aus dem hinteren Teil der Schale zurückgezogen, bzw. dieser infolge davon abgekammert. Damit ist ein Spiralwachstum der Schale von vornherein unmöglich gemacht, die Schale kann nur konisch weiterwachsen. Da offenbar — entsprechend dem Fehlen eines Siphons — auch die Fähigkeit einer Gasabscheidung mangelt, fehlt ein Schalenauftrieb. Damit entfällt auf der einen Seite die Möglichkeit ohne weiteres zu schwimmender Lebensweise überzugehen, auf der andern Seite behindert die Schale die kriechende Fortbewegung. Die Folge ist, daß freie Bewegung vielfach überhaupt aufgegeben wird und die Schalen festwachsen. Auch die Bildung eines die Schalenmündung ganz verschließenden Deckels — möglicherweise vom Fuß ausgeschieden? — deutet — nach Analogie mit den Muscheln — auf sehr weitgehende Aufgabe eigener Beweglichkeit.

Dieser kurze Überblick über die Bauplantypen der Molluskenschalen zeigt, daß in den sechs Klassen der Amphineuren, Lamellibranchier, Skaphopoden, Gastropoden, Cephalopoden und *Conularida* sechs grundsätzlich verschiedene Typen vorliegen, die in keiner Weise aufeinander zurückführbar sind, daß mit andern Worten eine

seriale Anordnung der Molluskenklassen nicht möglich ist, daß diese vielmehr vollkommen gleichwertig nebeneinanderstehen. Die Entfaltung des Molluskenstamms ging in genau der gleichen Weise vor sich, wie die Entfaltung der Arthropoden, der Crustaceen, der Vertebraten usw., indem der Grundtypus sich in eine Reihe möglicher, gleichzeitig und sprunghaft auftretender Bauplantypen auflöste, von denen nur ein Teil sich als weiterbildungsfähig erwies (Lamellibranchier, Gastropoden und Cephalopoden), während die übrigen als „fehlgeschlagene Anpassungen“ rasch erlöschen oder formenarm bleiben.

C. Die Entwicklung der Lamellibranchier²⁾

Wie die erste Entfaltung des Molluskenstamms, so entspricht auch die weitere Entwicklung der einzelnen Molluskengruppen durchaus den Verhältnissen und dem Grundschema, wie es oben dargestellt wurde. Schon aus der Tatsache, daß die nicht entwicklungsfähigen Bauplantypen nicht zur Bildung zweckmäßiger Schalentypen übergehen, sondern starr innerhalb des einmal gewählten Schalentypus beharren, erhellt dies. Darüber hinaus läßt die Entwicklung der einzelnen Gruppen — soweit diese heute erfaßbar ist — gleiches Verhalten erkennen. Zum Beweise mögen einige Bemerkungen über Lamellibranchier und Cephalopoden dienen.

Die vollständige Umhüllung des Körpers durch die Schale macht eine reiche Entwicklung der Kiemen notwendig, da der Mangel des dauernd frischen, die Kiemen umspülenden Wasserstroms durch Vergrößerung der Kiemenoberfläche ausgeglichen werden muß. Ausbildung und Entwicklung der Kiemen ist daher von grundsätzlicher Bedeutung; und mit Recht konnte PELSENER seinem System der Lamellibranchier den Kiemenbau zugrunde legen, indem er die Hauptgruppen der Protobranchier, Filibranchier, Pseudolamellibranchier und Eulamellibranchier ausschied. Daß innerhalb der größten Gruppe der Eulamellibranchier nach dem Kiemenbau noch eine charakteristische Einteilung möglich sei, deutet N. ODHNER an. Von ebenfalls grundsätzlicher Bedeutung für die Entwicklung der Lamellibranchier ist das Problem, die beiden Schalenklappen so aneinander zu befestigen, daß ein Öffnen und Schließen ohne weiteres möglich ist, daß aber dabei die Schalen nicht gegeneinander verschoben werden, d. h. das Problem der Schloßbildung. Auf diesem, auch am fossilen Material der Untersuchung zugänglichen Merkmal basiert die Systematik NEUMAYRS.

Daß dieses System in der Weise, wie es dann später durch BERNARD, FRECH und neuere Untersuchungen weitergeführt und modifiziert wurde, sich weitgehend mit den Gruppen PELSENEERS deckt, spricht für die Richtigkeit der auf diesen Wegen unabhängig voneinander erkannten Zusammenhänge. Die folgenden Betrachtungen sollen daher von diesen Grundlagen ausgehen.

Eine erste, von NEUMAYR als primitivste Gruppe betrachtete Abteilung der *Palaeoconchae* NEUM., die auf das Palaeozoikum beschränkt ist, im allgemeinen dünnchalige, gleichklappige Formen mit zahllosem oder leicht gekerbtem Schloß, integripalliatem Mantelrand und zwei ungefähr gleichgroßen Schließmuskeleindrücken umfaßt, wurde in der Folgezeit im allgemeinen nicht aufrecht erhalten, so vereinigte sie GROBBEN mit den Protobranchiern. Demgegenüber glaubte FRECH sie — insbesondere unter dem Eindruck der BERNARDSchen Ausführungen —, wenn auch in anderem Umfang als NEUMAYR, festhalten zu sollen. Grundtypus dieser Gruppe ist die Familie der im Obersilur und Devon verbreiteten Praecardiiden. Die Lunulicardiiden sind zu wenig bekannt, um über ihre Stellung etwas aussagen zu können. Ob die gewöhnlich als integripalliate Desmodonten zusammengefaßten Familien (*Solenopsidae*, *Vlastidae*, *Grammysiidae* und *Solenomyiidae*) unmittelbar hier eingereiht werden können, ist zweifelhaft. Sicher scheint mir, daß diese Formen mit den sinupalliaten Desmodonten im engeren Sinne, die erst mit dem Mesozoikum beginnen, nichts zu tun haben. Manches deutet auf engere Verwandtschaft mit den Praecardiiden. All diese Formen, denen ein eigentliches Schloß abgeht, erlöschen mit dem Palaeozoikum. Ihre Hauptenfaltung fällt ins Obersilur, sofern die integripalliaten „Desmodonten“ hierher gehören, schon ins Untersilur. Keine der anderen Lamellibranchiergruppen läßt sich hier anschließen. Die Frage kann nur die sein, ob sich alle genannten Familien als *Palaeoconchae* zusammenfassen lassen, oder ob nicht richtiger verschiedene gleichwertige Gruppen nebeneinander auszuscheiden sind.

Daß in den *Palaeoconchae* tatsächlich sehr primitive Formen vorliegen, geht aus der stets dünnen Schale hervor, die — wenigstens bei den primitiveren Formen — morphologisch nur dem Prodissoconch der übrigen Lamellibranchier vergleichbar ist. Dies



Fig. 77. *Palaeoconchae*:
Cardiola alata BARR.;
Obersilur (n. BARRANDE).
Persistierende Embryonal-
zähne, vgl. FRECH a. a. O.

bestätigt das Schloß: Schloßzähne, die denen der übrigen Lamelli-branchiergruppen homolog sind, fehlen; dagegen entspricht die Kerbung des Schloßbrands in jeder Hinsicht dem fein gekerbten Embryonalschloß des Prodissoconchs der übrigen Lamellibranchier. Die Schalen der Palaeoconchen stellen somit gewissermaßen nur groß gewordene Prodissoconche dar.

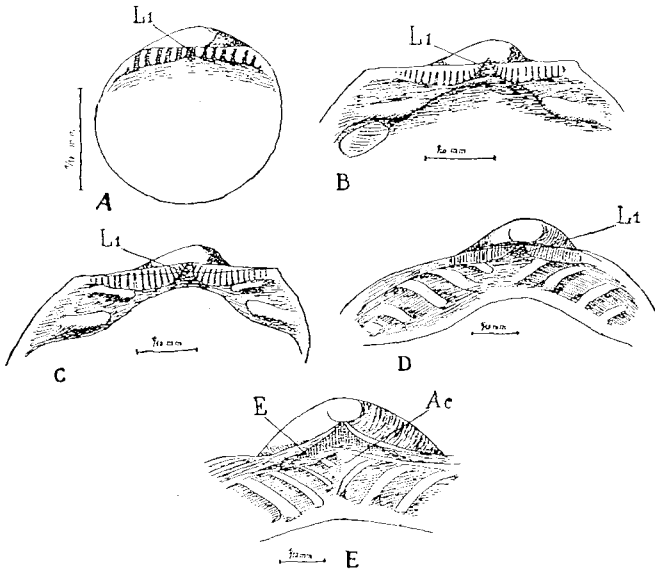


Fig. 78. Beispiel der Schloßentwicklung bei Taxodonten: *Axinea obovata* LAM. Mitteljogozän (n. BERNARD). — L₁ primäre Ligamentgrube, E epidermales (unelastisches) Ligament, Ac Zentralfeld. — Stad. A: Prodissoconch mit Embryonalzähnelung und primärer Ligamentgrube. Stad. B: Neben der Embryonalzähnelung tritt die Anlage eines ersten definitiven Schloßzahns in Form einer Primitivlamelle auf. Stad. C: Dorsal vom ersten erscheint ein zweiter definitiver Zahn in gleicher Form wie der erste. Stad. D: Alle weiteren definitiven Zähne treten in Form von Primitivlamellen ventral vom ersten Zahn auf. Daneben ist die Embryonalzähnelung noch vorhanden. Die primäre Ligamentgrube ist vergrößert. Stad. E: Durch Entwicklung des endgültigen Ligaments ist die Embryonalzähnelung überwuchert. Die Primitivlamellen sind zu taxodonten Zähnen in der Weise geworden, daß jeder Primitivlamelle ein Zahn entspricht.

Eine zweite, sehr klar umgrenzte Gruppe wird durch die Taxodonten repräsentiert. Die Primitivität derselben wird nicht allein durch ihr hohes geologisches Alter (mindestens Untersilur), sondern auch durch die primitiven Kiemen („Protobranchier“ PEL-SENEERS) und die gleichartige Ausbildung der zahlreichen Schloßzähne dokumentiert. Am Prodissoconch ist eine feine Kerbung

des Schloßbrands vorhanden, die dem Schloß der Palaeoconchen homolog ist. Dieses primäre Schloß besteht mitunter auch noch in der ersten Zeit des Dissoconchs. Daneben erscheinen schon die ersten endgültigen Zähne in Form der sogenannten Primitivlamellen, die zunächst parallel zum Schloßbrand stehen, im Lauf des weiteren Wachstums aber mehr oder weniger vertikal gestellt werden. Infolge des Wachstums des Ligaments wird das Primärschloß allmählich obliteriert, so daß es der erwachsenen Schale ganz fehlt.

Die Anisomyarier scheinen sowohl nach den Untersuchungen BERNARDS über die Schloßentwicklung, wie auch nach ihrer inneren

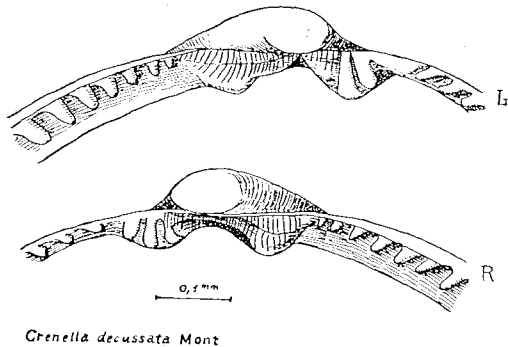


Fig. 79. *Crenella decussata* MONT., (n. BERNARD). L linke, R rechte Schalenklappe. Bei *Crenella* werden die vorderen Embryonalzähne zu funktionierenden, persistierenden Zähnen, da sie durch das epidermale Ligament nicht überwuchert werden.

Anatomie ziemlich nahe Beziehungen zu den Taxodonten zu zeigen. Ihre Schloßlosigkeit ist nicht primär. Am Prodissoconch wird das dem Schloß der Palaeoconchen homologe Embryonalschloß angelegt, wie bei den Taxodonten. In manchen Fällen persistiert dieses bis ins Alter, wird aber meist später reduziert. Das endgültige Schloß wird in genau der gleichen Weise in Form der langgestreckten Primitivlamellen angelegt, wie bei den Taxodonten. Während die Bildung der endgültigen Zähne aber bei den letzteren relativ rasch erfolgt — insbesondere bei den Nuculiden — tritt sie hier stark verzögert ein und wird schon frühzeitig gehemmt, so daß nur wenige Primitivlamellen entstehen. Die Anisomyarier repräsentieren somit eine Gruppe, die über das Embryonalstadium der Palaeoconchen zwar hinaussschreiten, indem ein endgültiges Schloß vom Taxodontentypus angelegt wird. Im Gegensatz zu der hinsichtlich

des Schlosses aufsteigenden Entwicklung der Taxodonten erfolgt hier jedoch eine frühzeitige Entwicklungshemmung des Schlosses infolge der Ligamententwicklung.

Auf Grund dieser Tatsachen eine Entstehung der Anisomyarier aus Taxodonten anzunehmen, wie das BERNARD möchte, scheint mir nicht möglich; denn die Anisomyarier erscheinen gleichzeitig mit den Taxodonten, und zwar ebenfalls in großer Formenfülle. Der Grundtypus des endgültigen Lamellibranchierschlosses, der auch bei den Heterodonten wiederkehrt, ist eben der, daß die „Primitivlamellen“ entstehen. Dieser Grundtypus liegt beiden Gruppen zugrunde, aber er erleidet bei beiden Gruppen eine grundsätzlich verschiedene Weiterbildung. Es ist ja nicht das Stadium des taxodonten Schlosses, das die Anisomyarier durchmachen, sondern beiden Gruppen ist das Stadium der Primitivlamellen gemeinsam.

Bei den Heterodonten zeigt das Prodissoconchstadium die gleichen Verhältnisse wie bei den vorhergehenden Gruppen. Die erste Anlage des endgültigen Schlosses erfolgt ebenfalls wieder in der Form der typischen Primitivlamellen. Grundsätzlich verschieden ist die Art und Weise, wie die Weiterentwicklung von diesem Stadium aus erfolgt: Während die Taxodonten durch fortschreitende Vermehrung der Primitivlamellen das eine und die Anisomyarier durch Entwicklungshemmung nach Bildung der ersten Primitivlamellen das andere Extrem einer möglichen Weiterbildung darstellen, zeigen die Heterodonten gewissermaßen einen Mittelweg, indem nur eine bestimmte Anzahl von Primitivlamellen sich bildet, diese aber in der weiteren Entwicklung durch Verschmelzungen, Teilungen und Reduktionen sich zu den endgültigen verschiedenartig differenzierten Kardinal- und Lateralzähnen umbilden. Die Art und Weise, in der diese Umschmelzung und Differenzierung der Primitivlamellen erfolgt, ist offensichtlich nicht bei allen Heterodonten den gleichen Weg gegangen, sondern in etwas verschiedener Weise, so daß eine Zusammenfassung der zahlreichen Heterodontenfamilien zu wenigen Hauptgruppen möglich scheint; die Grundlagen hierfür sind vorläufig noch zu gering.

Die Desmodonten — exklusive der oben schon angeführten integripalliaten, palaeozoischen Formen — schließen an den Heterodontentyp an; das heterodonte Schloß hat bei ihnen eine mehr oder weniger starke Reduktion erfahren. Polyphyletische Entstehung der Desmodonten ist nicht unwahrscheinlich.

Zusammenfassend erkennen wir innerhalb der Gesamtheit der Lamellibranchier auf Grund der Schloßentwicklung vier Haupttypen, die sich grundsätzlich verschieden verhalten. Alle vier erscheinen gleichzeitig mit dem Untersilur in typischen Formen — die wenigen kambrischen Lamellibranchier sind vorläufig praktisch

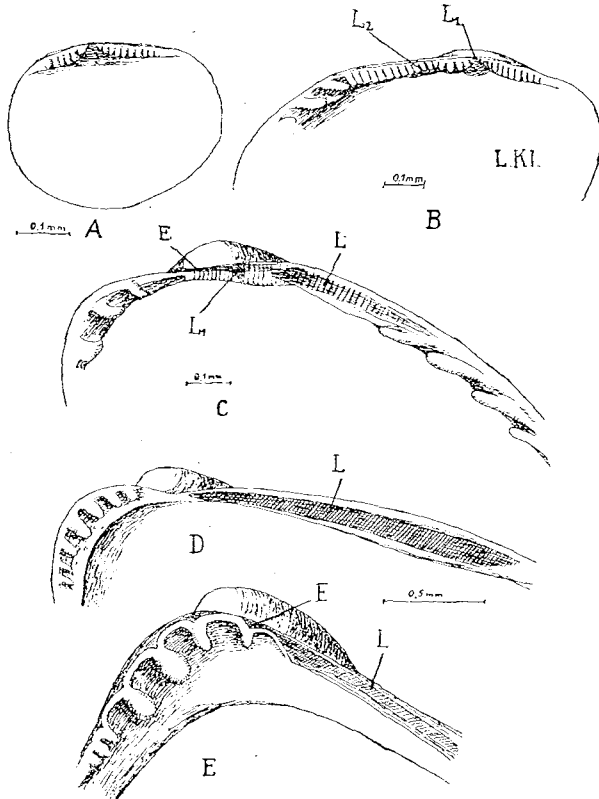


Fig. 80. Beispiel der Schloßentwicklung bei den Anisomyariern: *Mytilus edulis* L., rezent (n. BENARD). Stadien A, C, D, E rechte, Stadium B linke Schalenklappe L_1 primäre Ligamentgrube, L_2 sekundäre Ligamentgrube, L elastisches, E epidermales (unelastisches) Ligament. — Stad. A: Prodissoconch mit Embryonalzähnelung und primärer Ligamentgrube. Stad. B: Die Embryonalzähne haben sich nach hinten vermehrt. Die ersten definitiven Zähne treten in Form von Primitivlamellen — homolog denen der Taxodonten — auf. Eine sekundäre Ligamentgrube hat sich neben der primären entwickelt. Stad. C: Starkes Wachstum von $L_2 = L$ führt zu teilweiser Überwucherung der Embryonalzähne und der definitiven Zähne. Außerdem haben sich die hinteren Primitivlamellen ventralwärts vermehrt, und verzögert treten solche auch vorn auf. Stad. D: Weiteres Wachstum des Ligaments führt zu einer vollständigen Überwucherung der Embryonalzähne und der hinteren Primitivlamellen, so daß nur noch die vorderen Primitivlamellen vorhanden sind. Stad. E: Weiteres Wachstum des Ligaments.

unbestimmbar —, Übergangsformen fehlen vollkommen. Der ancestrale Typus (bzw. in der Entwicklung stehen gebliebene Nachkommen desselben), wird durch die Palaeoconchen repräsentiert. Durch die Bildung eines endgültigen Schlosses am Dissoconch stehen die drei übrigen Gruppen auf einer höheren Entwicklungsstufe. Die erste Anlage der Primitivlamellen erfolgt bei allen drei

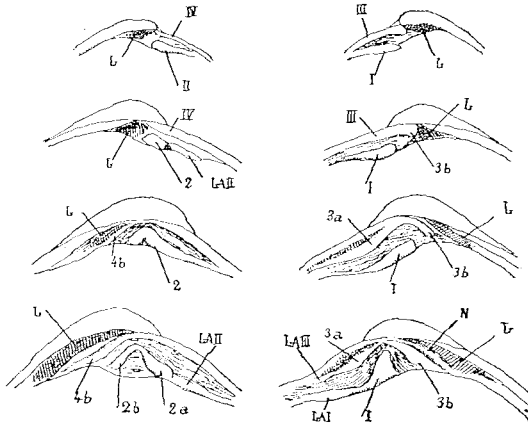


Fig. 81. Beispiel der Schloßentwicklung bei Heterodonten: *Cytherea Deshayesiana*, Miozän von Dax (n. BERNARD). — Linke Reihe = linke, rechte Reihe = rechte Schalenklappe. L Ligament, N Nymphenalleiste. — Größen: Die *Cyth. Deshayesiana* ist im 1. Stad. 0,5 mm, im 2. Stad. 0,8 mm, im 3. Stad. 1,2 mm und im 4. Stad. 1,5 mm groß. — Linke Klappe: 1. Stad.: In Form von Primitivlamellen sind die Zähne II und IV vorhanden. 2. Stad.: Primitivlamelle II teilt sich in Kardinalzahn 2 und Lateralzahn LAII. 3. Stad.: Kardinalzahn 2 beginnt sich zu teilen, Primitivlamelle IV breitet sich auf den Ventralrand des Ligaments aus. 4. Stad.: Kardinalzahn 2 ist in die beiden Kardinalzähne 2a und 2b geteilt, aus der Primitivlamelle IV ist der Kardinalzahn 4b hervorgegangen. — Rechte Klappe: 1. Stad.: In Form von Primitivlamellen sind die beiden Zähne I und III vorhanden. 2. Stad.: Von Primitivlamelle III beginnt sich der Kardinalzahn 3b abzutrennen. 3. Stad.: Der Kardinalzahn 3b ist deutlich abgetrennt, außerdem bildet sich ebenfalls aus III der zweite Kardinalzahn 3a. 4. Stad.: Kardinalzahn 3a und 3b sind deutlich, dazu kommt, gleichfalls aus III hervorgehend, der Lateralzahn LAIII.

Die Primitivlamelle I hat sich in Kardinalzahn I und Lateralzahn LAI geteilt.

in der gleichen Weise: sie sind somit Repräsentanten eines neuen, den embryonalen Palaeoconchen folgenden Grundtyps. Die Ausgestaltung dieses Grundtyps erfolgt aber auf drei grundsätzlich verschiedenen Wegen (da die Heterodonten vermutlich selber noch aufzuteilen sind, in Wirklichkeit wohl auf mehr als drei Wegen). Eine Zurückführung der drei Gruppen aufeinander ist sonach ausgeschlossen. Wir erkennen auch hier wieder am Anfang der Ent-

wicklung das typische Bild einer explosiven Entfaltung in verschiedene Baupläne, die in der weiteren Entwicklung starr beibehalten werden.

Das gleiche gilt für die Entfaltung der einzelnen Gruppen, so um eine, verhältnismäßig gut bekannte herauszugreifen, bei den Anisomyariern. Schon mit dem ersten Auftreten im Untersilur erscheint der Grundtypus in zwei Ausprägungen, die verschiedene Entwicklungstendenzen haben und nicht unmittelbar aufeinander zurückführbar sind, in den Aviculiden und den Mytiliden, an die vermutlich die Myaliniden und Modiolopsiden anzuschließen sind. Der Aviculidenstamm macht im Silur, insbesondere im Devon eine reiche Entfaltung durch, die zur Differenzierung des Stammes in Pinniden, Limiden und Pectiniden führt, Gruppen, die alle gleichzeitig nebeneinander auftreten. Ein dritter, vollkommen isolierter Anisomyarierstamm, der vorläufig weder an Aviculiden noch an Mytiliden angeschlossen werden kann, sind die unvermittelt im jüngeren Palaeozoikum auftretenden Ostreiden. Trotz mannigfacher Konvergenzbildungen gibt es keinerlei Übergangsglieder zwischen den einzelnen Anisomyarierstämmen.

D. Die Entwicklung der Cephalopoden⁴⁾

Im Gegensatz zu der allgemein üblichen Annahme, daß die Cephalopodenschale mit ihrer typischen Kammerung als Schwimmapparat entstanden sei, wird hier, wie schon kurz angedeutet, die Ansicht vertreten, daß die Cephalopodenschale erst sekundär zu dem hydrostatischen Apparat geworden ist, als welcher sie bei den Ammoniten zweifellos funktioniert, daß vielmehr die Cephalopoden primär, und zwar auch die primitiven Gehäusecephalopoden, benthonische Kriechformen gewesen sind. Da diese Auffassung grundlegend für das Verständnis der Cephalopodenentwicklung ist, ist eine kurze Begründung notwendig.

Daß die Vorfahren der Cephalopoden benthonische Kriechformen waren, ergibt sich aus ihrer Anatomie und Ontogenie. Denn der Trichter, sowohl wie die Arme sind dem Fuß der übrigen Mollusken homolog und werden als Fuß in der Ontogenie noch angelegt; erst im Verlauf der Ontogenie bilden sich diese typischen Cephalopodenmerkmale heraus. Noch bei dem primitiven *Nautilus* ist der Trichter nicht einheitlich, sondern besteht aus zwei zu einer Röhre zusammengelegten Lappen des ursprünglichen Fußes. Die erste Schalenanlage bei den Vorfahren war zweifellos — eine

andere Vorstellung ist unmöglich — als Schutz für den Weichkörper entstanden. Weder biologisch noch physiologisch ist es nun denkbar, daß dieses langsam kriechende Tier zu schwimmender Lebensweise übergegangen ist, den Kriechfuß zu einem hochdifferenzierten Schwimmorgan umgebildet hat und dann durch die gekammerte Schale sekundär noch einen besonderen Schwimmapparat geschaffen hat, wo wir doch umgekehrt erkennen, daß wohl ausgebildete Schwimmformen unter den Cephalopoden ihre Schale rückbilden (*Belemnoidea* — *Sepioidea*), während der nur mangelhaft an nektonische Lebensweise angepaßte *Nautilus* diesen hydrostatischen Apparat behält. Gerade dieser Gegensatz von Belemnoideen und *Nautilus* läßt nur die Annahme zu, daß die Schale das primäre war, daß der Schalenauftrieb das Tier zu schwimmender Lebensweise zwang und erst sekundär sich der Körper auf die neuen Lebensverhältnisse umstellte, sich an die durch die Schale erzwungene Lebensweise „anpaßte“ und daß dann, sobald der Körper angepaßt war, die Beschädigungen ausgesetzte Schale als überflüssig rückgebildet wurde. Die Bildung der Luftkammern in der Schale bei den Ausgangsformen ist unmittelbar verständlich durch das Bedürfnis, der Schutzschale einen gewissen Auftrieb zu erteilen, so daß sie den Eingeweidesack nicht eindrückte; es ist eine andere Lösung des gleichen Problems, das bei den Gastropoden zur spiraligen Aufrollung der Schale führte.

Wenn der hydrostatische Apparat der Cephalopoden eben als solcher entstanden wäre, dann bliebe es unverständlich, daß dieser in der denkbar unzweckmäßigsten Form entstanden ist. Denn die primäre und primitive Form des Cephalopodengehäuses ist die gerade gestreckte Schale der Orthoceren und Endoceren. Infolge des Auftriebs durch die Luftkammern kann die Lage im Wasser nur eine senkrechte gewesen sein — Schale oben, Wohnkammer nach unten. — Vorhandensein eines Trichters vorausgesetzt, konnte jeder Versuch, durch Wasserausstoßen aus dem Trichter zu schwimmen, nur zu vertikaler Bewegung im Wasser führen. Diese Formen wären demnach in der Ortsbewegung fast vollkommen von Strömungen abhängig gewesen. Planktonische Formen dieser Größe gibt es nicht. Die Orthoceren besaßen zweifellos noch einen normalen Kriechfuß und waren benthonische Formen. Eine im Dienste nektonischer Lebensweise stehende Schale war aus dem gekammerten Orthocerengehäuse erst geworden, nachdem dasselbe eingerollt war oder die Luftkammern so stark beschwert waren, daß ein hori-

zontales Liegen im Wasser möglich war. Beide Umbildungstypen der Cephalopodenschale treten aber erst sekundär auf. Die Cephalopodenschale ist somit erst im Lauf der Entwicklung zu einem Schwimmapparat geworden.

Schließlich wäre noch anzuführen, daß es sich positiv erweisen läßt, daß die primitiven Cephalopoden benthonische Kriechformen waren: PRELL konnte dies eindeutig für die Phragmoceraten zeigen; KESSLER machte durch Untersuchungen der Haftmuskeleindrücke und des Annulus, sowie der Art der Septenbildung für zahlreiche Orthoceratiden und Nautiliden wahrscheinlich, daß es sich meist um Bodenbewohner mit nur geringem Schwimmvermögen handelt. Auch der rezente *Nautilus* ist ja eine vorwiegend benthonisch lebende Form*).

Daraus folgt: die Cephalopodenschale ist nicht als hydrostatischer Apparat entstanden, sondern als Schutzschale, in der Weise, wie es oben schon kurz angedeutet wurde. Die primitiven Cephalopoden besaßen einen normalen Kriechfuß.

Ein zweiter Punkt, der für die Entwicklung der vorliegenden Gruppe von grundsätzlicher Bedeutung ist, ist die Frage nach der Anzahl der Kiemen. Man hat sich daran gewöhnt, den dibranchiaten die tetrabranchiaten Cephalopoden gegenüberzustellen; die letzteren sind in der Gegenwart durch *Nautilus* vertreten, doch werden die gesamten Nautiloideen und Ammonoideen mit in diese Gruppe eingeschlossen und damit wird ein scharfer Gegensatz geschaffen zwischen den Gehäusecephalopoden und den übrigen Formen. Dieser Gegensatz besteht zweifellos nicht zu Recht; denn, wie

*) In diesem Zusammenhang sei auch noch auf die Schalenfärbung bei Orthoceren, Phragmoceren und Cyrtoceren hingewiesen (Zusammenstellung der Daten bei A. F. FOERSTE, The color patterns of fossil Cephalopods and Brachiopods, with notes on Gasteropods and Pelecypods, Contrib. from the Mus. of Pal. Univ. of Michigan, Vol. III, 1930). Die Schalenfärbung bei diesen primitiven Gehäusecephalopoden zeigt nämlich den gleichen Typus, wie er charakteristisch für benthonisch lebende Schalensträger ist und bei solchen immer wiederkehrt (*Nautilus*, *Conus*, *Mitra* usw.), während bei pelagisch lebenden Schalensträgern gar keine oder höchstens eine einfache, schwache, diffuse Färbung vorhanden ist. Auch die pelagisch gewordenen Ammoniten zeigen ja keine Schalenfärbung mehr. Der von SCHINDEWOLF (Palaeont. Zeitschr. Bd. 10, 1928) beschriebene *Amaltheus costatus* ist ja, wie POMPECKJ richtig betonte, nicht als gefärbt zu betrachten. Aber selbst wenn man die Deutung von SCHINDEWOLF als zutreffend anerkennen und Färbung annehmen wollte, so wäre es doch ein Farbtypus, der mit dem der Orthoceren in keiner Weise vergleichbar ist.

schon v. JHERING und GROBBEN betonten, ist die Zweikiemigkeit für die Cephalopoden das normale und ursprüngliche, wie bei sämtlichen andern Mollusken. Die Vierkiemigkeit des *Nautilus* ist ein sekundäres, aberrantes Verhalten, das vermutlich auf den engeren Verwandtschaftskreis von *Nautilus* beschränkt ist, aber nicht ohne weiteres auf die primitiveren Gehäusecephalopoden übertragen werden darf.

Eine Diskussion der Verwandtschaftsverhältnisse bei den Cephalopoden auf dieser Basis ergibt ein wesentlich klareres Bild.

Mit zwei großen Gruppen treten die Cephalopoden im älteren Paläozoikum nebeneinander auf, den Holochoaniten (Endoceren) und den Orthochoaniten (Orthoceren). Die zahlreichen Versuche, Orthochoaniten von Holochoaniten abzuleiten (z. B. POMPECKJ) oder umgekehrt (z. B. SCHINDEWOLF) lassen vorläufig alle unbefriedigt. Der Vergleich des Gehäusetypus in den beiden Gruppen zeigt grundlegende Unterschiede von Anfang an. Während bei den Holochoaniten eine vollständige Lösung des Eingeweidesacks aus der kegelförmigen Anfangsschale nicht erfolgt, vielmehr Luftkammern nur seitlich abgeschieden werden, zieht sich bei den Orthochoaniten der Eingeweidesack vollkommen aus den Anfangsteilen der Schale zurück, die abgekammert werden. Wenn die Holochoaniten so gewissermaßen dem Gastropodentypus entsprechen, so entsprechen die Orthochoaniten dem Hyolithentypus. Gemeinsam beiden — im Gegensatz zu den anderen Mollusken — ist einzig die Fähigkeit Luftkammern abzugliedern. Im Verlauf des Größtenwachstums zieht sich bei den Holochoaniten der Eingeweidesack aus dem mehr und mehr sich in die Länge streckenden Siphon zurück, und zwar unter gleichzeitiger Kalkabsonderung vom Mantel-epithel aus, so daß der Siphon funktionslos wird und eine Regulierung des Gasgehalts der älteren Luftkammern unmöglich ist. Der holochoanide Bautypus ist infolgedessen nicht weiter umbildungsfähig. Die Holochoaniten erlöschen nach einer raschen Entfaltung im Ordoviciun vollkommen. Die vollständige Loslösung des Eingeweidesacks von den Luftkammern bei den Orthochoaniten führt korrelativ zu der Bildung des Siphonalstrangs zur Regulierung des Gasgehalts in den Luftkammern. Auch bei fortschreitendem Wachstum werden hier daher die älteren Luftkammern nicht funktionslos, sondern stehen immer noch in unmittelbarer Verbindung mit dem Weichkörper. Der Siphon der Holochoaniten entspricht somit dem Eingeweidesack der Gastropoden

und ist nicht homolog dem Siphon der Orthochoaniten, der nie dem Eingeweidesack selber entsprach, sondern nur eine Organbildung vom Mantel aus darstellt. Eine unmittelbare Zurückführung aufeinander ist demnach ausgeschlossen. Beide stehen selbständig nebeneinander. Die von SCHINDEWOLF und TEICHERT gleichzeitig ausgesprochene Annahme, daß man mit einer polyphyletischen Entstehung der Cephalopoden rechnen müßte, kann unter diesen Gesichtspunkten nur bestätigt werden. Da sämtliche übrigen Cephalopoden den gleichen Schalenbauplan wie die Orthochoaniten zeigen, sind die Holochoaniten als selbständige Gruppe den gesamten übrigen Cephalopoden gegenüberzustellen, bzw. aus der Klasse der Cephalopoden auszuscheiden.

Holochoaniten und Orthochoaniten waren zweifellos benthonische Kriechformen mit noch wohl entwickeltem, wahrscheinlich gastropodenähnlichem Kriechfuß, d. h. ohne Trichter und Tentakeln (vgl. KESSLER). Während die Holochoaniten als fehlgeschlagene Anpassung rasch verschwinden, machen die Orthochoaniten eine reiche Entwicklung durch, die in ihren ersten Phasen durchaus von dem Widerstreit beherrscht wird, der darin liegt, daß einerseits der Schalenauftrieb eine schwimmende Lebensweise vorschreibt, andererseits weder der Weichkörper noch die Schalenform eine schwimmende Lebensweise zuläßt.

Schon innerhalb der Orthochoaniten selber zeigt sich die Tendenz, durch Kalkausscheidungen im Siphon die Schale zu beschweren und damit dem Auftrieb zu begegnen. Sehr eigenartig ist der Weg, den die Ascoceraten einschlagen: mit fortschreitendem Wachstum wird infolge Vermehrung der Luftkammern der Auftrieb immer stärker; diese werden daher abgestoßen und es bilden sich sekundär in der Wohnkammer wenige, neue Luftkammern aus. Dieser Anpassungsversuch führt nicht weiter; die Ascoceraten erlöschen rasch. Innerhalb der Phragmoceraten wird dem Auftrieb dadurch begegnet, daß die Kammerwände sehr dicht aufeinander folgen, die Kammern also nur klein werden und daß — wie PRELL wahrscheinlich machen konnte — analog wie unter den Gastropoden bei den Cypraeen die Schale durch sekundäres Umwachsenwerden durch den Mantel von außen, durch Kalkablagerung verdickt und beschwert wurde. Phragmoceren- und Ascocerentypus stehen vermutlich der Organisation des Weichkörpers zufolge auf der gleichen Entwicklungsstufe wie die Orthoceren, d. h. es bestand noch ein normaler Kriechfuß. Für die mit

stark verengter Mündung versehenen Phragmoceren ist eine andere Annahme gar nicht möglich.

Die Umbildungstendenz der besprochenen Formen ist bedingt dadurch, daß entgegen dem Schalenauftrieb ein Festhalten der benthonischen Lebensweise versucht wird. Dieser Versuch erfolgt auf drei Wegen: Cyrtocoaniten (Kalkablagerung im Siphon), Ascoeraten, Phragmoceraten. Diese drei Gruppen stehen selbständig nebeneinander; mit den höheren und eigentlichen Cephalopoden i. e. S. ist wohl nur die gekammerte Schale und deren Aufbau gemeinsam. Eine Umbildung des Weichkörpers zum Typus der Cephalopoden konnte erst bei den Formen erfolgen, bei denen infolge des Schalenauftriebs Anpassung an schwimmende Lebensweise erfolgte, so daß der Kriechfuß als solcher funktionslos wurde und zum Trichter und den Armen umgewandelt werden konnte.

Eine Anpassung an schwimmende Lebensweise konnte von der Orthocerenschale prinzipiell auf zwei Wegen erfolgen: entweder durch Beschwerung der Schale am apikalen Ende, so daß horizontales Liegen im Wasser möglich wurde — das ist nur möglich durch Kalkanlagerung an die Schale von außen, bzw. durch Umwachsen der Schale durch den Mantel — oder aber durch Einrollung der Schale und damit Bildung einer Schwimmform.

Beide Wege werden eingeschlagen und erweisen sich als gangbar.

Die Nautiliden unterscheiden sich von den Orthoceren im Prinzip nur durch die Schaleneinrollung; der Bau der nach vorn konkaven Septenwände und die Lage der Siphons bleiben dieselbe. Die Nautiliden stellen damit die einfachste Möglichkeit dar, das Orthoceregehäuse zu einer Schwimmform umzugestalten. Das Festhalten der orthoceroiden Septenwände bedingt es jedoch — wie M. SCHMIDT überzeugend darlegte —, daß, wenn das Gewicht für schwebende Stellung vollkommen ausgeglichen ist, ein Emporsteigen nur durch Kontraktion des hinteren Muskelbandes im Mantel erreicht werden kann. Während Erschlaffung dieses Muskelbandes zum Absinken führt. Der Nautilidenbauplan führt damit trotz dem Schalenauftrieb zu einer nur bedingt nektonischen Lebensweise, wie ja auch KESSLER für zahlreiche Nautiliden nur geringe Schwimmfähigkeit nachweisen konnte. Dem entspricht es auch, daß die Trichterbildung auf relativ primitivem Entwicklungsstadium stehen blieb.

Gegenüber den Nautiliden zeigen die Ammonoideen eine wesentlich stärkere Umstellung, indem die Septenwände nach vorn

konvex sind. Wenn schon die erste Anlage dieser anderen Krümmung der Septenwand nur die Folge einer intensiveren Umstellung auf nektonische Lebensweise sein kann — stärkere Gasentwicklung und damit Ausbuchtung der hinteren Mantelwand nach vorn —, so bedingt eben diese Konvexität, wie gleichfalls M. SCHMIDT zeigte, daß umgekehrt wie bei den Nautiliden, Aufsteigen durch Erschlaffen und Absinken durch Kontraktion des hinteren Muskelbandes veranlaßt wird, also wesentlich günstigere Verhältnisse für nektonische Lebensweise vorliegen. Die Entwicklung der Ammonoideen ist dementsprechend eine wesentlich

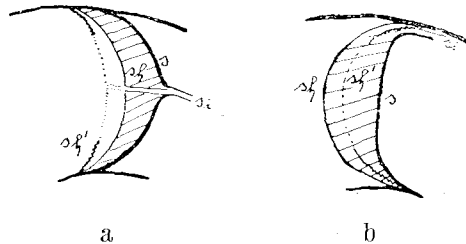


Fig. 82. Wirkung der Septalmuskulatur bei Nautiloideen und Ammonoideen (n. SCHMIDT). a Nautiloid; b Ammonoid. — Schraffiert: praeseptaler Gashohlraum im Zustand der erschlafften Septalmuskulatur, s Septum, sz Siphon, sh Septalhaut im Zustand der erschlafften, sh' im Zustand der kontrahierten Septalmuskeln.

reichere als bei den Nautiliden. Bei der rein nektonischen Lebensweise ist damit zu rechnen, daß die Umbildung des Fußes eine wesentlich durchgreifendere war, als bei den Nautiliden. Vor allem dürfte der Trichter zu einer einheitlichen Röhre verwachsen gewesen sein. Über die Ausbildung der Arme ist nichts bekannt. Eine Übertragung der Befunde an *Nautilus* auf die Ammonoideen ist unzulässig.

Nautiliden und Ammonoideen stehen, ohne durch Übergangsformen miteinander verbunden zu sein, selbständig und von Anfang an getrennt nebeneinander. Es ist wahrscheinlich, daß beide Gruppen unabhängig voneinander sich aus Orthoceren entwickelt haben.

Die dritte Gruppe höherer Cephalopoden, die Decapoden, haben die Anpassung an schwimmende Lebensweise auf dem zweiten Weg erreicht, nämlich durch Umwachsung des gerade gestreckten Orthocerengehäuses. Die Aulacoceratiden und Belemnoiden zeigen deutlich den Weg. Die endgültige Folge war die, daß die Schale schließlich mehr und mehr reduziert wurde.

Sehr umstritten, aber von grundsätzlicher Bedeutung ist die Stellung der Octopoden. Eine Reihe tiefgreifender Organisationsunterschiede gegenüber den Dekapoden läßt einen unmittelbaren Vergleich nicht zu. Wichtig ist die Frage der Schale. Wenn vielfach das Vorhandensein von Rudimenten einer inneren Schale angegeben wird, so z. B. von NAEF, so müßte man einen den Decapoden entsprechenden Entwicklungsgang annehmen, ohne daß damit unmittelbare Verwandtschaft mit diesen behauptet werden soll. Auf der andern Seite wird das Vorhandensein einer inneren Schale auch von zoologischer Seite aus vielfach bestritten und die Einwände dagegen, die STEINMANN aufführte, sind durchaus stichhaltig. In diesem Falle bliebe nur die Annahme, daß die Octopoden primär schalenlos waren oder aber, daß sie, den Nautiliden und Ammonoideen ähnlich, eine äußere Schale besaßen, die abgeworfen wurde. Primäre Schalenlosigkeit ist von vornherein auszuschließen; schon aus dem Grunde, weil die Fähigkeit eine Schale hervorzubringen eine sämtlichen Mollusken zukommende Grundeigenschaft ist, von der auch die Octopoden keine Ausnahme machen, wie das Vorhandensein eines Mantels und einer die Kiemen umschließenden Mantelhöhle eindeutig beweist. Die Bildung dieser Merkmale steht ja in innerer Korrelation mit der Bildung der Schale und ist unmittelbare Folge davon. Außerdem deutet die Umbildung des Kriechfußes zu einem Trichter und zu Fangarmen bei den in der Gegenwart hauptsächlich benthonisch lebenden Octopoden darauf hin, daß bei ihren Vorfahren eine Schwebeschale vorhanden war. Da in der Ausbildung des Weichkörpers grundlegende Unterschiede gegenüber den Nautiloideen vorliegen, hat die STEINMANNsche Annahme von Beziehungen zu den Ammonoideen manches für sich. Bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist es, daß den Nautiliden und den Decapoden — also den beiden Gruppen, deren Schalenbau unmittelbar an die Orthocerenschale anschließt — eine Trichterklappe zukommt, während sie den Octopoden abgeht. Das bedeutet, daß bei Nautiloideen und Decapoden der Ausweg des Wassers aus der Mantelhöhle durch den Trichter verschlossen werden kann, während bei den Octopoden automatisch nur dieser Weg möglich ist, mit andern Worten war bei den Vorfahren der Octopoden der Trichterrückstoß von viel mehr grundsätzlicher Bedeutung; die nektonische Lebensweise war hier viel ausgeprägter und einseitiger. Auch das spricht eher für Verwandtschaft mit Ammonoideen als für eine solche mit Decapoden. Ehe eine endgültige Entscheidung möglich

ist, bleiben jedoch noch diesbezügliche Untersuchungen über die rezenten Octopoden und über die Ammonoideen abzuwarten.

Wir erkennen somit:

1. Der Grundtypus der Cephalopoden tritt von vornherein mit zwei prinzipiell verschiedenen Schalenbauplänen auf, dem holochoaniden und dem orthochoaniden, die keine unmittelbaren Beziehungen zueinander besitzen.

2. Entwicklungsfähigkeit besitzen nur die Orthochoaniten, während die Holochoaniten als fehlgeschlagene Anpassung rasch erlöschen.

3. Die primär benthonischen Orthochoaniten zeigen schon im Obersilur eine explosive Aufspaltung in zahlreiche, sprunghaft nebeneinander auftretende Anpassungstypen, nämlich die Cyrtochaniten, die Phragmoceraten, die Ascoceraten, die Nautiliden, die Ammonoideen und die orthogenetische zu den Belemnoideen-Decapoden führende Weiterbildung.

4. Diese sechs Gruppen stehen somit als vollkommen gleichwertig nebeneinander und der ancestralen primitiven Gruppe der Orthoceren gegenüber. Die Unterschiede liegen vor allem in der verschiedenen Entwicklungsfähigkeit.

5. Die an der benthonischen Anpassung festhaltenden Gruppen erlöschen rasch, als wenig anpassungsfähig, während die dem Schalenauftrieb folgenden nektonischen Anpassungstypen sich reich entfalten.

6. Je weiter die Anpassung des Weichkörpers an schwimmende Lebensweise fortgeschritten ist, desto mehr wird die vorher den Körper tragende Schwimmschale überflüssig und unterliegt daher der Rückbildung (Orthoceren—Belemnoideen—Decapoden, Ammonoideen—Octopoden?). Bei den im Weichkörper nur wenig angepassten Nautiloideen bleibt die Schale erhalten.

7. Die Selbständigkeit der drei Gruppen Nautiliden, Decapoden und Octopoden wird auch durch die Organisation des Weichkörpers und vor allem durch die jeweils in verschiedener Weise durchgeführte Umbildung des ursprünglichen Kriechfußes bestätigt.

e) Zusammenfassung

Sämtliche vier, im vorhergehenden kurz skizzierten Beispiele zeigen den gleichen Modus des Entwicklungsablaufs, wie er oben festgestellt wurde. Klar und eindeutig zeigt sich der *Cyclus* mit seinen beiden Phasen, einer ersten explosiven Aufspaltung in verschiedene, nebeneinander auftretende Bauplantypen und einer

zweiten, in der diese — entsprechend ihrer Anpassungsfähigkeit — sich weiterbilden.

Dieses Ergebnis erlaubt uns, diesem Modus des Entwicklungsablaufs Allgemeingültigkeit für die gesamte Entwicklung innerhalb des Tierreichs zuzuerkennen.

Anmerkungen

¹⁾ Hierzu wäre vor allem zu vergleichen:

1. Arthropoda, Bd. 4 des Handbuchs der Morphologie der wirbellosen Tiere, 3. Aufl., Jena 1921, Her. v. A. LANG.
2. HANDLIRSCH, A., Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig 1908.
3. POMPECKJ, J. F., *Gigantostraca* und *Scorpionida*. Paläont. Zeitschr. Bd. 5, 1923.
4. PRUVOST, P., La faune continentale du terrain houiller du nord de la France. Mém. pour servir à l'expl. de la carte géol. détaillée de la France. Paris 1919.
5. STEINMANN, G., Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig 1908.
6. VERSLUYS, J., Die Abstammung und Differenzierung der Gigantostraken. Paläont. Zeitschr. Bd. 5, 1923.
7. WALCOTT, CH. D., *Middle cambrian Merostomata*. *Cambr. Geol. and Pal.* II, Nr. 2, *Smithson. Miscell. Coll.* Vol. 57, Washington 1911.
8. — *Middle cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita and Merostomata*. *Ibidem* Nr. 6, 1912.

²⁾ Zur allgemeinen Orientierung sei nur auf die zusammenfassenden Darstellungen von GROBBEN (zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken, Sitz. Ber. d. K. Akad. d. Wiss. Math. nat. Kl. Bd. 103, 1894), von K. HESCHELER (Mollusca in Lehrbuch d. vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere v. A. LANG, Jena 1900) und ZITTEL-BROILLI, Grundzüge d. Paläontologie, Bd. I, Invertebrata, hingewiesen. Weitere Literaturhinweise und Unterlagen sind in diesen Zusammenstellungen angegeben.

³⁾ Auf eine Durchführung im einzelnen mußte in diesem Zusammenhang verzichtet werden. Es sei auf folgende, die unmittelbaren Unterlagen darstellenden Arbeiten verwiesen, sowie auf die Darstellung bei HESCHELER und ZITTEL-BROILLI (Anm. 2). Für mancherlei Hinweise und bereitwillige Unterstützung hinsichtlich der Lamellibranchier bin ich Herrn Dr. LEBKÜCHNER zu Dank verpflichtet.

1. BERNARD, FEL., Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches, II. Hétérodontes et Desmodontes = Eulamellibranches. *Bull. d. l. soc. géol. d. France*, sér. 3, Bd. 23, 1895.
Deuxième note, III, Taxodontes. *Ibidem* Bd. 24, 1896.
Troisième note, IV, Anisomyaires. *Ibidem*, Bd. 24, 1896.
2. FRECH, FR., Die devonischen Aviculiden Deutschlands. Ein Beitrag zur Systematik und Stammesgeschichte der Zweischaler. *Abh. z. geol. Spezialk. Preußens und d. Thüring. Staaten*. Bd. 9, Berlin 1891.
3. FRECH, Referat über die unter 1. zitierten Arbeiten von BERNARD. *N. Jahrb. f. Min. usf.* 1899, II, pag. 163.
4. GROBBEN, K., Zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken, siehe Anm. 2.
5. NEUMAYR, M., Beiträge zu einer morphologischen Einteilung der Bivalven. *Denkschr. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien, Math. nat. Kl.* Bd. 58. 1891.

6. ODHNER, NILS, Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchier. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 100, Leipzig 1912.
7. PELESENER, P., Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. d. Biologie, Bd. XI, Paris 1891.
8. SCHÄFLE, L., Über Lias- und Doggeraustern. Geol. und pal. Abh. N. F. Bd. 17, Jena 1929.
9. STAESCHE, K., Die Pectiniden des Schwäbischen Jura. Ibidem, Bd. 15, 1925.

4) Auch hinsichtlich der Cephalopoden konnte es sich naturgemäß nur um eine gedrängte Herausarbeitung der Hauptzüge handeln; auf ausführliche Darlegung und Begründung der in manchem von der üblichen Auffassung abweichenden Ansichten mußte daher verzichtet werden. Dementsprechend sind die folgenden Literaturnachweise auch auf wenige Arbeiten prinzipiellen Inhalts und vor allem neueren Datums beschränkt. Verfasser hofft, auf diese interessanten Fragen in anderem Zusammenhang noch ausführlicher zurückkommen zu können.

1. DACQUÉ, E., Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin 1921.
2. GRABAU, A. W., Ordovician fossils from North China. Palaeontol. Sinica, Ser. B. Bd. 1, Peking 1922.
3. GROBBEN, 1894, siehe Anm. 2.
4. HOLM, GERH., Über die innere Organisation einiger silurischer Cephalopoden. Paläont. Abh. Bd. 3, Berlin 1885.
5. KESSLER, P., Beiträge zur Kenntnis der Organisation der fossilen Gehäusecephalopoden. II. Die phyletische Entwicklung des Haftmuskels. Zentralbl. f. Min. usf. 1923.
6. — Über Nautiloideen mit unfertigen Septen. Paläontol. Zeitschr. Bd. 7, 1925.
7. NAEF, A., Über Bau und Lebensweise der tetrabranchiaten Cephalopoden. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich. Bd. 66, 1921.
8. — Die Cephalopoden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 35, Berlin 1921.
9. — Die fossilen Tintenfische. Jena 1922.
10. PFAFF, E., Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Sutarlinie. 4. Jahresber. d. Niedersächs. Geol. Ver. Hannover 1911.
11. POMEPECKJ, J. F., Diskussionsbemerkung zu SCHINDEWOLF, über *Volborthella*. Paläont. Zeitschr. Bd. 10, 1928.
12. PRELL, H., Die biologische Bedeutung der Mündungsverengung bei *Phragmoceras*. Zentralbl. f. Min. usf. 1921.
13. SCHINDEWOLF, O. H., Über *Volborthella tenuis* SCHM. und die Stammesgeschichte der ältesten Cephalopoden. Paläont. Zeitschr. Bd. 10, 1928.
14. — Zur Systematik und Stammesgeschichte der ältesten Cephalopoden. Zeitschr. f. Geschieforsch. Bd. 5, 1929.
15. SCHMIDT, MART., Ammonitenstudien. Fortschr. d. Geol. und Paläont. Her. von SOERGEL, Heft 10, Berlin 1925.
16. STEINMANN, G., Beiträge zur Stammesgeschichte der Cephalopoden, I. *Argonauta* und die Ammoniten. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 36, Berlin 1925.
17. TEICHERT, C., Zur Systematik und Entwicklungsgeschichte der ältesten Cephalopoden. Zeitschr. f. Geschieforsch. Bd. 5, 1929.
18. TROEDSSON, G. F., On the middle and upper Ordovician faunas of northern Greenland, I. Cephalopoda. Meddel. om Groenland, Bd. 71, 1927.

III. Teil

Theoretische Diskussion der Ergebnisse**A. Explosive Entwicklung****1. Sprunghafte Typenneubildung**

Zoologie und Botanik arbeiten mit lebenden Organismen innerhalb der kurzen Zeitspanne der Gegenwart. Entwicklung, Stammesgeschichte ist von hier aus naturgemäß nicht zu erkennen; das System, bzw. richtiger die demselben zugrunde liegenden morphologisch-anatomischen Ähnlichkeiten, aus denen durch Abstraktion die systematischen Kategorien gewonnen werden, sind die einzigen Grundlagen zu einer Konstruktion der Verwandtschaftsverhältnisse: Stammesgeschichte ist hier sonach einzig Projektion eines augenblicklichen Zustands zurück in die Vergangenheit. An dieser Feststellung wird auch dadurch nichts geändert, daß die Ähnlichkeiten nicht allein das adulte Lebensstadium, sondern den gesamten Individualzyklus vom Ei bis zum Tode umfassen. Neben der Artkonstanz lassen die einzelnen Organismen individuelle Abänderungen beobachten, die Variabilität, teils durch äußere Einflüsse, teils durch Eigengesetzlichkeit und die Zweigeschlechtigkeit bedingt. Die Variabilität ist normalerweise fluktuierend und zeigt nur kleinste Abweichungen. Eine Descendenzlehre auf dieser Basis konnte nur mit Summierung kleinster Abänderungen in langen Zeiträumen rechnen; jede weitere Annahme würde über die Beobachtungsgrundlagen hinausgreifen. Da die Descendenztheorie von der Biologie ausging, zu einer Zeit, da eine Paläontologie noch nicht bestand, mußte diese Art der Anschauung ihr Grundprinzip darstellen. Daß jedoch in Wirklichkeit eine Stammesgeschichte auf dieser Basis vollkommen unmöglich ist, so gut, wie eine Staatengeschichte durch Rückwärtsprojektion aus einem augenblicklichen Stadium ausgeschlossen ist, wurde lange nicht erkannt.

In glücklicherer Lage ist die Paläontologie; ihr steht das historische Material geologischer Zeiträume zur Verfügung. Sie kann den Ablauf der Entwicklung unmittelbar ablesen. Zahlreiche Stammreihen sind denn auch bekannt geworden und wurden eingehend diskutiert und beschrieben. NEUMAYR und WAAGEN und KOWALEWSKY stehen am Anfang dieser Entwicklung. Was all diese Stammreihen zeigten, war eine scheinbare Bestätigung der theoretischen Vorstellungen aus der Biologie: eine ganz allmähliche

Änderung, eine Summierung kleinster Einzelwerte. Nur verständlich ist es, wenn diese „Erfahrungstatsache“ der Paläontologie zu einer Festigung der theoretischen Annahme führte, daß alle organische Entwicklung langsam und allmählich vor sich gehe, daß diese Annahme zum Dogma erhärtet wurde, gleichgültig ob man mit DARWIN Summierung kleinster Selektionswerte oder mit LAMARCK — wie vor allem in der Paläontologie — Umbildung durch allmähliche Anpassung annahm.

Die Bestätigung der Theorie durch die Paläontologie war aber nur eine scheinbare. Es darf nicht vergessen werden, daß die Paläontologie nicht als selbständige Wissenschaft groß geworden ist, sondern nur als Anhängsel an die Geologie und Biologie. Die Einführung der Descendenzlehre in die Paläontologie geschah in unmittelbarer Abhängigkeit von der Biologie. NEUMAYR und KOWALEWSKY waren begeisterte Anhänger der DARWINschen Lehre. Die Paläontologie sah in ihr Material hinein, was die Biologie vorschrieb; und eventuelle Unstimmigkeiten wurden durch die „Lücken der Überlieferung“ beseitigt.

Auch heute noch wird — in enger Anlehnung an die Anschauungen der Biologie — in der Paläontologie vielfach die Tatsache einer explosiven Aufspaltung, einer sprunghaften Typenneubildung abgelehnt. So schreibt — um nur einige Beispiele herauszugreifen — POMPECKJ über das explosive Aufspalten der Holochoaniten, Orthochoaniten und Cyrtchoaniten im Untersilur: „Explosiv wird es darum geheißen, weil man, wie in vielen analogen Fällen, sich nicht bemüht, eine natürliche ungezwungene Erklärung für das scheinbar sehr unvermittelte, plötzliche Auftreten zu suchen“. Denn „nicht in den vom terrigenen Detritus ausgefüllten kambrischen Meeresräumen in S und SO des alten Pfeilerstücks Fennoskandia, auch nicht im kambrischen Westmeere Nordamerikas . . . hat sich die kambrische Vorgeschichte der silurischen Nautiloideen abgespielt. Sehr viel wahrscheinlicher ist es, daß Meere in der nördlichen bis westlichen Umrahmung des alten nordatlantischen Landes . . . die eigentlichen Wohngebiete der kambrischen Nautiloideen waren“ — diese aber kennen wir charakteristischerweise, wie überall in solchen Fällen, nicht. So baut auch in ähnlicher Weise PFEFFER seine Untersuchung über die Kreide-Tertiärgrenze auf der Vorstellung auf, daß dem Fehlen von Übergangsformen am Anfang der Plazentalier eine zeitliche Lücke in der Überlieferung zugrunde liege; der in Frage

stehende Zeitabschnitt war eben eine allgemeine Festlandsperiode, so daß die Fossilisationsmöglichkeiten für die primitiven Plazentalier dieser Zeit denkbar ungünstig waren. Aber sollte nicht trotzdem *der Zufall* wenigstens einmal Plazentalierreste aus dieser hypothetischen Zeitspanne überliefert haben? Auch die tertiären Säuger sind doch größtenteils Landbewohner und stammen aus terrestrischen Ablagerungen, ohne daß in der Entwicklung dieser Stammreihen so riesige Lücken beobachtbar sind. Von im Prinzip ähnlichen Voraussetzungen ausgehend, faßt STEINMANN seine Auffassung dahin zusammen, daß eine „solch explosive Entwicklung, die durch Reichtum und Mannigfaltigkeit neuer Merkmale und Formen aus dem Rahmen der sonst angenommenen langsamen und schrittweisen Umbildung herausfällt, wirklich in einer kleineren oder größeren Stammreihe mit Sicherheit festgestellt“ sei, sei seines „Wissens nicht der Fall“.

Demgegenüber spricht HENNIG ausdrücklich von der „jugendlichen Plastizität eines neu aufstrebenden Zweiges“, die „fast jedes Individuum zur eigenen Art, wenn nicht Gattung stempelt. . . . Nahe der Wurzel streben die Einzelstämme stürmisch auseinander, um dann ohne einen zentralen Hauptstamm nebeneinander her durch die Zeiten sich weiter zu bilden. . . Fast stets, wenn ein neues Prinzip des Körperbaues gefunden ist, sehen wir die gleichen Erscheinungen wiederkehren, der wir ja als explosive Entfaltung schon in anderem Zusammenhang gedacht“.

Wie verhalten sich dazu die paläontologischen Befunde? Erlauben sie tatsächlich, die Annahme einer plötzlich explosiven Entfaltung, die aus dem Rahmen der langsamen Weiterbildung herausfällt, wie das in den vorhergehenden Kapiteln an zahlreichen Beispielen aufgezeigt ist und wie das auch HENNIG charakterisiert? Oder handelt es sich nur um eine Fälschung des wirklichen Ablaufs infolge der Lückenhaftigkeit der Überlieferung?

Bei aller Anerkennung der Lückenhaftigkeit der Überlieferung scheint es mir doch, als ob wir heute längst nicht mehr die gleiche Berechtigung wie DARWIN haben, alle Unstimmigkeiten durch dieses Prinzip zu erklären, als ob die Hypothese einer gleichmäßig langsamen Entwicklung zur unbedingten Voraussetzung geworden sei, die im Notfall eben durch die Hilfhypothese von der Lückenhaftigkeit gestützt wird. Weshalb sollte die Überlieferung überall da von einer auffallenden Vollständigkeit sein, wo die vorhandenen Bauplantypen sich weiterbilden? während überall da, wo die Wurzeln

sind, wo die verschiedenen Typen auseinander hervorgehen, die Überlieferung so lückenhaft ist, daß keine einzige von den vielen postulierten Zwischenformen fossil geworden ist? Es ist mehr als bloß Zufall, wenn die allmähliche Weiterbildung der einzelnen Dekapodengruppen klar verfolgbar ist, aber keine einzige Form je gefunden wurde, die zwischen ihnen vermittelt. Wenn die durch die verschiedenen Wirbeltypen charakterisierten Stegocephalengruppen und Reptilien bis zu ihrem ersten Auftreten in zwar primitiven Formen, aber doch deutlich getrennt verfolgbar sind, aber trotz der nunmehr recht gut bekannten Tetrapodenfauna des Karbon und des Unterperm kein einziges Bindeglied bekannt geworden ist. Die Beispiele ließen sich beliebig vermehren; es genügt der Hinweis auf die vorhergehenden Kapitel. Jedem unvoreingenommenen Blick fällt der scharfe Gegensatz auf, der ausnahmslos und überall zwischen der explosiven Aufspaltung auf der einen Seite und der allmählichen Weiterbildung auf der andern Seite besteht.

Der paläontologische Befund läßt eine andere Annahme, als die der explosiven Aufspaltung, nur unter Zuhilfenahme von Hilfshypothesen zu. Er zeigt eindeutig, daß diese sprunghaft erfolgt ist.

Dieser Tatsachenbestand wird in positiver Weise bestätigt durch die logische Unmöglichkeit einer anderen Annahme. Die verschiedenen Stammreihen innerhalb einer Klasse oder jeder sonstigen systematischen Kategorie konvergieren nach der Wurzel zu; dieses Konvergieren ist aber nur dadurch bedingt, daß die Vertreter der einzelnen Stammreihen nach der Wurzel zu immer primitiver werden, d. h. also dem idealen, konstruierten Grundtypus ähnlicher werden; auf der anderen Seite ist der Anpassungstypus in jeder Stammreihe bis zu ihren ersten Anfängen unveränderlich, so daß in dieser Hinsicht ein Konvergieren nicht stattfand. Man hat sich daran gewöhnt, dieses Konvergieren in den Vordergrund zu stellen und dementsprechend die Stammreihen hypothetisch nach rückwärts zu verlängern bis zum Schnittpunkt. Dieser bedeutet dann die gedachte Stammform. Diese darf jedoch nach dem Gesetz der Spezialisationskreuzungen nach keiner Richtung angepaßt sein, in der eine der späteren Stammreihen angepaßt ist, ja, sie darf überhaupt nicht angepaßt sein; d. h. mit anderen Worten, sie hat niemals existiert. Jede größere Gruppe hat stets nur in ihren verschiedenen Anpassungstypen existiert, zwischen denen Übergangsformen undenkbar sind.

Zur Illustration nur wenige Beispiele. Die verschiedenen Molluskengruppen sind unterschieden durch den verschiedenen Bautypus der Schale. Alle Verschiedenheiten in der Anatomie des Weichkörpers sind letzten Endes in korrelativer Abhängigkeit von dem Schalentypus entstanden. Vorhandensein des Mantels und der Mantelhöhle, sowie der in diese eingeschlossenen Kiemen, eines vom Körper getrennten muskulösen Fußes, die Konzentration des metameren Strickleiternnervensystems auf die drei charakteristischen Ganglienpaare — all diese Charaktermerkmale des Molluskenkörpers haben erst Sinn, wenn die Schale vorhanden ist, konnten sonach bei dem anneloiden schalenlosen Vorfarentypus nicht vorhanden sein (vgl. die Amphineuren, bei denen der charakteristische Schalentypus den metameren Grundtypus nur wenig modifizierte und infolgedessen eine Konzentration des Nervensystems nicht erfolgt ist). Ausbildung dieser Merkmale erfolgte vielmehr erst, nachdem die Schale vorhanden war. Die Schale selber konnte aber nur sprunghaft entstehen — entweder als ganze Schale oder gar nicht. Da aber eine anneloid metamere Organisation des Weichkörpers gleichzeitig mit der Schale eine zweifellos nicht lebensfähige Kombination darstellt, folgt, daß auch die Umbildung des Weichkörpers eine sprunghafte war — wenngleich natürlich die Molluskenorganisation nicht von vornherein in ihrer heutigen Vollständigkeit vorhanden war. Die Mollusken sind sonach sprunghaft entstanden. Das gleiche gilt für die einzelnen Molluskengruppen selber: denn es besteht keine Möglichkeit eines Übergangs zwischen dem Lamellibranchiertypus, bei dem die Schale seitlich um die Körperflanken herumwächst, dem Gastropodentypus bei dem die Schale als dorsale Kappe angelegt wird, in die sich der Körper zurückzieht, und dem Amphineurentypus, der die Dorsalseite durch eine Reihe einzelner Kalkplatten schützt. Diese Typen müssen von allem Anfang an getrennt nebeneinander bestanden haben. Der Molluskentypus ist sprunghaft aus dem Annelidentypus entstanden als Folge der Schalenbildung; aber nicht mit einer generalisierten gemeinsamen Urform, sondern sofort mit den verschiedenen Schalentypen.

So innerhalb der Plazentalier: die gedachte Stammform der verschiedenen herbivoren, carnivoren, insectivoren, omnivoren, arboricolen usw. Plazentalierreihen konnte in keiner dieser verschiedenen Richtungen angepaßt sein; dann aber fehlte auch jegliche Anpassungs- und Entwicklungs-, ja Lebensfähigkeit. Der Plazentalierbauplan konnte entweder gar nicht oder nur in diesen verschiedenen Anpassungstypen erscheinen. So innerhalb der Arthropoden, der Crustaceen, der Stegocephalen und Amphibien usw. Der Hinweis auf die vorhergehenden Kapitel genügt. Die Typenneubildung in einer Periode der explosiven Entfaltung ging unter allen Umständen sprunghaft vor sich.

Das Befremdliche, das diese Feststellung auf den ersten Blick an sich hat, besteht nur solange, als man sich einzig die Verhältnisse des erwachsenen Tieres vor Augen hält. Es verschwindet, sobald man den gesamten Individualzyklus betrachtet. Der ausgewachsene Organismus ist fertig, d. h. die Fähigkeit zur Organneubildung, zu einer Umgestaltung des Körpers geht ihm mehr oder weniger vollkommen ab. Er ist entweder lebensfähig und pflanzt sich dann fort, oder er ist nicht lebensfähig und stirbt ab. Anders der erst im Aufbau begriffene, jugendliche Organismus: die Organe und Organsysteme sind noch gar nicht oder nur teilweise vorhanden.

Ihre Ausgestaltung im einzelnen ist noch der Umbildung fähig. Umgestaltung oder auch nur beschleunigte oder verzögerte Anlage eines einzigen Organs während der Entwicklung kann aber unter Umständen zu einer grundsätzlichen Umprägung des gesamten Organismus führen, so daß schließlich ein vollkommen neuartiger Typus „sprunghaft“ resultiert. Der Ontogenie kommt so zweifellos grundsätzliche Bedeutung zu für die Vorgänge der Entwicklung. Vgl. später Ontogenie und Phylogenie.

2. Inadaptive Typenneubildung

Wenn wir im vorhergehenden in der Hauptsache von Anpassungstypen sprachen, die in einer Periode der explosiven Entfaltung durch sprunghafte Typenneuprägung aus einem Grundtypus entstehen, so konnte dadurch der Eindruck erweckt werden, als ob die Typenneubildung eine gerichtete, als ob eine bestimmt gerichtete Anpassung unmittelbare Ursache sei. Wenn schon die Tatsache der Sprunghaftigkeit des Vorganges im Widerspruch zu einer solchen Annahme steht — Anpassung kann ja nur zu einer allmählichen und langsamen Stärkung oder Reduktion einzelner Organe führen —, so zeigt das eindeutig der tatsächliche Befund. Denn neben anpassungsfähigen Typen treten bei jeder explosiven Entfaltung auch Typen auf, die nicht anpassungsfähig sind, daher rasch wieder erlöschen und mit wenigen Formen persistieren oder degenerativ werden. Ein Rückblick auf die in den früheren Kapiteln angeführten Beispiele zeigt dies klar. Hier genügt es an die Gruppen der Marrellomorphen, *Limulava*, *Aglaspina*, *Conularida*, *Scaphopoda*, *Ascoceratidae*, *Antiarchi* usw. zu erinnern.

Diese Tatsachen hat ABEL unter der Bezeichnung der „fehlgeschlagenen Anpassungen“ zusammengefaßt, ohne aber die Bedeutung derselben in ihrer vollen Tragweite zu erfassen. Bei einer fehlgeschlagenen Anpassung handelt es sich nach den Worten ABELS um „eine Anpassung oder Reaktion des Organismus, die durch die Lebensweise oder Bewegungsart bedingt und provoziert ist, aber es ist keine gute und anpassungsfähige Anpassung“. Die Bezeichnungsweise ABELS — sie ist in den vorhergehenden Abschnitten der Einfachheit halber vorläufig festgehalten worden — geht von dem nachträglichen Ergebnis aus und greift durch die Einfügung des Begriffes „Anpassung“ der Erklärung der Tatsachen vor, was durch die Definition noch besonders unterstrichen wird. Später hat denn auch ABEL sich vorsichtiger ausgedrückt, wenn

er betont, daß die Bezeichnungsweise „unvorteilhafte Reaktion auf die Umweltsreize“ den Tatsachenkomplex glücklicher umschreiben würde. Mit dieser nicht so ausgesprochen teleologischen Formulierung, die aber immer noch gleich stark — wenn auch in etwas weniger einseitig lamarkistischer Richtung — mit dem Versuch einer Tatsachenerklärung belastet ist, hat sich ABEL der etwas neutraleren Ausdrucksweise KOWALEWSKYS genähert.

KOWALEWSKY — wohl der erste, der auf derartige Tatsachen überhaupt hingewiesen hat — ging von der Art und Weise der Umbildung und Reduktion der Seitenzehen bei den Artiodactylen aus. Von den Anthracotheriiden ausgehend und diese mit anderen Artiodactylengruppen vergleichend, fand er, daß diese Reduktion auf zwei verschiedenen Wegen vor sich gegangen sei: in einen Fall wurden die seitlichen Metacarpalia zwar stark verkleinert, behielten aber ihre ursprüngliche Stellung in der Artikulation mit dem Carpus; im andern Fall ging mit der Verkleinerung der seitlichen Metacarpalia ein nach der Seite drängen derselben Hand in Hand, so daß sie von der Artikulation mit dem Carpus ausgeschlossen wurden. Während bei dem ersten Modus der Umbildung die Entwicklung und Vergrößerung der mittleren Metacarpalia eingengt blieb, war im zweiten Fall die Möglichkeit einer Vergrößerung derselben gegeben. Der Umbildungsmodus ist daher im ersten Fall nur bis zu einem gewissen Punkte steigerbar, während im zweiten Fall der Entwicklung theoretisch keine Grenzen gesetzt sind. Wohl ausgeprägte Zweizehigkeit ist daher nur auf dem Wege der zweiten Gruppe erreichbar: nur diese Gruppe ist vom Gesichtspunkt des Artiodactylenschemas aus anpassungsfähig, während die erste Gruppe die reine Artiodactylenextremität nie erreichen kann, sie ist nicht anpassungsfähig. KOWALEWSKY unterschied daher einen adaptiven — anpassungsfähigen — Modus und einen inadaptiven — nicht anpassungsfähigen — Modus der Zehenreduktion. Das ist eine vollkommen neutrale Bezeichnungsweise, die die Tatsachen in jeder Hinsicht voll umschreibt, ohne eine Erklärung dafür zu geben. Im folgenden sei daher diese Bezeichnungsweise festgehalten.

Wir stellen demnach fest: die in der Phase der explosiven Entfaltung statthabende sprunghafte Typenneubildung ist eine ausgesprochen richtungslose, zufällige: adaptive und inadaptive Typen treten vollkommen gleichwertig nebeneinander auf. Über ihre Entwicklungs- und An-

passungsfähigkeit entscheidet erst die Zukunft, die weitere Entwicklung; der Typus selber ist aber ein für alle Mal festgelegt; denn — und das ist das wesentliche — die inadaptiven Typen verharren ausnahmslos in ihrem Typus, genau, wie die adaptiven.

3. Funktion, Form, Anpassung

Durch die gesamte Deszendenzlehre der modernen Naturwissenschaft zieht sich der Streit um die beiden mit den Namen DARWIN und LAMARCK verknüpften Grundanschauungen, d. h. letzten Endes um die Frage nach dem Primat von Form, bzw. Funktion. Wenn bei DARWIN — und diese Grundidee ist vor allem von WEISMANN ausgebaut und nach allen Richtungen durchdacht worden — die letzte Ursache der Weiterbildung im Organischen, in zufälligen Abänderungen des Organismus selber liegt, Abänderungen, die erst sekundär durch Selektion teils ausgetilgt, teils gesteigert, „gezüchtet“ werden, so ist damit der Form eindeutig das Primat vor der Funktion zuerkannt. Denn Selektion, Auswahl des Nützlichen, Zweckmäßigen, d. h. Anpassungsfähigen kann erst dann einsetzen, wenn durch Vorhandensein verschiedener Formen nebeneinander eine Auswahlmöglichkeit geschaffen ist, wie das vor allem durch GOEBEL betont wurde; die Frage kann nur mehr die sein, wodurch das zufällige Abändern bedingt ist. Umgekehrt verknüpft sich mit dem Namen LAMARCKS die Vorstellung, daß die Funktion das primäre ist und die Form erst als sekundäre Folge erscheint: Anpassung durch Gebrauch, bzw. Nichtgebrauch, d. h. Stärkung, bzw. Rückbildung von Organen ist die Grundidee. Wenn die DARWINSche Erklärungsart vorwiegend von der Biologie vertreten wird, so sind die LAMARCKSchen Anschauungen in der Hauptsache in der Paläontologie verbreitet.

Als roter Faden zieht sich durch die ganze Paläobiologie ABELS die Auffassung, daß Funktion die primäre Ursache sei und die Form als angepaßt erst sekundäre Folge. Und erst neuerdings hat ABEL dieser Auffassung scharfen, unmißverständlichen Ausdruck gegeben: „Nur die Weise zu leben, bestimmt die Gestaltung des Tieres. Nahrung, Bewegung und Ort formen den Körper allein“. Und in übereinstimmender Weise hat sich JAEKEL, von theoretischen Überlegungen und Voraussetzungen ausgehend, ausgesprochen, daß es nämlich undenkbar sei, daß „in der phyletischen Morphogenie Organe sozusagen auf Vorschub geliefert werden“, daß „jede Eigenschaft einmal funktionell erworben sein

muß“, daß für das „Problem, ob die Form oder die Funktion das primäre sei, nur die Möglichkeit bleibt, die Funktion als das formbildende Moment zu betrachten“. Wenn diese Auffassung bei der Betrachtung und Verfolgung der einzelnen Stammreihen selber tatsächlich zunächst als die einzig mögliche erscheint, so ist sie doch schon durch POMPECKJ wesentlich eingeschränkt worden, wenn „in der Umformung der Organe durch Gebrauch oder Nichtgebrauch, LAMARCKS Hauptgedanke, nur ein Eingehen der Organismen auf von außen her durch die Umwelt ausgeübte Reize zwingender Art zu sehen“ sein soll. Und wenn HENNIG schließlich betont, daß „die Fähigkeit des Lebens zur Anpassung viel weniger darin besteht, aus irgend einem Bedürfnis heraus neue Körperteile hervorzuzaubern, als in dem Vermögen, die vorhandenen Organe und Eigenschaften neuen Aufgaben sich dienstbar zu machen“, so ist damit in Wirklichkeit das Primat der Form vor der Funktion ausgesprochen. Das gleiche hat neuerdings R. RICHTER eindeutig an dem Beispiel der *Calceola* aufgezeigt: Es ist nicht „formerzwungene Funktion“, sondern „funktion-erzwingende Form“, die hier den Entwicklungsgang beherrscht.

Es zeigt sich, daß trotz unbedingter Vorherrschaft lamarckistischer Ideen in der Paläontologie gewichtige Stimmen und Einwände gegen diese bestehen, daß das Problem Funktion und Form in keiner Weise als gelöst betrachtet werden kann. Die vorliegenden Ergebnisse der explosiven Entwicklung und der inadaptiven Typenneubildung erlauben es nun, das Problem dahin zu lösen, daß — wenigstens in der Phase der explosiven Entwicklung — der Form das Primat zukommt, daß die vorhandene Form eine bestimmte Funktion vorschreibt, „erzwingt“.

Zunächst die Tatsache der sprunghaften Typenneubildung. Wenn sich der Typus nicht allmählich, sondern sprunghaft herausbildet, so ist damit ein Herausbilden desselben durch allmähliche Anpassung, durch Gebrauch oder Nichtgebrauch von Organen von vornherein ausgeschlossen. Die Form tritt plötzlich auf und ist vorhanden; Anpassung kann, wenn überhaupt, erst erfolgen, wenn ein anzupassender Formtypus gegeben ist. Wenn darüber hinaus die Typenneubildung in der Phase der explosiven Entwicklung durch unmittelbare Anpassung bedingt wäre, so müßten die neu auftretenden Typen durchweg adaptiv sein; inadaptive, nicht anpassungsfähige Typen könnten überhaupt nicht entstehen.

Abgesehen von diesen theoretischen Überlegungen sind es unmittelbar die Tatsachen, die zur Annahme eines Primats der Form führen. So sei an den Amphineurentypus unter den Mollusken erinnert. Der aus verschiedenen dorsalen Platten bestehende Panzer erscheint auf den ersten Blick als die glücklichste Lösung des Problems, einerseits Schutz für die Dorsalseite zu bieten und andererseits freie Beweglichkeit zu gewährleisten. In Wirklichkeit jedoch ist, wie oben gezeigt wurde, bei diesem Schalentypus ein Schutz des lebenswichtigsten Körperteils, des Kopfes, nur unter der Voraussetzung möglich, daß auch der Kopf von einer festen Kalkplatte bedeckt wird, daß dieser mithin seine eigentliche Funktion aufgeben muß, was eine Aufgabe der freien Beweglichkeit zur Folge hat. Auf der andern Seite ist aber die Schale, eben da sie nicht einheitlich ist, auch kein unbedingt zweckmäßiger Schutz bei stillsitzender Lebensweise. Die Schale kann somit weder als Anpassung an kriechende, noch als Anpassung an stillsitzende Lebensweise entstanden sein. Vielmehr hat der einmal und primär vorhandene Schalentypus sekundär die charakteristische, stillsitzende Lebensweise erzwungen. Die Anpassung ist die Folge des Schalentypus. Die Funktion folgt aus der Form.

Oder die Cephalopoden! Die primäre Ausgangsform war benthonisch und besaß einen normalen Kriechfuß. Der Typus der gekammerten Schale erzwang erst sekundär den Übergang zu nektonischer Lebensweise, die Funktion des ursprünglichen Kriechfußes als Schwimorgan. Ebenso wie der Schalentypus der zweiklappigen Lamellibranchier Umbildung und Anpassung zu limnobenthonischer Lebensweise zur notwendigen Folge hatte, während der umgekehrte Weg in jeder Hinsicht undenkbar ist. — Die Weichhäutigkeit der von weichhäutigen Natantiern abstammenden Thalassiniden und Paguriden ist die Voraussetzung, auf der allein die Anpassung und Lebensweise dieser Gruppen verständlich ist, während der umgekehrte Weg, daß ein kräftiger Panzer vorhanden war, der verloren ging, nachdem die Paguriden sich in fremden Schalen verkrochen haben usw., undenkbar ist, wie oben gezeigt wurde. — Das Vorhandensein von Pleuren-ähnlichen Ausstülpungen an den Segmenten, die als Tragschirme gewissermaßen verwandt werden konnten, ist, wie HANDLIRSCH und STEINMANN richtig betonten, die Voraussetzung für die fliegende Lebensweise und die Flügel der Insekten; unmöglich ist es, daß die Insektenflügel allmählich entstanden sind aus Versuchen zu fliegen. Über-

all ist, genau so eindeutig wie bei dem von R. RICHTER analysierten Beispiel von *Calceola*, der Formtypus das Primäre, die Funktion das Sekundäre.

Oder die verschiedenen Umbildungsmodi der Wirbelsäule von dem embolomeren Stadium aus. Nur der gastrozentrale und der notozentrale Wirbeltypus schaffen die Möglichkeit einer Wirbelsäule, die den Rumpf zu tragen vermag und damit sekundär zur Emporhebung des Körpers über den Boden führt, d. h. eine reiche Entwicklung der Extremitäten und eine vielseitige Anpassung zur Folge hat: der rhachitom-stereospondyle und der pseudozentrale Wirbeltypus dagegen halten im Prinzip an der Grundgliederung der embolomeren Wirbelsäule fest, geben somit diese Möglichkeit nicht; dieser Formtypus erzwingt daher unbedingte Festhaltung der amphibischen Lebensweise. — „Ein sehr geringes Gewicht war Vorbedingung zum Erwerb des Flugvermögens. Hohlknochen und Dünnwandigkeit des Skeletts konnten nicht erst von Flugsauriern und Vögeln erworben werden. Sie waren in einer Sauriergruppe der Trias entstanden und damit erst bot sich der Entwicklung überhaupt eine Möglichkeit dar, sich das Luftmeer als Bewegungsraum nutzbar zu machen“ (HENNIG). Auch hier — die Beispiele ließen sich leicht vermehren — ist der Formtypus das Primäre, die Funktion die Folge.

Hier mag bemerkt sein, daß auch GOEBEL auf Grund seiner reichen experimentellen und morphologischen Erfahrung in der Botanik hinsichtlich der Pflanzen zu dem gleichen Ergebnis gelangte: es ist das Prinzip der Ausnützung oder der indirekten Anpassung. Zur Illustration sei eine charakteristische Stelle betreffend die kleistogamen Blüten angeführt: „Wir haben stets zu unterscheiden zwischen den äußeren Bedingungen, welche eine bestimmte Reaktion der Pflanzen auslösen, und zwischen dem Nutzen, welchen diese Reaktion gewährt. Die kleistogamen Blüten stellen einen weiteren Beleg für den Satz auf, daß eine Reaktion auf äußere Einflüsse für die Pflanze vorteilhaft sein kann auch da, wo zwischen diesen Einflüssen und Faktoren, welchen diese Reaktionen „angepaßt“ sind, keine direkte Beziehung besteht. Auch solche Pflanzen bringen kleistogame Blüten hervor, welche diese durchaus nicht notwendig haben. Für manche Pflanzen aber ist die Fähigkeit, kleistogame Blüten zu bilden, deshalb von so großer Bedeutung geworden, weil die chasmogamen bei ihnen nicht regelmäßig Samen ansetzen. Das Verhältnis ist aber hier umgekehrt

als es gewöhnlich betrachtet wird: die kleistogamen Blüten treten nicht auf weil die chasmogamen keine Blüten ansetzen, sondern die Samenbildung in diesen kann unterbleiben, weil kleistogame Blüten vorhanden sind“.

Zusammenfassend erkennen wir, daß in der Phase der explosiven Entwicklung die Typenneubildung sprunghaft erfolgt, daß adaptive und inadapative Typenneubildung gleichwertig nebeneinander stehen, daß schließlich die Typenneubildung nicht Folge einer bestimmten Anpassung, nicht Folge der Funktion ist, sondern daß die Form die gegebene und primäre Grundlage weiterer Entwicklung und Anpassung darstellt. Das Problem liegt in der Frage nach den Ursachen der Formbildung.

Literatur

1. ABEL, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1912.
2. — Gedanken über die Ursachen der Degeneration und deren phylogenetische Bedeutung. Paläontol. Hungarica, Bd. 1, 1923.
3. — Das biologische Trägheitsgesetz. Paläontol. Zeitschr., Bd. 11, 1929.
4. GOEBEL, K., Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1898—1901.
5. — Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. München, 1898.
6. — Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Centralbl., Bd. 24, 1904.
7. HENNIG, E., Paläontologische Beiträge zur Entwicklungslehre. Tübing. naturwiss. Abhandl., Heft 4, 1922.
8. — Von Zwangsablauf und Geschmeidigkeit organischer Entfaltung. Rektoratsrede Tübingen, 1929.
9. JAEKEL, O., Funktion und Form in der organischen Entwicklung. Paläontol. Zeitschr., Bd. 4, 1922.
10. KOWALEWSKY, Monographie der Gattung Anthracotherium. Paläontogr., Bd. 22, 1874.
11. NEUMAYR, M., Die Stämme des Tierreichs. 1889.
12. POMPECKJ, J. F., Umwelt, Anpassung und Beharrung im Lichte erdgeschichtlicher Überlieferung. Rektoratsrede Berlin, 1925.
13. — Diskussionsbemerkung zu SCHINDEWOLF, „Über *Volborthella* usw.“. Paläont. Zeitschr., Bd. 10, 1928.
14. PFEFFER, G., Die Frage der Grenzbestimmung zwischen Kreide und Tertiär in zoogeographischer Betrachtung. Jena, 1927.
15. RICHTER, R., Ein Ausschnitt aus dem Fragenkreis: Bilateralität und Lebensweise. Paläontol. Zeitschr., Bd. 11, 1929.
16. — Das Verhältnis von Funktion und Form bei den Deckelkorallen. Senckenbergiana, Bd. 11, 1929.
17. STEINMANN, G., Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig, 1908.

18. TROLL, W., Das Problem der Zweckmäßigkeit in der Biologie. Zeitschr. „Die Erde“, Bd. 4, Braunschweig, 1926.
19. TSCHULOK, S., Deszendenzlehre (Entwicklungslehre), ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage. Jena, 1922.
20. WAAGEN, W., Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. BENECKES geognostisch-paläontologische Beiträge, Bd. 2, München, 1876.

B. Orthogenese

1. Begriff und Bedeutung der Orthogenese. Historisches

Der durch TH. EIMER (1897) ausführlich begründete Begriff der Orthogenese, des Gesetzes „der bestimmt gerichteten Entwicklung“, der „Tatsache, daß das Abändern der Lebewesen ganz gesetzmäßig nach wenigen, bestimmten Richtungen geschieht“, ist Ausdruck dessen, „daß die Artbildung in letzter Linie unabhängig vom Nutzen geschieht, daß sie auf gesetzmäßigen Umänderungen beruht, deren Ursache in der physiologischen Arbeit des Körpers auf Grund von dessen Konstitution und in deren Beeinflussung durch die physikalischen Mittel der Außenwelt gelegen ist“. „Jede Entwicklungsrichtung ist nichts als Ausdruck organischen Wachsens, welches ich als die Ursache der allmählichen Umgestaltung der Lebewelt bezeichne, als die Ursache alles Abänderns und als die letzte Ursache aller Artentfaltung“. „Überlege ich zusammenfassend alle Tatsachen, welche sich über die Bedeutung bestimmter Entwicklungsrichtungen ergeben, so drängt sich mir der Schluß auf, daß alle Lebewesen als Bildungen aufgefaßt werden müssen, welche nichts sind als der Ausdruck von Summen von bestimmten Entwicklungsrichtungen“. „Es ist selbstverständlich, daß der Kampf ums Dasein die verschiedenen Entwicklungsrichtungen beeinflussen kann, indem die Zuchtzahl nur die zweckmäßig gebildeten, bzw. die nicht unbedingt schädlichen Formen bestehen läßt“. Aus diesen Zitaten ergibt sich, daß EIMER der Orthogenese eine ganz unbedingt zentrale Stellung in der organischen Entwicklung zuerkannte, daß sämtliche Tatsachen auf dieses eine Grundprinzip zurückgeführt wurden, daß aber letzten Endes die Gründe der Orthogenese in physiologischen Beziehungen gesucht werden. Wie hoch EIMER gerade die physiologische Seite seiner Hypothese einschätzt, geht am besten aus der Wichtigkeit hervor, die er den Temperaturversuchen über Färbung von Schmetterlingen zuschreibt.

Diesen von EIMER klar formulierten, vor allem an Farbmustern von Schmetterlingen gewonnenen Feststellungen Entsprechendes ist auch schon vorher gelegentlich ausgesprochen und erkannt, freilich nicht so grundsätzlich in den Mittelpunkt des gesamten Entwicklungsgeschehens gerückt worden. So spricht schon 1894 NÄGELI von einem „Progressionsprinzip“, das das „Beharrungsgesetz im Gebiet der organischen Entwicklung“ darstellt. „Sowie die Entwicklungsbewegung einmal im Gange ist, so kann sie nicht stille stehen und sie muß in ihrer Richtung beharren“. Und schon 1888 hat DÖDERLEIN auf Grund von Entwicklungsreihen fossiler Säuger klar das gleiche Prinzip ausgesprochen, daß nämlich die organische Entwicklung charakterisiert sei durch ein auffälliges Beharrungsvermögen bei einer einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung. Ja, DÖDERLEIN wies sogar schon darauf hin, daß diese biologische Trägheit, dieses Beharrungsvermögen so weit gehe, daß Spezialisationsrichtungen sich weit über das Maß des Zweckmäßigen hinausentwickeln, so z. B. bei dem Gebiß von *Smilodon* und vom Mammut. Die nur kurz gefaßte Mitteilung DÖDERLEINS ist — das sei schon hier bemerkt, es wird darauf zurückzukommen sein — von ganz besonderer Bedeutung hinsichtlich der Erklärung und des Wesens dieser Erscheinung.

Diese Gedankengänge — zwar vielfach angezweifelt — kehren doch immer wieder, insbesondere in der mehr historisch eingestellten Palaeontologie. So kann POMPECKJ von dem „konservativen Prinzip der Beharrung“ sprechen, das sich darin ausprägt, daß der „einmal eingeschlagene Weg einer Entwicklung oder Umformung so lange als möglich beibehalten wird“. Und HENNIG erkennt in dem „Gesetz der Wachstumssteigerung“ eine einseitig gerichtete, zwangsmäßig ablaufende Steigerung . . . , ohne daß dabei ein irgendwie in Betracht kommender Vorteil für die betreffende Tier- oder Pflanzengattung ersichtlich wäre“. Das gleiche Prinzip letzten Endes ist es, wenn ROSA „eine progressive Reduktion der Variabilität“ mit der Artbildung in Zusammenhang bringt oder wenn KOKEN von einer „eingeschränkten Variationsfähigkeit“ spricht.

Während in all diesen Fällen die Orthogenese zwar als wesentlicher Faktor der Entwicklung erkannt wurde, aber doch nicht in der extremen Form wie bei EIMER in den Mittelpunkt alles Entwicklungsgeschehens gestellt war, hat neuerdings ABEL — ausgehend von der ausgesprochen orthogenetisch ablaufenden

Entwicklung der Pferde — diesem Tatsachenkomplex wieder eine ganz zentrale Stellung zuerkannend und sich damit im Prinzip wieder ganz auf den Standpunkt EIMERS gestellt, allerdings auf rein lamarkistischer Grundlage. Trotzdem glaubt ABEL den EIMERSchen Begriff aufgeben zu sollen; es wird für die in Frage stehenden Tatsachen der Begriff des „biologischen Trägheitsgesetzes“ aufgestellt unter Berufung auf die Priorität NÄGELIS und unter Umgehung des DÖDERLEINschen Prinzips des organischen Beharrungsvermögens. Durch Einführung dieses Begriffes sollen die Tatsachen „erklärt“ werden, indem die organische Entwicklung gewissermaßen auf das Prinzip des Trägheitsgesetzes in der Physik zurückgeführt wird. Wenn ABEL auch die Erscheinungen des „biogenetischen Grundgesetzes“ durch sein Trägheitsgesetz erklären will, so greift er hierin sogar noch über die EIMERSche Orthogenese hinaus; in Wirklichkeit dürfte damit allerdings Ursache und Wirkung verwechselt sein (vgl. Kap. Ontogenie und Phylogenie). Berechtigung, den Ausdruck Orthogenese durch einen neuen zu ersetzen, besteht demnach in keiner Weise. Im vorliegenden Fall ist ein solches Vorgehen außerdem unzumutbar: denn während Orthogenese ein vollkommen neutraler Ausdruck ist, der eine Tatsache bezeichnet, ist der Begriff „biologisches Trägheitsgesetz“ ein Erklärungsversuch; eine Tatsache durch einen solchen zu bezeichnen, ist aber ein gänzlich unzulässiges Vorgehen.

Es ist daher unbedingt an der alten EIMERSchen Bezeichnung festzuhalten. Der Begriff der Orthogenese als bestimmt gerichteter Entwicklung geht aus diesen historischen Bemerkungen eindeutig und klar hervor.

Daß orthogenetische Entwicklung eine häufig vorkommende Form der Weiterbildung darstellt, ist unbestreitbar; es sei an das ABELSche Beispiel der Pferde erinnert, an die Umbildung des Elefantengebisses, an die Entwicklung der *Palinura*—*Brachyura* unter den Dekapoden, an die Entwicklungsreihe Orthoceratiden—Belemnoideen—Sepioideen, an die Entwicklung der Proherpocheliden und der Herpocheliden usw. Die vorhergehenden Kapitel zeigen die immer wiederkehrende Tatsache klar. Weniger eindeutig ist die Bedeutung der Orthogenese für das gesamte Entwicklungsgeschehen.

Nach EIMER und ABEL ist Orthogenese die einzige Form der Entwicklung, unter die sich sämtliche anderen Erscheinungen unterordnen lassen. Diese Annahme ist nicht richtig. Orthogenese — auch in der ABELSchen Fassung — bedeutet ja einzig

und allein bestimmt gerichtete Weiterbildung eines vorhandenen Anpassungstyps. Auch ABEL setzt den Grundtypus der Pferde ja schon voraus. Es ist keine Möglichkeit, auf dieser Basis verschiedenartige, divergierende Anpassungstypen aufeinander zurückzuführen. Die einzig mögliche Konsequenz ist die Auffassung, die STEINMANN entwickelt hat. Während ABEL diesen inneren Widerspruch nicht erkannt hat, sah sich EIMER genötigt, um ihm zu entgehen, verschiedene Hilfhypothesen einzuführen (Epistase, Genepistase, Halmatogenese). Auch die Tatsache der Orthogenese führt damit wieder auf die im vorhergehenden Kapitel besprochene „explosive Entwicklung“ zurück.

Das Wesen der Orthogenese erhellt am besten aus den Gesetzmäßigkeiten der Entwicklung, die damit verknüpft sind.

2. Der Zwangsablauf orthogenetischer Entwicklung

Daß jede orthogenetische Stammreihe in sich zwangsmäßig abläuft, daß mit andern Worten ein einmal vorhandener Formtypus als unabänderliche Tatsache gegeben ist, zeigt zunächst die Tatsache der auf-, bzw. absteigenden Entwicklung. Solange man die Entwicklung nur unter dem Gesichtswinkel der Biologie sah, glaubte man freilich nur aufsteigende Reihen feststellen zu können, ohne den Widerspruch zu merken, der zwischen diesem „Vervollkommnungsprinzip“ mit dem Menschen als Krone der Entwicklung und der „mechanischen“ Deutung der organischen Entwicklung besteht. Es war das Verdienst JAEKELS, daß auch die Tatsache absteigender Entwicklung in den Bereich der Diskussion gezogen wurde. Das Grundbeispiel JAEKELS, das Knorpeligwerden des ursprünglich knöchernen Innenskeletts primitiver Vertebraten (Cyclostomen, Selachier, Crossopterygier), ist durch STENSJÖ eindeutig bestätigt worden. Die früheren Kapitel erweitern das Tatsachenmaterial in dieser Hinsicht beträchtlich: wir konnten zeigen, daß die Stegocephalen und Amphibien gegenüber den gastrozentralen Tetrapoden eine absteigende Entwicklung durchmachen. Wir erkannten, daß die auf dem Mysisstadium stehenden Eucyphiden und Penaeiden (mit Exopodit im adulten Stadium) nicht primitiv sind, sondern daß sie durch absteigende Entwicklung zustande gekommen sind. Ebenso zeigte sich, daß der Blattfuß der Phyllopoden nicht aus den Parapodien der Anneliden hervorgegangen ist, sondern durch Rückbildung, also absteigende Entwicklung aus dem normalen vielgliedrigen Spaltfuß der Trilobiten und Malacostraken.

Das Fehlen eines Karapax bei den Arthrostraken erwies sich als sekundäre Reduktion. Die rezente *Nebalia* ist in vieler Hinsicht primitiver geworden als ihre paläozoischen Vorläufer (*Nahecarida*). Die aplacophoren Amphineuren haben mit der Schale auch die Kiemen und den Kriechfuß fast ganz verloren, auch dies eine deutlich absteigende Entwicklung; letzten Endes stellen die Amphineuren in ihrer Gesamtheit und die Lamellibranchier dadurch, daß sie trotz Vorhandensein eines Kriechfußes eine frei kriechende Lebensweise aufgeben, gegenüber den übrigen Mollusken eine absteigende Entwicklungsgruppe dar, vom Gesichtspunkt der Molluskenorganisation aus betrachtet, wie auch die Fische in ihrer Gesamtheit wie JAEKEL betonte, durch die weitgehende Reduktion der Extremitäten und die Reduktion der Lunge zur Schwimmblase. Es zeigt sich, daß absteigende Entwicklung in der organischen Entwicklung von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Diese Tatsache entspricht der adaptiven, bzw. inadaptiven Typenneubildung in der Phase der explosiven Entwicklung. Adaptive Typen machen durchweg eine aufsteigende Entwicklung durch, während naturgemäß die inadaptiven Typen nur degenerativ werden können, d. h. eine absteigende Entwicklung durchmachen oder aussterben müssen, sofern nicht der Übergang zu einem adaptiven Formtypus möglich ist. Diese Möglichkeit ist aber in keinem der zahlreichen Fälle verwirklicht — denn die Tatsache, daß ein inadaptiver Typus trotz oder wegen seiner absteigenden Entwicklung, die ihn auf eine tiefere Organisationsstufe führt, eine reiche Entwicklung durchmacht, wie die Fische oder die Lamellibranchier, kann in keiner Weise in dieser Richtung umgedeutet werden. Es folgt daraus, daß die orthogenetische Entwicklung unbedingt zwangsmäßig abläuft und unter allen Umständen an den gegebenen Formtypus gebunden ist, daß sie denselben nie verlassen kann.

Dies wird weiterhin noch bestätigt durch die vielfach gemachte und beschriebene Beobachtung der Überspezialisierung. Eine einmal eingeschlagene Entwicklungsrichtung wird starr beibehalten und entwickelt sich geradlinig weiter, selbst wenn durch diese Weiterbildung die Anpassung in ihr Gegenteil umschlägt und unzweckmäßig wird. So sei an den Canin von *Smilodon*, an den Stoßzahn bei den Elefanten, an das Geweih der Cerviden usw. erinnert. In diesem Zusammenhang ist auch das Gesetz der Wachstumssteigerung zu nennen: auch hier übersteigert sich

die Entwicklung, wie aus zahlreichen, viel genannten Beispielen bekannt ist, bis zur ausgesprochenen Unzweckmäßigkeit.

Noch klarer ergibt sich diese Tatsache aus der Beobachtung der Parallelentwicklung. Eine ganze Reihe von Beispielen hat neuerdings SCHINDEWOLF zusammengestellt. Das Beispiel der Pferde ist bekannt, bei denen sich der einzehige Typus auf mindestens drei verschiedenen Stammreihen herausgebildet hat. Das gleiche zeigen auch die brachyuren Dekapoden: denn der höhere Brachyurentypus hat sich auf verschiedenen Linien nebeneinander herausgebildet; so ist der catametope Typus sowohl von den Dromiaceen aus (Ocypodiden), wie auch von den Xanthiden aus (Grapsiden) entstanden. Der Typus der Xanthiden wird innerhalb der Oxystomen von den Callapiden, innerhalb der Dromiaceen von den Dromiiden erreicht. Auf verschiedenen Wegen, unabhängig voneinander kommen die natanten Dekapoden, die Dichelopoden und die Schizopoden zu einem so weit gehend übereinstimmenden Typus, daß man diese Gruppen unmittelbar aneinander anschloß. Jeder Formtypus hat eben nur bestimmte Umbildungsmöglichkeiten; die Umbildung ist zwangsläufig auf ein durch den zugrunde liegenden Typus bestimmtes Endstadium gerichtet.

Die Tatsache des Zwangsablaufes in der orthogenetischen Umbildung ist der grundsätzlichsste Unterschied der Orthogenese gegenüber der explosiven Entfaltung, der mehr oder weniger unbeschränkte Formbildungsmöglichkeit zukommt.

3. Progressive Reduktion der Variabilität

Das von D. ROSA aufgestellte Prinzip der progressiven Reduktion der Variabilität ist in dieser Formulierung nicht sehr glücklich umschrieben; denn in Wirklichkeit erkennen wir bei Verfolgung aussterbender Stammreihen, daß kurz vor dem endgültigen Erlöschen die Variabilität gesteigert wird, wie das O. ABEL am Beispiel der Mixnitzer Höhlenbären und der Gattung *Eurhinodelphis* aus dem Obermiozän klar zeigen konnte, wie das auch durch das Verhalten der Mammute in der späteren Diluvialzeit nach den Untersuchungen SOERGELS bewiesen wird und wie sich das ganz ähnlich in zahlreichen analogen Fällen ergibt, so sei an die durch KOKEN aufgezeigte enorme Variabilität von *Worthenia* in der Trias erinnert, mit der die Gattung erlischt, oder

an die in der Kreide so enorm gesteigerte Formenfülle der Lytoceratiden. PLATE hat daher die ROSASche Formulierung durch ein „Gesetz der fortschreitend verminderten Evolutionsbreite“ ersetzt, einen Ausdruck, den ABEL als „Gesetz der fortschreitend verminderten Evolutionsmöglichkeit“ modifiziert sehen möchte.

In dieser Formulierung — und zwar dürfte die PLATESche die richtigere sein — trifft das ROSASche Prinzip für sämtliche orthogenetische Stammreihen zu. So läßt der Entwicklungsgang der Dromiaceen erkennen, daß die Homolodromiiden des Jura noch eine recht große Evolutionsbreite besitzen, indem von hier aus die Prosoptoniden, Homoliden, Dynomeniden und die Ocypodiden ausstrahlen, während im Verlauf der weiteren Entwicklung eine immer stärkere Einengung der Evolutionsbreite statthat, so daß in der Oberkreide nur noch die Familie der Dromiiden neu aus den Homolodromiiden entsteht. Die Evolutionsbreite der silurisch-devonischen Aviculiden ist eine ungleich größere als im Mesozoikum, und im Tertiär und der Gegenwart hat eine wesentlich fortschreitende Einengung stattgefunden. Während bei den primitiven Pectiniden Anpassung an festgewachsene Lebensweise den Spondylidentypus hervorbringt, führt eine solche Anpassung bei höher differenzierten Pectiniden nur noch zum *Velopecten*- und *Hinnites*-Typus. Ebenso bei dem pachyodonten Heterodontentypus, der mit den Isocardiiden in der Trias einsetzend, im Jura und der Kreide (Chamiden, Capriniden, Rudisten) noch eine gewaltige Evolutionsbreite besitzt, die von der Oberkreide an rasch eingeengt wird. Das gleiche zeigt die vom Untersilur an konstant abnehmende Formenfülle, der Trilobiten. In fast schematischer Deutlichkeit ergeben die Zusammenstellungen v. HUENES über die Ichthyosaurier für diese Gruppe dasselbe Bild einer sich von der Trias an konstant vermindernenden Evolutionsbreite. So kehrt dieses Prinzip auch innerhalb der Entwicklung der diapsiden Reptilien ausnahmslos wieder. Und wenn bei den canoiden Carnivoren die omnivore Anpassungsrichtung in den früheren Entwicklungsstadien noch zur Herausbildung des Ursidentyps führt, so bleiben die omnivoren Vertreter der späteren Entwicklungsstadien durchaus im Rahmen des Canidentypus.

Am deutlichsten aber erhellt dieses ROSASche Prinzip aus der Tatsache der Iterativbildungen. Schon KOKEN, der ja auf Grund seiner Erfahrungen an Gastropoden diese Tatsache erstmals feststellen konnte, erkannte, daß sich in dem „Prinzip

der iterativen Entwicklung gleichzeitig“ auch das „der eingeeengten Variations-Möglichkeit“ ausspreche. Und tatsächlich bedeutet ja auch Iteration, d. h. die Tatsache, daß gleiche Formen immer wiederkehren, im Grunde genommen nichts anderes, als daß die Evolutionsbreite auf ein ganz bestimmtes Maß eingeschränkt ist. Dem entspricht es, daß in den orthogenetischen Stammreihen Iterationen nicht von Anfang an auftreten, sondern erst von einem bestimmten Entwicklungsstadium an. So zeigt der *Worthenia*-Typus, das Grundbeispiel KOKENS Iterationen erst vom Karbon ab, und innerhalb der Gattung *Pleurotomaria* treten solche erst vom Perm an auf (iterative Wiederkehr des *anglica*-Typus und des *reticulata*-Typus), während beide Gattungen bis ins Silur zurückreichen. Bei den Pectiniden scheinen eigentliche Iterativbildungen erst mit dem Jura zu beginnen. Bei den devonisch-permischen Ammoniten spielen solche lange nicht die gleiche Rolle, wie bei den jurassisch-kretazischen. Innerhalb der Brachyuren treten Iterationen — entsprechend der Jugendlichkeit der Gruppe — sehr stark zurück und sind bezeichnenderweise mit Sicherheit allein bei der ältesten Abteilung, bei den Dromiaceen in der iterativen Wiederholung des Dynomeniden-Typs durch die Dromiiden, erkennbar, während bei den viel älteren Tricheliden die Proherpocheliden und die Herpocheliden eine eindeutige Iteration darstellen. Innerhalb der jugendlichen Plazentalier fehlen Iterationen noch vollkommen.

Daraus ergibt sich, daß neben dem Zwangsablauf der Entwicklung die Orthogenese durch die Tatsache charakterisiert wird, daß mit fortschreitender Entwicklung der einer orthogenetischen Reihe zugrunde liegende Typus immer weniger plastisch wird, um schließlich mehr oder weniger starr, determiniert zu werden.

4. Irreversibilität

„L'évolution est irréversible“; dieses von DOLLO 1893 ausgesprochene und durch zahlreiche Einzelfälle belegte Gesetz ist vor allem durch ABEL verschiedentlich besprochen und insofern präziser gefaßt worden, als ABEL betont, daß „ein gänzlich verschwundenes Organ niemals wiederkehrt“. „Gehen bei einer Anpassung an eine neue Lebensweise Organe verloren, die bei der früheren Lebensweise einen hohen Gebrauchswert besaßen, so entstehen bei der neuerlichen Rückkehr zur alten Lebensweise diese Organe niemals wieder; an ihrer Stelle wird ein Ersatz durch

andere Organe geschaffen“. In gleicher Richtung geht die Ansicht von HENNIG, der die Irreversibilität zu einer „Unwiederbringlichkeit der Organe“ abschwächen möchte, da eine Rückkehr zu einer früheren, später verlassenen Lebensweise häufig statt habe, nur daß eine solche Rückkehr stets auf anderem Wege erfolge. ABEL brachte dann 1924 die Irreversibilität mit seinem Trägheitsgesetz in Beziehung und führte dies 1928 im einzelnen aus, indem er die Irreversibilität eben durch das „biologische Trägheitsgesetz“ dadurch zu erklären suchte, daß jede Neuanpassung analog den Prinzipien der Mechanik „auf dem Wege des kleinsten Widerstandes“, d. h. unter möglicher Festhaltung der vorhandenen Organisation erfolgen soll. Eine ähnliche Auffassung äußerte 1925 auch POMPECKJ: „Und es ist im wesentlichen auch dasselbe“ — wie das „konservative Prinzip der Beharrung“ — „was DOLLO als sein Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung ausgesprochen hat“.

Grundsätzlich andere Wege ging R. RICHTER, dem „die Zufallsregeln bereits eine genügende Erklärung“ für die Irreversibilität bieten. „DOLLOS Gesetz bedeutet für uns nur die Verneinung einer von vornherein nicht wahrscheinlichen Erwartung, nämlich dieses: Im Formenspiel der organischen Natur ist ein die Zufallsregeln durchbrechendes Ausnahmegesetz notwendiger Rückläufigkeit nicht bekannt“. Unabhängig davon kam MEZ zu der übereinstimmenden Auffassung: Angenommen, „daß auch nur 100 . . . kleinste Teilchen das Eiweißmolekül ausmachen sollen und daß dieselben . . . in irgend eine andere Anordnung gekommen seien, so lehrt uns die Wahrscheinlichkeitsrechnung, daß wir, angesichts der Zahl der vorhandenen Möglichkeiten von 35^{100} , dieses System von nur 100 Einzelteilen jede Sekunde einmal schüttelnd, nicht in 10 Trillionen Jahren wieder zu der ursprünglichen Lagerung zurückkommen. Die Wahrscheinlichkeit der Reversibilität ist also schon hier, noch viel weniger beim Chromatinmolekül, überhaupt nicht gegeben“.

Demgegenüber wollte FEJÉRVÁRY das Gesetz der Irreversibilität soweit einschränken, daß volle Irreversibilität nur dann gelte, wenn die betreffenden Organe „auch im Lauf der biogenetischen Rekapitulation nicht mehr erscheinen“. Die verschiedenen Einwände und Tatsachen, die gegen die Irreversibilität sprechen, sind von FEJÉRVÁRY zusammengestellt worden, so daß hierauf nicht eingegangen werden muß.

Welche Bedeutung kommt diesen Einwänden zu? Sie ließen sich leicht vermehren: so zeigt die Ausbildung der Augenstiele bei *Coeloma* eine ausgesprochene Entwicklungsumkehr, indem bei *Coeloma* eine starke Verlängerung derselben in ocypodidenähnlicher Weise statthabte, bei den Abkömmlingen von *Coeloma* (*Paracoeloma* und *Geryon*) wird der ursprüngliche Zustand eines nur kurzen Augenstiels wieder herausgebildet und sekundär folgt schließlich auf das *Paracoeloma*-Stadium in *Pseudocoeloma* wieder ein Stadium mit verlängerten Augenstielen: also sogar eine doppelte Entwicklungsumkehr. So bedeutet *Baculites* eine Rückkehr zum Orthocerasstadium; die Kreideceratiten stellen eine Rückkehr zum Ceratitenstadium dar. Im orthoneuren Nervensystem der opisthobranchiaten Gastropoden werden nach einem chiasmoneuren Durchgangsstadium die ursprünglichen Symmetrieverhältnisse wiederhergestellt, das gleiche gilt für die Kiemenlage der Opisthobranchier. Für all diese Fälle, die sich leicht vermehren ließen, gilt das gleiche, was in der Diskussion zu dem Vortrag von FEJÉRVÁRY durch JAEKEL und VERSLUYS zum Ausdruck gebracht wurde: es ist nie eine vollständige und unbedingte Reversion (VERSLUYS) und es ist vor allem stets nur eine Reversion der äußeren Körperform (JAEKEL). Das zeigen besonders deutlich die Cephalopoden, das trifft aber auch für sämtliche anderen Fälle zu: so, um nur einen Fall zu nennen, bedeutet die Orthoneurie der Opisthobranchier nicht eine Rückkehr zu primitiven, ursprünglichen Verhältnissen, sondern ist bedingt durch eine stärkere Konzentration der einzelnen Ganglien, also durch eine Höherentwicklung! Da aber hinsichtlich der Lebensweise und der äußeren Körperform tatsächlich eine Entwicklungsumkehr statthaben kann (vgl. außer den angeführten Beispielen auch die Entwicklung der Schildkröten und der Lage der Bauchflossen bei den Fischen), so kann das Gesetz der Irreversibilität nur in der eingeschränkten Formulierung HENNIGS, mit der inhaltlich auch ABEL übereinstimmt, gelten. In diesem Umfang gilt es aber unbedingt, wie ja schon so vielfach gezeigt wurde, daß eine nähere Beweisführung an dieser Stelle unterbleiben kann.

Von Bedeutung in unserm Zusammenhang sind aber die Erklärungsversuche, vor allem die von R. RICHTER und MEZ. Die Erklärung, die von R. RICHTER gegeben wurde, steht und fällt mit der Annahme der Orthogenese. Denn mit der bestimmt gerichteten Entwicklung, der Orthogenesis, steht die Zufallserklärung in scharfem Widerspruch. In einer bestimmt gerichteten Ent-

wicklung — daß an einer solchen kein Zweifel sein kann, geht aus dem vorhergehenden zur Genüge hervor — kann der Zufall höchstens eine ganz untergeordnete Rolle spielen, kann zum mindesten in keiner Weise maßgebend sein. Das gleiche gilt für die Beweisführung MEZ'. Außerdem kommt hier noch zu, daß die Beweisführung auf einer unbekanntem Größe aufgebaut ist: wir wissen noch kaum etwas über die Konstitution des lebenden Eiweißes. Immerhin kann man wohl heute schon sagen, daß für die Umwandlungsmöglichkeiten der Eiweißmoleküle die Gesetze der Wahrscheinlichkeitsrechnung nicht in Anwendung gebracht werden können, daß vielmehr auch hier — wie in der gesamten Chemie — bestimmte Gesetzmäßigkeiten die Neubildung von Verbindungen beherrschen und einschränken.

Die Irreversibilität ist somit eine typische Charaktereigenschaft orthogenetischer Entwicklung, die unmittelbare Folge des Zwangsablaufes der Orthogenese. Darüber hinaus aber erlaubt dieses Gesetz die Feststellung, daß die Orthogenese nicht nur zwangsläufig innerhalb des bestimmten Grundtypus verharret, sondern daß die Entwicklung orthogenetischer Reihen unbedingt vorwärts schreitet, daß keine rückläufige Entwicklung möglich ist. „Die Orthogenese ist der Ausdruck des organischen Wachstums, der Organophysis“ (EIMER); sie ist eben als solche irreversibel, wie „die individuelle (ontogenetische) Evolution irreversibel ist“ (FEJÉRVÁRY).

Zusammenfassung. Bestimmt gerichtete, orthogenetische Entwicklung setzt ausnahmslos ein nach der Phase der explosiven Typenneubildung. Die Orthogenese verläuft stets zwangsmäßig innerhalb des durch den — adaptiven oder inadaptiven — Grundtypus gegebenen Rahmens (auf- und absteigende Entwicklung, Überspezialisierung, Parallelentwicklung). Die Plastizität des Grundtypus nimmt im Verlauf der Orthogenese konstant ab (Iterativbildungen). Orthogenese ist stets eine Weiterbildung des Grundtypus, Organophysis EIMERS (Irreversibilität).

Literatur

Außer den schon im vorhergehenden Kapitel angeführten Arbeiten wären hier noch folgende zu nennen:

1. ABEL, O., Das biologische Trägheitsgesetz. *Biologia generalis* Bd. 4, 1928. (Vgl. auch das Referat dieser Arbeit von DIETRICH im N. Jahrb. f. Min. usw. III, 1929 S. 169).

2. BEURLÉN, K., Paläontologische Beiträge zur Entwicklungslehre. Zeitschr. „Die Erde“, Bd. 4, 1926.
3. — Die Dekapoden des Schwäbischen Jura. Paläontographika Bd. 70, 1928.
4. — Parallelentwicklung und Iterationen bei Dekapoden. Paläont. Zeitschr. Bd. 11, 1929.
5. DÖDERLEIN, L., Phylogenetische Betrachtungen. Biolog. Zentralbl. Bd. 7, 1888.
6. DOLLO, L., Les lois de l'évolution. Bull. d. l. soc. Belge de Géol., de Pal. et d'Hydrol. Bd. 7, 1893.
7. EIMER, TH., Orthogenese der Schmetterlinge. Die Entstehung der Arten, II. Teil, unter Mitwirkung v. C. FICKERT, Leipzig 1897.
8. — und FICKERT, C., Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Foraminiferen. Entwurf einer natürlichen Einteilung derselben. Tübinger zool. Arbeiten, Bd. 3, Leipzig 1899.
9. FEJERVÁRY, G. J. V., Über Erscheinungen und Prinzipien der Reversibilität in der Evolution und das DOLLOsche Gesetz. Paläont. Zeitschr. Bd. 7, 1926. (Mit Diskussionsbemerkungen von ABEL, JAEKEL, R. RICHTER und VERSLUYS.)
10. HUENE, F. V., Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin 1922.
11. JAEKEL, O., Verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena 1902.
12. — Der Kopf der Wirbeltiere. Ergebn. d. Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 27, 1927.
13. KOKEN, F., Die Gastropoden der Trias um Hallstatt. Abh. d. k. k. geolog. Reichsanst. Wien, Bd. 17, 1893.
14. — und PERNER, J., Die Gastropoden des Baltischen Untersilurs. Mém. d. l'Acad. d. Sci. d. Russie, 8. Ser. Bd. 37, Leningrad 1925.
15. MEZ, C., Die Bedeutung der experimentellen Systematik für die stammesgeschichtliche Forschung. Leopoldina, Bd. 2, 1926.
16. — Theorien der Stammesgeschichte. Schriften d. Königsberg. Gelehrten Ges. 3. Jah. Naturwiss. Klasse, II. 4, 1926.
17. NAEGELI, C. V., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1894.
18. ROSA, D., La riduzione progressiva della variabilità e i suoi rapporti coll'estinzione e coll'origine delle specie. In deutsch. Übersetz. erschienen bei Fischer in Jena, Ausführl. Inhaltsangabe im Biolog. Zentralbl. Bd. 20, 1900.
19. SALFELD, H., Kiel- und Furchenbildung auf der Schalenaußenseite der Ammonoideen in ihrer Bedeutung für die Systematik und die Festlegung der Biozonen. Zentralbl. f. Min. usw. 1921.
20. — Die Bedeutung der Konservativstämme für die Stammesentwicklung der Ammonoideen. Leipzig 1924.
21. SCHINDEWOLF, O. H., Prinzipienfragen der biologischen Systematik. Paläont. Zeitschr. Bd. 9, 1927.
22. SOERGEL, W., Elephas trogontherii POHL. und Elephas antiquus FALC. Paläontogr. Bd. 60, 1912.
23. — Elephas Columbi FALC. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Elefanten und zum Entwicklungsmechanismus des Elefantengebisses. Geol. und Paläont. Abh. Bd. 18, 1921.

C. Ontogenie und Phylogenie

1. Historisch-kritische Vorbemerkungen

Die Phylogenie, die Stammesgeschichte, besteht nicht aus einer lückenlosen Abfolge fertiger Individuen, sondern ist dadurch unterbrochen, daß jedes Individuum als Ei auf dem Einzellens stadium beginnt. Die Phylogenie ist eine Abfolge von Ontogenesen. Nicht die Untersuchung der Stammesreihen, wie sie durch die adulten Art- und Gattungsvertreter dargestellt werden, kann sonach zu einem Verständnis der Stammesentwicklung führen, sondern einzig die Untersuchung der Stammreihen unter eingehender Berücksichtigung der Ontogenesen. Enge Beziehungen zwischen Ontogenie und Phylogenie gehen eben aus der Tatsache, daß jede Stammesreihe nur aus Ontogenesen besteht, mit solch absoluter Sicherheit hervor, daß hieran eigentlich nie gezweifelt wurde. Verschieden ist einzig die Art und Weise, in der die Beziehungen gesucht wurden.

Es sind zwei Richtungen, die sich vor allem scharf herausheben. Die eine, ältere, größtenteils noch vordarwinische Richtung (K. E. v. BAER und FR. MÜLLER) sah das primäre in der Ontogenie; die Phylogenie war nur eine Folge der einander ablösenden Ontogenien. Phylogenetische Abänderung folgt aus Modifikationen und Abänderungen der Ontogenie. Bei E. HAECKEL dagegen rückt die Phylogenie absolut in den Mittelpunkt. Sie wird beherrschend und maßgebend auch für die Ontogenie, die keine Eigenbedeutung mehr besitzt, sondern nur noch eine „Rekapitulation der Phylogenie“ darstellt (= Palingenese) und in ihrem Ablauf durch die Phylogenie bedingt ist. Phylogenetische Abänderung ist nicht die Folge einer abweichenden Ontogenese, da sie vollständig durch das Selektionsprinzip erklärt wird. Eben die Selektion greift jedoch vielfach auch fälschend in die Ontogenie ein durch Bildung von Larvenorganen usw., die im adulten Stadium wieder verschwinden (Cänogenese). Die historische Entwicklung der Auffassungen ist vor wenigen Jahren durch V. FRANZ in klarer Weise aufgezeigt worden, so daß sich ein näheres Eingehen hierauf an dieser Stelle erübrigt. In der weiteren Erörterung des „biogenetischen Grundgesetzes“ HAECKELScher Auffassung nähert sich dann FRANZ wieder der ursprünglichen Ansicht K. E. v. BAERS und FR. MÜLLERS, daß der Ontogenie das Primat zukomme und die phyletischen Änderungen aus Änderungen der Ontogenie hervor-

gehen. Das Verhältnis Ontogenie zu Phylogenie wird durch folgende vier „biometabolischen Modi“ charakterisiert:

1. Prolongation der Ontogenie über das adulte Vorfahrenstadium hinaus.
2. Abbreviation der Ontogenie gegenüber dem adulten Vorfahrenstadium (Neotenie, Epistase).
3. Ontogenetisch zunehmende Deviation (Abweichung) der Ontogenese gegenüber den entsprechenden Vorfahrenstadien (Auffassung K. E. v. BAERS).
4. Ontogenetisch (auf bestimmten Stadien) kulminierende Deviation der Ontogenese (Cänogenese-Fälle).

Aus rein theoretischen Gründen und von der Tatsache ausgehend, daß die Stammreihe nicht aus einer Aneinanderreihung adulter Individuen bestehe, sondern aus aufeinanderfolgenden Einzelontogenesen, hat auch NAEF schon früher (1917 und 1919) die gleiche Auffassung ausgesprochen, daß das biogenetische Grundgesetz in der HAECKELschen Fassung die Tatsachen nicht richtig erfasse. Ähnliche Anschauungen sind es schließlich auch, wenn GOLDSCHMIDT als Ergebnis seiner langjährigen Vererbungsforschungen feststellt, daß Verschiebungen in der Anlagefolge und Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Organe während der Ontogenie die Ursache der Artenbildung und der Entwicklung überhaupt darstellten. Klarste und eindeutigste Konsequenz aus einer solchen Grundauffassung stellt das von J. W. HARMS aufgestellte Arbeitsprogramm dar, das sich die Erforschung des gesamten Individualzyklus — vom Ei bis zum Tode — zum Ziel setzt. „Das Individuum als Ganzheit ist eben der Individualzyklus. Diesen Gesamtzyklus fassen wir als elementare Einheit der tierischen und pflanzlichen Lebensäußerung, um zu erschließen, welche prospektiven Potenzen in ihnen bei veränderten Umwelt- und Innenwelteinflüssen liegen.“

Schon diese kurzen Andeutungen lassen erkennen, daß sich die Biologie in der Frage Ontogenie—Phylogenie mehr und mehr wieder der Erkenntnis zuwendet, daß primäre Grundlage alles organischen Geschehens die Ontogenie ist und daß Phylogenie, wenn überhaupt, dann nur von hier aus und als Folge der Ontogenie erfaßbar ist. Gleiche Erkenntnis liegt ja letzten Endes auch der experimentellen Entwicklungs- und Vererbungslehre der modernen Zoologie zugrunde, wenn auch nicht so klar erkannt, wie in den angeführten Fällen.

Ganz anders in der Paläontologie. Hier wo naturgemäß — genau wie in der Zeit HAECKELS — die morphologische Erforschung der Phylogenie weitgehend noch Hauptziel ist, wo zudem die Ontogenie in vielen Fällen überhaupt nicht erfassbar ist, ist das biogenetische Grundgesetz HAECKELS im wesentlichen ohne Diskussion hingenommen worden und auch heute noch im wesentlichen voll anerkannt. So werden — um ein ganz modernes Beispiel anzuführen — nach O. ABEL „vielleicht auch die Erscheinungen des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes auf diesem Wege“ — es handelt sich um das biologische Trägheitsgesetz — „leichter verständlich werden“. Oder die Untersuchungen WEDEKINDS über die devonischen Korallen, die im Prinzip auf der Voraussetzung des biogenetischen Grundgesetzes beruhen. Die Erörterungen H. SCHMIDTS über Bradymorphie und Tachymorphie in der ontogenetischen Entwicklung bei Goniatiten nehmen das biogenetische Grundgesetz als gegebene feste Tatsache zur Voraussetzung. JAEKEL und SCHINDEWOLF waren wohl die einzigen, die von paläontologischer Seite aus und auf paläontologischer Grundlage versuchten, zur Klärung der Fragestellung Ontogenie—Phylogenie beizutragen.

JAEKEL ging dabei von dem Begriff der Caenogenese aus, der ein „Sammelbegriff ganz heterogener Erscheinungen“ sein soll. So werden zunächst die Erscheinungen von der Caenogenese abgegliedert, die JAEKEL als Parachronismen zusammenfaßt; diese sollen dadurch charakterisiert sein, daß die Anlage und Ausbildung einzelner Organe in der Ontogenie zeitliche Verschiebung erfahren hat, und zwar kann es sich dabei um eine Beschleunigung der Anlage handeln, in welchem Fall wir eine „Proteronie“, oder um eine Verzögerung, in welchem Fall wir eine „Hysteronie“ vor uns hätten. In beiden Fällen ist die phyletische Rekapitulation der Ontogenie naturgemäß stark gestört. Ähnliche Beobachtungen sind auch schon früher (1898) in klarer Weise und systematisch durch reiches Tatsachenmaterial belegt, durch MEHNERT zusammengestellt worden, und zwar werden bei der Anlage der einzelnen Organe einerseits eine Abbreviation und Retardation (also Abkürzung und Verzögerung in der Organausbildung; der Ausdruck Abbreviation bedeutet somit hier etwas ganz anderes als oben bei FRANZ, wo eine Abkürzung der Gesamtontogenie dadurch bezeichnet war) und andererseits eine Acceleration und Prolongation (d. h. also Entwicklungsbeschleunigung und Wachs-

tumssteigerung bei der Ausbildung des betreffenden Organs) unterschieden. Dabei erkennt MEHNERT die sehr bedeutungsvolle Gesetzmäßigkeit, die JAECKEL nur ganz nebenbei und nur andeutungsweise erwähnt, daß Abbreviation und Retardation stets auftreten bei Organen, die in phyletischer Rückbildung begriffen sind, während Acceleration und Prolongation ebenso charakteristisch sind für Organe, die eine aufsteigende Entwicklung durchmachen. Auf Grund dieser Tatsachen formuliert MEHNERT sein „Grundgesetz der Organogenese“: „Die Schnelligkeit des ontogenetischen Entfaltungswachstumsprozesses eines Organs ist proportional seiner zur Zeit eingehaltenen Entwicklungshöhe“. Daraus resultiert, daß „ein Embryo aus nebeneinander gelagerten phyletisch jungen und phyletisch älteren Organstufen besteht, je nachdem ob die einzelne Organogenese mehr oder weniger acceleriert oder mehr oder weniger retardiert ist“. Und in diesem Zusammenhang ist auch an die schon früher zitierte, inhaltsreiche Mitteilung DÖDERLEINS von 1888 zu erinnern, worin das biologische Beharrungsvermögen darauf zurückgeführt wird, daß die grundsätzlichen und wichtigen Anpassungsmerkmale in jeder nächstfolgenden Ontogenie mit ihrer ersten Anlage weiter zurückverlegt werden und infolgedessen im Ablauf der Ontogenie eine längere Entwicklung durchmachen, so daß zwangsläufig durch fortschreitendes Wachstum des betreffenden Anpassungsmerkmals das Optimum der Zweckmäßigkeit überschritten wird, — im Prinzip das gleiche, was MEHNERT als Acceleration und Prolongation, und was JAECKEL als Proteronie bezeichnet.

Daraus ergibt sich, daß die von JAECKEL als Parachronismen zusammengefaßten Erscheinungen in Wirklichkeit in den Bereich des Palingenetischen gehören, nicht, wie es nach JAECKEL scheint, als Sonderfall der Caenogenese zu betrachten sind. Obwohl die Tatsachen als solche schon wesentlich früher bekannt waren, seien sie doch unter dem Begriff der Parachronismen zusammengefaßt, wobei aber innerhalb der Parachronismen zweckmäßigerweise nach dem Schema MEHNERT'S die Einzelfälle unterschieden werden.

Von ebenfalls sehr grundsätzlicher Bedeutung sind Vorgänge, die JAECKEL von der Caenogenese i. e. S. unterscheidet und als Metakinese bezeichnet. Organe von lebenswichtiger Bedeutung, die bei den Vorfahren in voller Funktion standen und keinerlei

Anzeichen irgendwelcher Funktionsverminderung zeigen, verschwinden und an deren Stelle treten andere Organe, die die vollkommen gleiche Funktion ausüben. In klarer Weise zeigt sich dieses Verhältnis bei dem Ersatz des Urmundes durch den endgültigen Mund, wie er bei sämtlichen Deuterostomiern statthat. Es ist offensichtlich, daß die Bildung des endgültigen Mundes ein Vorgang früh ontogenetischer Stadien sein muß, daß ein Verlust des Urmundes und sein Ersatz im adulten Lebensstadium nie einsetzen konnte. Ähnliches liegt zweifellos — wie schon oben kurz angedeutet — bei der Umstellung des ursprünglich metameren Molluskenkörpers entsprechend der Schale vor. Es sind also Umgestaltungen während der Ontogenie, die von ausschlaggebender Bedeutung für die weitere Phylogenie sind. Man könnte solche metakinetische Vorgänge natürlich auch unter die Caenogenese einreihen, wie es tatsächlich z. B. auch K. HEIDER hinsichtlich der Urmundfrage tut. Aber es scheint mir doch eine solche Erweiterung des Caenogenese-Begriffes, der nur auf larvale Neubildungen geprägt ist, nicht statthaft zu sein.

Weitere von JAECKEL eingeführte Begriffe, wie Hypogenismus fallen unter den Begriff der Caenogenese i. e. S. oder Myogenie unter den Begriff der Parachronismen.

Wenn somit JAECKEL — vorwiegend von Echinodermen und Vertebraten ausgehend — das biogenetische Grundgesetz in seinen wesentlichen Zügen anerkennt, wengleich er vor einer allzu formalen Anwendung desselben warnt, so wird doch der Erscheinungskomplex der Palingenese durch die scharfe Formulierung der Parachronismen zwar nicht geklärt, aber doch begrifflich schärfer gefaßt und schließlich wird in beschränktem Maße durch die Metakinese eine unmittelbare Beeinflussung der Phylogenie durch die Ontogenie festgestellt. Wesentlich weiter geht SCHINDEWOLF. In sehr enger Anlehnung an FRANZ wird die Palingenese besprochen, von der Vorstellung aus, „daß das Primäre und Konkrete die Ontogenie ist und alle phylogenetischen Abänderungen ontogenetisch entstehen. Also: nicht die Phylogenie bedingt die Ontogenie, sondern umgekehrt, die Ontogenie schafft die Phylogenie“. Diese Auffassung wird dann noch weiterhin bestätigt und bekräftigt durch die „Proterogenese“ — die Caenogenese wird als Spezialfall der Palingenese untergeordnet —. Die Proterogenese soll darin bestehen, „daß bereits auf sehr frühen ontogenetischen Stadien Bildungen und Merkmale in den individuellen Entwicklungsgang

einer Form eingeführt werden, die in der ihr vorausgehenden Stammesentwicklung noch nicht vorlagen, sondern etwas vollkommen Neues darstellen In der Folge . . . greifen alsdann die neuen Merkmale . . . immer weiter auf die Altersstadien über. . . . Die frühen Jugendstadien einer am Beginn dieses Entwicklungsganges stehenden Form . . . antezipieren die zukünftige Stammesentwicklung“.

Dieser von SCHINDEWOLF neu eingeführte Begriff der Proterogenese deckt sich — wie ohne weiteres ersichtlich ist — inhaltlich weitgehend, nicht ganz, mit dem, was JAECKEL als Metakinese bezeichnet hat. Ich möchte nicht allein aus Prioritäts-, sondern auch aus sachlichen Gründen, die später zu erörtern sein werden — Proterogenese verhält sich zu Metakinese ganz ähnlich wie der Begriff der „fehlgeschlagenen Anpassungen“ zu dem Begriff der „inadaptiven Typenbildung“ — an dem JAECKELschen Ausdruck festhalten, der dann den gesamten Tatsachenkomplex umschreiben würde, daß neue Organisationsmerkmale zuerst nicht im adulten, sondern auf früh ontogenetischen Stadien erscheinen. Proterogenese mag als Spezialfall der Metakinese für solche Fälle beibehalten werden, wie sie SCHINDEWOLF im Auge hatte, bei denen das neue Merkmal zunächst auf die Jugendstadien beschränkt bleibt und erst allmählich sich auf die adulten Stadien ausbreitet.

Wir erkennen, daß auch in der Paläontologie — wie schon länger in der Biologie — eine Strömung einsetzt, die der Ontogenie das Primat vor der Phylogenie zuerkennt; daß in der Biologie, wie in der Paläontologie letzten Endes zwei grundsätzlich verschiedene Erscheinungsformen der Ontogenie festgestellt wurden:

1. die palingenetische, der auch die Caenogenese untergeordnet ist,
2. die metakinetische, die in der Biologie begrifflich mit der Caenogenese zusammengeworfen wurde.

Im folgenden seien diese beiden Erscheinungsformen in ihren Beziehungen zu den Erscheinungsformen der Phylogenie betrachtet.

2. Metakinese und das Problem der sprunghaften Typenneubildung während der Phase der explosiven Entwicklung

Metakinetisch verläuft die Umbildung des *Orthoceras*-Typus in den *Nautilus*-Typ; denn die Einrollung erfolgt bei *Lituites* im Untersilur zuerst in den Jugendstadien der Schale, ohne zunächst

die älteren Entwicklungsstadien zu betreffen. Bei *Ophidioceras* greift der eingerollte Schalenteil schon wesentlich weiter auf die Altersstadien über, aber die zuletzt gebildeten Schalenteile bleiben auch hier noch gestreckt. Erst bei *Nautilus* ist die Entwicklung abgeschlossen, indem die ganze Schale eingerollt ist. Der umgekehrte Weg, daß die Umgestaltung der Schale erst in späteren Stadien erfolgt, während die ersten Schalenteile noch gestreckt bleiben, würde zu Formen führen, die nicht lebensfähig sind, wie sie tatsächlich auch nicht vorhanden sind; allenfalls könnte man den *Cyrtoceras*- oder den *Trochoceras*-Typus hier erwähnen. Die Innenwindungen aber — und das ist das Wesentliche — sind in diesen Fällen nicht eingerollt. Dieser auf den ersten Blick befremdliche Entwicklungsgang ist ohne weiteres verständlich, wenn in Betracht gezogen wird, daß das adulte *Orthoceras* eine benthonische Kriechform mit wohl entwickeltem Kriechfuß war, während seine ersten Entwicklungsstadien als *Trochophora*- bzw. *Veliger*-larve pelagisch lebten. Die Umstellung zum nektonischen *Nautilus*- oder *Ammonoideen*-Typus konnte nur von diesen pelagischen Larvenstadien aus erfolgen. Nur eine Umstellung der Ontogenese, der Organentfaltung vom *Trochophora*-Stadium aus, konnte zur Umbildung des Kriechfußes zu Tentakeln und zum Trichter führen; nicht aber kann das benthonische *Orthoceras* seinen Kriechfuß unter Funktionswechsel über ein Stadium hinweg, in dem naturgemäß der Fuß weder als Kriechorgan noch als Schwimmorgan funktionsfähig war, umbilden; und ein solches Stadium wäre in diesem Fall notwendig vorauszusetzen.

Metakinetisch ist die Asymmetrie und die ChIAstoneurie, sowie die Verschiebung der Kiemen nach vorne bei den primitiven Gastropoden eingetreten; denn nur auf früh ontogenetischen Stadien, in denen diese Organe angelegt und entfaltet wurden, konnten solche grundsätzlichen Umstellungen erfolgen, nie aber am erwachsenen Tier. Ebenso konnte die sekundär durch Konzentration der Ganglien bedingte Orthoneurie der Opisthobranchier nur durch eine auf früh ontogenetischen Stadien einsetzende Umstellung in der Entfaltung des Nervensystems entstehen.

Metakinetisch, von früh ontogenetischen Stadien ausgehend, setzte die Heteronomie des Eucrustaceenkörpers ein: denn nicht der anneloid homonome, benthonische Trilobitenkörper konnte durch Bildung eines Karapax, durch Reduktion der Abdominalextrimitäten und Umgestaltung des zweiten Kopfe Extremitätenpaares zu

einer Ruderantenne eine allmähliche Anpassung an pelagische Lebensweise und damit auf den Eucrustaceen-Typus hin, hervorbringen: diese Umgestaltung ist nur vorstellbar in der Weise, daß frühe, pelagische Larvenstadien durch Beibehaltung der pelagisch nektonischen Lebensweise die einzelnen Organe in grundsätzlich anderer Weise entfalteten. Wie dann auch später auf dem Entwicklungsstadium der Dekapoden die Eucyphiden aus den Palinuren nicht durch allmähliche Anpassung der benthonischen Palinuren an pelagische Lebensweise entstanden sein können, sondern nur dadurch, daß von einem pelagischen Mysis- oder Vormysis-Stadium aus die Ontogenie abgewandelt wurde; und wie die karapaxlosen Arthrostraken aus den Malakostraken nur in der Weise entstanden sein können, daß die Karapaxbildung während der Ontogenie auf einem bestimmten Stadium gehemmt blieb.

Nur durch eine grundsätzliche Umstellung auf früh ontogenetischen Stadien — also durch metakinetische Abwandlung der Ontogenie — können die deuterostomen Vertebraten aus protostomen Anneliden hervorgegangen sein, wie schon JAECKEL zeigte. Das gleiche gilt m. m. für die deuterostomen Echinodermen. Nicht eine allmähliche Umstellung der Wirbelsäule von den adulten Lebensstadien ausgehend, konnte aus der embolomeren Wirbelsäule die statisch sich so grundsätzlich verschieden verhaltende gastrozentrale Wirbelsäule hervorbringen, sondern nur eine auf früh ontogenetischen Stadien, — auf denen vermutlich die späteren statischen Bedürfnisse noch gar nicht gegeben waren — einsetzende, der ontogenetischen Entwicklung der Wirbelsäule parallel gehende Umstellung konnte zu der andersartigen Verteilung der Verknöcherungszentren führen, wie auch die notozentrale, die rhachitomstereospodyle und die pseudozentrale Wirbelsäule nur metakinetisch entstanden sein kann.

Nur eine von früh ontogenetischen Stadien an einsetzende Verschiebung der Anlagezeiten und Entwicklungsgeschwindigkeiten der einzelnen Knochenzentren konnte die Umbildung des Dentale und des Kieferstiels vom reptiloiden zum mammaloiden Typus bedingen — schon GOLDSCHMIDT hat hierauf einmal hingewiesen —; unverständlich wäre die grundsätzliche Funktionsänderung des Kieferstiels, wenn diese Entwicklung von adulten Lebensstadien durch allmähliche Anpassung erfolgt sein sollte. Ähnlich kann auch die Umbildung des Beckens vom reptiloiden zum ornithoiden Stadium nicht durch allmähliche Umbildung des ausgebildeten

fertigen Beckens, sondern nur durch Verschiebungen innerhalb der ontogenetischen Entfaltung desselben bedingt sein: das Becken des ausgewachsenen Tieres ist ausnahmslos entweder reptiloid — wie z. B. bei den Saurischiern — oder ornithoid — wie bei den Ornithischiern, Pterosauriern usw. —. Deshalb kann es auch in keiner Weise verwunderlich sein, daß nirgends und nie hinsichtlich der Beckenentwicklung Übergangsformen zwischen Saurischiern und Ornithischiern gefunden worden sind. Auch der in jeder Hinsicht noch primitiv pseudosuchoide Züge tragende *Erythrochampsia*, besitzt ein wohl ausgebildetes ornithoides Becken.

Schon aus diesen wenigen Beispielen — sie ließen sich leicht beliebig vermehren — läßt sich erkennen, daß die metakinetische Form der ontogenetischen Entwicklung die typische Entwicklungsform während der Phase der explosiven Entfaltung darstellt; sämtliche Beispiele gehören ja dieser Phase phylogenetischer Entfaltung an; auf der andern Seite ist es unmöglich, Fälle metakinetischer Umstellung in orthogenetischen Reihen nachzuweisen. Aus diesem Befund erklärt sich die schon oben festgestellte Tatsache, daß in der Phase explosiver Entfaltung die Typenbildung sprunghaft erfolgt. D. h. wir erkennen nunmehr, daß die Sprunghaftigkeit in Wirklichkeit nur vorgetäuscht wird dadurch, daß wir jeweils nur die adulten, wesentlich differierenden Entwicklungsstadien kennen, aber fast nie die vollständige Ontogenie, durch die ein fluktuierender Übergang geschaffen würde.

Welche Ursachen liegen einer metakinetischen Umstellung der Ontogenie zugrunde? Zunächst ist als Voraussetzung festzustellen, daß in all den Fällen, in denen metakinetische Vorgänge statthaben, die Ontogenie nicht determiniert abläuft, daß diese vielmehr noch plastisch, noch labil ist. D. h. in all den Punkten, hinsichtlich deren die Ontogenie nicht determiniert abläuft, ist sie reaktionsfähig auf Einflüsse der Umwelt. Sie kann in diesen Punkten in der Ausgestaltung der Organe von der Ontogenie der Elternindividuen abweichen, andere Wege einschlagen.

Die Frage ist also letzten Endes die: was kann Anlaß dazu geben, daß eine nicht determinierte Ontogenie gegebenenfalls neue und abweichende Wege in der Organentfaltung einschlägt?

Schon oben bei der Erörterung der sprunghaften Typenneubildung wurden lamareckistische Vorstellungen abgelehnt, da es sich

zeigte, daß der Form durchaus das Primat vor der Funktion zukomme. Die vorliegenden Beispiele metakinetischer Umformung machen auf den ersten Blick aber doch, wenigstens teilweise, eine lamarckistische Erklärung wahrscheinlich. Denn es ist doch Anpassung an bipede Gangart oder richtiger Reaktion auf die statischen Verhältnisse, die durch eine solche gegeben sind, wenn die Jugendstadien der Ornithischier ihr Pubis nach hinten verlagern, eine Verlagerung, wie sie bekanntlich die Vögel in frühen Jugendstadien auch heute noch durchmachen. Aber weshalb haben dann die Jugendformen der nahe verwandten und ebenso einseitig — und im Lauf der Entwicklung sogar konsequenter — biped angepaßten Saurischier auf die gleichen statischen Verhältnisse nicht ebenso reagiert? Die Saurischier und die als Vorfahren derselben und der Ornithischier zu betrachtenden, ebenfalls größtenteils bipeden Pseudosuchier waren doch auch „angepaßt“, ohne daß aber so grundsätzliche Abwandlungen in der Ontogenie des Beckens auftraten. Und auf der andern Seite ist bei *Erythrochampsia* und den Krokodiliern die genau gleiche Abwandlung des Beckens wie bei den Ornithischiern erfolgt: die bipede Gangart kann aber hier nur eine ganz kurz vorübergehende Episode in der Entwicklung gewesen sein; in diesem letzteren Fall also eine sofortige Abwandlung, die trotz späterhin fehlender entsprechender Reize festgehalten wurde, bei den Saurischiern eine Fortdauer derselben Reize von der Trias bis in die obere Kreide, ohne daß eine entsprechende Abwandlung hervorgerufen wurde. Mit dem Begriff der Anpassung sind solche Befunde nicht vereinbar: denn da es sich durchweg um Abkömmlinge derselben Gruppe, der Pseudosuchier, handelt, wäre die einzig mögliche Folge die, daß gleiche Reize sich auch in gleicher Weise auswirken.

Die Einrollung der Orthocerasschale wirkt im Endeffekt als „Anpassung“ an nektonische Lebensweise, aber weshalb erfolgte sie dann zuerst auf frühen Jugendstadien, wo infolge der noch in geringer Anzahl vorhandenen Luftkammern der Schalenauftrieb noch relativ gering war, während die späteren ontogenetischen Stadien von *Lituites* wieder den vom Standpunkt nektonischer Lebensweise aus gesehen „unzweckmäßigen“ *Orthoceras*-Typus zeigen? Welche „Anpassung“ veranlaßt die Eucrustaceen den normalen Gang der Ontogenie durch Beibehaltung der larvalen pelagischen Lebensweise abzuwandeln, während die Trilobiten daran festhalten, die doch auch angepaßt sind? Ist es eine befriedigende Erklärung,

wenn wir Vorhandensein eines „Schutzbedürfnisses“ für genügend erachten dafür, daß eine Molluskenschale gebildet wird? Weshalb wirkte nur bei den anneloiden Typen, die zu den Mollusken führten, dieses Schutzbedürfnis, nicht aber bei den Anneliden, die Anneliden blieben?

Und schließlich vollends die proterogenetische Form der Metakinese, wie sie durch SCHINDEWOLF geschildert wurde. Wenn tatsächlich Anpassung der bewirkende Faktor wäre, so müßte doch ein als Anpassung in frühen Jugendstadien auftretendes Merkmal notwendigerweise in den Altersstadien stärker ausgeprägt sein, anstatt zu verschwinden und erst im Verlaufe weiterer phylogenetischer Entwicklung allmählich auf die Altersstadien sich auszuweiten. Ebenso offensichtlich scheidet jeder lamarckistische Erklärungsversuch einer metakinetischen Umbildung in all den Fällen aus, wo die Ontogenie in einer Eihülle geschützt oder im Mutterleib verläuft, wo die einzelnen Organe als solche noch gar nicht in Funktion treten können.

Auch unter Berücksichtigung der metakinetischen Vorgänge, die die sprunghafte Typenneubildung in der Phase der explosiven Entwicklung bedingen, ist eine Erklärungsweise derselben im Sinne LAMARCKS durch direkte Anpassung auszuschließen. Die Ursachen können entweder einzig im Organismus selbst liegen oder aber in den Einflüssen der Umwelt. Vollständige Eigengesetzlichkeit des Organismus ist auszuschließen, da sich ausnahmslos eine enge Beziehung zwischen Umwelt, Lebensweise und Organisation beobachten läßt, so daß unmittelbare gegenseitige Beeinflussung eine notwendige Annahme ist. Es sind daher nur die Einflüsse der Umwelt in ihrer Bedeutung für die Abwandlung der Ontogenie in Betracht zu ziehen. (Daß daneben auch eine gewisse Eigengesetzlichkeit des Organismus wirksam ist, wird sich später noch ergeben.)

Daß nun tatsächlich reine Umweltseinflüsse die Ontogenie wesentlich beeinflussen und modifizieren können, ist bekannt, insbesondere seit es gelungen ist, den Axolotl als persistierende, neotenische Larve zu erkennen. Jodgehalt bzw. Jodmangel in der Nahrung hat einen starken und ausschlaggebenden Einfluß auf die Metamorphose bei den Amphibien, wie eben durch den Axolotl und weitere Versuche an Anuren bekannt ist. Bei Säugetieren kann Jodmangel zu Ossifikationshemmungen führen. Zum gleichen Ergebnis kann die Lebensweise im Wasser führen, wie NOPCSA

gezeigt hat, da infolge der Wasserdurchlässigkeit der Haut bei wasserlebenden Formen der Wasserhaushalt des Körpers Störungen unterliegt. Das sind alles zunächst abnorme, pathologische Erscheinungen, aber es ist leicht vorstellbar, daß auf dem Wege einer derartig erzwungenen Ossifikationsverzögerung das Skelett grundsätzliche Umstellungen im Lauf der Ontogenie erfährt, daß z. B. Deckknochen, die von derartigen Ossifikationshemmungen nicht betroffen werden, im Gegensatz zu den Knorpelknochen, neue Funktionen übernehmen, die vorher bestimmten Knorpelknochen zukamen, so daß letzten Endes eine grundsätzliche Verschiebung der Anlagezeiten resultiert. So, um nur ein Beispiel anzuführen: die vorherrschende Bedeutung des Dentale als Unterkieferknochen bei theromorphen Reptilien und bei den Säugetieren und die Ausschaltung des Kieferstiels aus dem Unterkiefer kann nur so zustande gekommen sein, daß die Knorpelknochen des Kieferstiels in der Entwicklung gehemmt blieben, und damit auch die zugehörigen Deckknochen, während das Dentale sich normal entwickelte, also eine Verschiebung der Anlagezeit und Entwicklungsgeschwindigkeit zuungunsten der Knorpelknochen, wie das ja bei den durch Stoffwechselstörungen bedingten Ossifikationshemmungen der Fall ist. Die Theromorphen, bei denen diese zu den Säugetieren führende Entwicklung einsetzt, sind aber ausgesprochene Pflanzenfresser. Sollte diese Verschiebung auf eine durch die Pflanzennahrung bedingte Veränderung des Stoffwechsels zurückgehen? Bemerkenswerterweise zeigen die Ornithischier, die ja ebenfalls Pflanzenfresser sind, eine ähnliche, wenn auch weniger extreme Umbildung des Unterkiefers. Eine Verzögerung der endgültigen Verknöcherung könnte auch die Ursache sein, daß bei den pflanzenfressenden Ornithischiern das Becken sich umbildete, während es bei den carnivoren Saurischiern den ursprünglichen Typus behielt.

Es sind zwar offene Fragen, aber was wir heute von der Umstimmungsmöglichkeit der ontogenetischen Entwicklung bei Vertebraten wissen, was NOPCSA in verschiedenen anregenden Untersuchungen an Einzelbeispielen gezeigt hat, erlaubt doch die Feststellung, daß äußere Einflüsse, vollkommen unabhängig von Anpassung und ähnlichen Vorgängen, während der Ontogenie grundsätzliche Umstellungen und Neubildungen hervorrufen können, die sekundär Anpassungswert erhalten können, aber nicht müssen (inadaptive Typen neu-

bildung!). So hat auch GOEBEL in vollständiger Übereinstimmung mit diesen Ergebnissen schon früher nachgewiesen, daß kleistogame Blüten nicht als Anpassung entstehen, sondern durch bestimmte Reizwirkung hervorgerufen werden, die aber in keinerlei Zusammenhang zu der Funktion der kleistogamen Blüten steht. So muß man auch die Möglichkeit ins Auge fassen, daß eine Steigerung des Kalkgehalts des Meerwassers zu Beginn des Silur (plötzliches Auftreten weit verbreiteter Kalksedimente) den Stoffwechsel der Wirbellosen dahin beeinflußte, daß der Körper Kalk auszuschcheiden gezwungen war — man denke an die Beziehungen von Atmungsvorgang und Kalziumkarbonat, wie sie die Untersuchungen SCHLIEPERS andeuten —, so daß sich Kalkschalen bildeten, die sekundär dann Anpassungswert bekamen. Es sei an die auffallende Tatsache erinnert, daß in der reichen kambrischen Fauna, gerade die Formen, die durch Kalkskelette am besten fossil erhaltungsfähig sind, stark zurücktreten, daß mit dem Silur plötzlich in den verschiedensten Gruppen sich kräftige Kalkskelette bildeten, so bei den Korallen; bei den Brachiopoden werden vom Silur an Kalkschalen vorherrschend, während im Kambrium fast nur Hornschalen auftreten. Die Mollusken werden erst vom Silur an bedeutungsvoll und die kambrische *Volborthella* besaß noch keine Kalkschale usw.

Einflüsse der Umwelt sind es, die vermutlich über den Weg von Stoffwechseländerungen, im Falle nicht determinierter Ontogenie, diese grundsätzlich umstimmen können und dadurch zu sprunghafter Typenneubildung und zu explosiver Entwicklung führen können. Ob die Art, wie der Organismus in seiner Organentfaltung auf solche Umweltseinflüsse reagiert, zu lebensfähigen und anpassungsfähigen Typen führt und welcher Art die Anpassungsrichtung ist, die durch eine solche Reaktion notwendig gemacht wird, entscheidet erst die weitere Entwicklung. Die gekammerte Schale der Cephalopoden entstand nicht, damit diese sich zu Schwimmtieren entwickeln können, sondern dieser Schalentypus entstand entsprechend den Anlagen der Stammform und den Reizen, die eine Schalenbildung überhaupt veranlaßten; alles weitere ist sekundär.

Hieraus erhellt nun auch, weshalb oben der Ausdruck Metakinese dem Ausdruck Proterogenese vorgezogen wurde: es handelt sich ja nicht um eine Abwandlung der Ontogenie im Hinblick auf

eine weitere Entwicklung und Anpassung, sondern es handelt sich um eine „zufällige“ — der Ausdruck zufällig ist nicht korrekt, er entspricht nur dem derzeitigen Kenntnisstand, der es noch nicht erlaubt, die Gesetzmäßigkeit festzulegen, nach der die Organismen auf bestimmte Reize reagieren — Umstellung der Ontogenie, die möglicherweise zu einer weiteren Entwicklung führt. Dabei müssen wir aber zweifellos damit rechnen, daß solche Fälle in Wirklichkeit relativ gering sind, daß viele Metakinesen nicht allein keine adaptive, sondern sogar eine auch nicht lebensfähige Typen-neubildung hervorbringen.

3. Palingenese und das Problem der orthogenetischen Weiterbildung

Palingenese bedeutet, daß das Individuum die Ontogenese des Elterntieres wiederholt, d. h. daß in jeder nächstfolgenden Generation auf dem gleichen Wege jeweils das gleiche Endstadium erreicht wird. Ein neuer Anpassungstypus kann somit nicht palinogenetisch, sondern nur metakinetisch entstehen. Die Ontogenie verläuft bei der Palingenese in festen Bahnen. Wenn bei Amphibienextremitäten in frühen Entwicklungsstadien die Nerven abgetötet werden, so daß die Extremitäten ihre Funktion nicht auszuüben vermögen, so entwickeln sie sich trotzdem in Muskulatur, Knochengerüst usw. normal, nur daß sie wegen ungenügender — unmittelbar aus der Funktionslosigkeit folgender — Ernährung in der Größe etwas zurückbleiben (V. HAMBURGER). Dieser Befund — zahlreiche ähnliche ließen sich wohl leicht anführen — besagt, daß die ontogenetische Entfaltung unbedingt und unabhängig vom späteren Gebrauch abläuft in der gleichen Weise, wie sie bei dem Elternindividuum abgelaufen ist. Das gleiche gilt für die Uterusentwicklung des Säugetieres, die Eientwicklung des Vogels und Reptils; eine Beeinflussung der Ontogenie ist in diesem Fall nur möglich durch eine Stoffwechselstörung beim Muttertier während der Embryonal-, bzw. der Eientwicklung, während die Ontogenie normalerweise absolut rekapitulierend verlaufen muß. Individuelle Züge treten daher erst vom Moment des Ausschlüpfens, bzw. der Geburt an auf.

Palingenese — unbedingte und unveränderte Wiederholung der Ontogenie durch die Generationenfolge durch — findet damit unter allen Umständen dann statt, wenn die Ontogenie vollkommen determiniert abläuft, d. h. wenn keine Beeinflussung der Ontogenie

durch äußere Einflüsse mehr möglich ist. Derartige Formen sind experimentell nachgewiesen, es sind die als zellkonstant festgestellten Formengruppen, z. B. Rotatorien, Nematoden, Ctenophoren u. a.

Palingenese findet aber auch bei nicht unbedingter Determinierung der Ontogenie statt und zwar als deren normale Form. So zeigt der menschliche Calcaneus eine normal palingenetische Entwicklung in all den Fällen, wo die normal menschliche Gangart statthat; ist das nicht der Fall — die speziellen Gründe hierfür sind gleichgültig — und liegt infolge andersartiger Gangart keine entsprechende Funktionsbeanspruchung vor, so entwickelt sich der Calcaneus in ähnlicher Weise, wie bei den Menschenaffen. „Das Artspezifische . . . liegt in der ethologischen Einstellung des Gesamtorganismus, die offenbar nur eine ganz allgemeine Reaktion bedingt und ein einzelnes Merkmal erst in korrelativer Gebundenheit zur Ausbildung gelangen läßt“ (WEIDENREICH). In ähnlicher Weise verläuft die Entwicklung des Axolotl normalerweise palingenetisch, durch bestimmte Einflüsse kann aber dieselbe über das Axolotlstadium hinaus verlängert werden; umgekehrt wäre denkbar, daß durch bestimmte Reize die normal palingenetische Wiederholung des Individualzyklus bei Anuren durch Hemmung auf einem Axolotl-ähnlichen Stadium abgewandelt werden könnte. Durch bestimmte Beeinflussung gelang es HARMS, die unter normalen Umständen absolut palingenetisch verlaufende Entwicklung von *Periophthalmus* dahin abzuwandeln, daß eine stärkere Anpassung an terrestrische Lebensweise erreicht wurde.

Das alles entspricht durchaus der allgemeinen vererbungstheoretischen Gegebenheit, daß jede Ontogenie unter normalen Umständen das hervorbringt, was die Eltern waren, auch wenn keine unbedingte Determinierung besteht, eine Gesetzmäßigkeit, die sich vorläufig nicht beweisen, sondern nur feststellen läßt. Abweichungen von dem normalen Gang treten bei nicht determinierter Ontogenie nur in den besonderen Fällen auf, in denen eine Veränderung der Umweltsverhältnisse Reize und Stoffwechselstörungen hervorruft, die zu einer metakinetischen Umstellung der Ontogenie führen. Daher fallen denn auch die Phasen der explosiven Entwicklung jeweils zusammen mit großen geologischen Ereignissen, wie das an anderer Stelle vom Verfasser schon für die Dekapoden gezeigt wurde (Parallelität der Transgressionsphasen mit den Entfaltungsphasen), wie auch die Tetrapoden gleichzeitig

mit der Regressionsphase an der Wende Silur-Devon entstehen und ihre Hauptenfaltung in die variszische Gebirgsbildung fällt; die gleiche Parallelität mit den Transgressionsphasen besteht bei der Entfaltung der Gehäuscephalopoden usw.

Sofern nun die Einflüsse, die in bestimmten Fällen zu einer metakinetischen Umstellung führten — überflüssig, zu bemerken, daß eine Umstellung stets nur im Rahmen des Gegebenen, d. h. des vorliegenden Ausgangstypus erfolgen kann —, bestehen bleiben, und sie werden das normalerweise, da ja die Metakinese schon einen den neuen Einflüssen — eventuell der andern dadurch bedingten Lebensweise — entsprechenden Organismus hervorgebracht hat, der eine ihm adäquate Umwelt sucht, so wird die neue Form der Ontogenie weiterhin palingenetisch wiederholt werden. D. h. nachdem durch die Metakinese ein Typus hervorgebracht ist, ist gleichzeitig dadurch der Typus im allgemeinsten Rahmen festgelegt; seine Weiterbildung erfolgt orthogenetisch. Grundtypus der Orthogenese ist somit die palingenetische Form der Ontogenie.

Außer der Festhaltung des Typus selber während der orthogenetischen Entwicklung konnten wir oben für die Orthogenese als charakteristisch feststellen:

1. eine Weiterbildung des Typus, indem derselbe nicht stehen bleibt, sondern sich in der durch die Form gegebenen Anpassungsrichtung weiterentwickelt,
2. eine fortschreitende Einengung der Evolutionsbreite, eine kontinuierlich sich steigernde Formgebundenheit.

Zum ersten Punkte ist zu bemerken: Jeder metakinetisch entstandene neue Formtypus schreibt eine bestimmte Lebensweise vor, wie aus den vorhergehenden Kapiteln zur Genüge hervorgeht. All die Merkmale nun, die sich als für die neue Lebensweise bedeutungsvoll erweisen, werden naturgemäß im Verlauf des Lebens eine Stärkung erfahren, wie aus so zahlreichen Beispielen bekannt ist, daß die Erwähnung genügt. Auf der andern Seite werden solche Organe atrophiert werden, die sich als bedeutungslos erweisen. Diese Verstärkung einer- und Atrophierung andererseits wird sich bei jedem folgenden Individualzyklus in der gleichen Weise wiederholen — „ethologische Einstellung des Gesamtorganismus“ — und muß so zu einer allmählichen charakteristischen Verschiebung in den Anlagezeiten und Entwicklungsgeschwindigkeiten während der Ontogenie führen, wie das schon DÖDERLEIN

vermutete (Parachronismen JAEKELS, Acceleration und Retardation MEHNERTS, auch GOLDSCHMIDTS „Physiologische Theorie der Vererbung“ ist in diesem Zusammenhang von Bedeutung)*). Da notwendigerweise derartige Verschiebungen, die ja letzten Endes einzig auf Hypertrophierung, bzw. Atrophierung bestimmter Organe beruhen, sich im inneren Stoffwechsel ausdrücken müssen, dieser also eine entsprechende Verschiebung erfährt, muß die eingeschlagene Richtung im Lauf der Zeit sich im Stoffwechsel stabilisieren, d. h. sie wird vom unmittelbaren Nutzen (als Anpassung) unabhängig und kann zur Überspezialisierung führen. Durch diese Zusammenhänge wird im Prinzip das gleiche ausgedrückt, was EIMER unter seiner Organophysis verstanden wissen wollte. Außerdem erhellt hieraus, daß der palingenetische Ablauf der Ontogenie letzten Endes Ursache der Irreversibilität ist, diese daher nur aus den Vorgängen der Ontogenie erfaßbar ist. Schließlich folgt hieraus, daß das „biologische Trägheitsgesetz“ ABELS, das sogar Ursache des biogenetischen Grundgesetzes sein soll, nur die Formulierung einer grundsätzlichen Verwechslung von Ursache und Wirkung ist (nicht die Orthogenese ist Ursache der Palingenese, sondern umgekehrt!).

Zum zweiten Punkt ist zu bemerken: Bei einem neu entstandenen Formtypus wird zwar unter gleichbleibenden Verhältnissen eine palingenetische Wiederholung der Ontogenie statthaben, die Ontogenie ist aber durch die Metakinese in keiner Weise determiniert geworden. Im Gegenteil, es darf angenommen werden,

*) Daß es sich dabei jeweils nur um Organe handeln kann, die für den betreffenden Anpassungstypus von grundsätzlicher Bedeutung sind, ist an sich klar, sei aber trotzdem ausdrücklich betont, da so vielfach das Beispiel der Muskelverstärkung am rechten Arm des Schmieds und ähnliches als Beweis gegen eine Vererbung erworbener Eigenschaften — um welches Problem es sich hierbei letzten Endes handelt — angeführt wird und auch gegen den vorliegenden Gedankengang ins Feld geführt werden könnte. Es ist aber natürlich ein grundsätzlicher Unterschied, ob es sich um eine gewissermaßen nur zufällige, rein individuelle Eigenschaft handelt, wie in diesem Fall, die mit dem Anpassungstypus als solchen gar nichts zu tun hat, oder um eine Eigenschaft, die für den Anpassungstypus charakteristisch ist, wie z. B. die Extremitätenentwicklung bei den Ungulaten, die Gebißentwicklung der Feliden. Bei dem Beispiel des Schmiedes liegt der prinzipielle Denkfehler darin, daß man gewöhnlich in Überspannung des Bogens auch die erste Herausbildung eines neuen Anpassungstyps durch aktive Anpassung erklären will, was nach dem vorhergehenden nicht zugänglich ist. Diese Beweisführung kann — wie sämtliche Widerlegungsversuche der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften — nur eine zu einseitige lamarckistische Auffassung in diesen Einseitigkeiten treffen, aber nicht die Tatsächlichkeit einer solchen Vererbung.

daß zunächst eine Umstimmung des Typus noch ebenso wohl möglich ist, wie vor der Metakinese. Das wird positiv sogar dadurch erwiesen, daß nach einer Phase der explosiven Aufspaltung eine ungeheuer plastische und formenreiche Periode folgt, die die eigentliche Orthogenese einleitet, in der stets zahlreiche „Spezialisationskreuzungen“ auftreten, z. B. während der Entfaltung der diapsiden Reptilien von den Thecodontiern aus, während der Entfaltung der höheren Carnivoren aus den Creodontiern, während der Entfaltung der Artiodactylen, ebenso bei den Wirbellosen während der Entfaltung der Ammonoideen aus dem Phylloceras-Stamm im unteren Lias, während der Entfaltung der Dekapoden in der Trias usw. Eine stammesgeschichtliche Wertung der Spezialisationskreuzungen im Sinne ABELS während solcher Entwicklungsperioden ist daher nicht zugänglich und muß zu einem vollkommen schiefen Bilde führen. Wenn aber ein solcher neugebildeter Typus sich als wirklich lebens- und anpassungsfähig erweist, so muß sich durch eine dem Typus adäquate Anpassung aus den verschiedenartigen Spezialisationskreuzungen allmählich die zweckmäßigste Form — teils durch metakinetische Umstellung, teils durch Selektion — herauskristallisieren, z. B. der Typus der höheren Caniden und Ursiden aus den zahlreichen, sich überkreuzenden Formen am Anfang dieser Formengruppe (vgl. SCHLOSSER, Paläontogr. Bd. 46), der Typus der Säugetiere aus den sich mannigfach überkreuzenden Formen der Theroformen usw. Dieser Vorgang muß zu einer allmählichen Festigung der ursprünglich noch sehr labilen Ontogenie führen; und es ist ohne weiteres vorstellbar, daß der sich immer wiederholende Ablauf der Ontogenie diese mehr und mehr determinieren muß. Aus der nicht determinierten muß allmählich die determinierte Ontogenie werden, mit andern Worten die Evolutionsbreite muß sich im Lauf der orthogenetischen Umbildung fortschreitend verringern.

Unter den hier entwickelten Gesichtspunkten wäre auch die so viel umstrittene Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften zu verfolgen. Daß eine solche für die orthogenetischen Reihen tatsächlich besteht, geht aus dem vorhergehenden eindeutig hervor. Eine eingehende Diskussion würde in diesem Zusammenhang zu weit führen. Nur nebenbei sei bemerkt, daß alle Einwände auf Grund vererbungstheoretischer Experimente daran scheitern, daß der Zeitfaktor, der eine so große Bedeutung in dieser Frage hat, in allen einschlägigen zoologischen Experimenten von vornherein unberücksichtigt bleibt. Sodann wären die Experimente an Tier-

formen auszuführen, bei denen die Ontogenie möglichst wenig determiniert ist; denn überall wo die Ontogenie determiniert ist, können keine neuen erblichen, sondern nur noch individuelle zufällige Merkmale auftreten. Weiterhin wären nicht beliebig herausgegriffene Merkmale, wie z. B. die Farbmuster der Schmetterlinge, die sich einer relativ großen Beliebtheit erfreuen, bei solchen Versuchen, zu prüfen, sondern Merkmale, die für den Anpassungstypus als solchen in einer solchen Weise charakteristisch und bedeutungsvoll sind, daß ihre Bedeutung biologisch und physiologisch erfaßbar sind*).

Schließlich noch einige Worte zu dem schwierigen Problem der Caenogenese. HAECKEL stellte sie, die larvale Neubildungen umfaßt, die eine phyletische Rekapitulation der Ontogenie fälschen, in scharfen Gegensatz zur Palingenese. Das ist natürlich nur solange möglich, als man in der Phylogenie die Ursache der Palingenese erblickt. FRANZ hat daher diesen Gegensatz wesentlich gemildert und SCHINDEWOLF stellte die Caenogenese sogar unter den Begriff der Palingenese, da er zeigen konnte, das auch caenogenetische Erscheinungen palingenetische Wiederkehr zeigen. Das gleiche läßt sich bei den Dekapoden nachweisen: die *Phyllosoma*-Larve ist so alt wie die Abteilung der *Scyllaridea*. Die *Eryoneicus*-Larve reicht, wie wir oben wahrscheinlich machen konnten, bis in den Jura zurück. Diese Larvenstadien werden seither palingenetisch rekapituliert. Weiterhin zeigt sich, daß caenogenetische Erscheinungen in erster Linie bei relativ starr gewordenen Gruppen auftreten und umgekehrt den mehr plastischen, umbildungsfähigen noch fehlen: so gehen sie den sehr plastischen Eucyphiden und Thalassiniden fast vollkommen ab. Caenogenesen sind somit ein Zeichen für fehlende Umbildungsfähigkeit eines Typus.

Bedeutung und Wesen der Caenogenese ist daher nur erfaßbar von der Palingenese aus und bei einer Berücksichtigung des gesamten vollständigen Individualzyklus. Da zeigt sich nun eine bemerkenswerte Korrelation zwischen den einzelnen Entwicklungsstadien, worauf schon im ersten Teil gelegentlich hingewiesen werden konnte: ausgesprochen pelagisch caenogenetische Neubildungen treten vor allem bei den im adulten Stadium nur

*) „Die heutige Vererbungslehre kann natürlich keine Antwort auf die Frage geben, wie erworbene Eigenschaften vererbt oder ob sie überhaupt vererbt werden können. Sie analysiert feste Merkmale bei relativ stabilen Tieren, Insekten, Säugern usw.“ (HARMS, 1929).

eine sehr geringe Vagilität besitzenden Scyllariden und Eryoniden auf (das gleiche gilt für die Stomatopoden), während die im Alter relativ vagilen Brachyuren das pelagische durch Spaltbein charakterisierte Mysisstadium verloren haben (auch den pelagischen Schizopoden und Dichelopoden fehlen caenogenetische Anpassungserscheinungen an pelagische Lebensweise im Larvenstadium). DOFLEIN zeigte, daß die wenig vagilen, blinden Tiefseebrachyuren ein lang dauerndes pelagisches Larvenstadium, die vagilen gut sehenden Formen nur ein kurzes pelagisches Stadium durchmachen. Es scheint demnach, als ob wir neben einer Korrelation der Teile im Körper auch mit einer Korrelation der einzelnen Stadien des Individualzyklus rechnen müßten: Ausdruck hierfür ist die Erscheinung der Caenogenese.

Diese Überlegungen bestätigen, daß die Caenogenese tatsächlich nur ein Sonderfall der Palingenese ist, die beide in gleicher Weise für die orthogenetische Phase der Entwicklung charakteristisch sind, wie die Metakinese für die Phase der explosiven Entfaltung.

4. Zusammenfassung

1. Der Zyklus der phyletischen Entfaltung, beginnend mit explosiv sprunghafter Entfaltung und Typenbildung und in orthogenetischer Weiterbildung unter konstanter Einschränkung der Evolutionsbreite durch Überspezialisierung zum allmählichen Aussterben führend, geht parallel einer allmählichen Umbildung von einem plastisch labilen, in der Ontogenie nicht determinierten, weitgehend regenerationsfähigen, und daher grundsätzlich umstimmbaren zu einem vollständig determinierten, zellkonstanten und nicht mehr regenerationsfähigen und daher in keiner Weise mehr umbildungsfähigen Typus.

2. Die Umstimmung in der labilen Entwicklungsphase erfolgt nicht als direkte Anpassung, sondern als Reaktion auf Umweltreize und Umwelteinflüsse — vermutlich auf dem Wege über die endokrinen Drüsen — als Reaktion, die nicht zweckmäßig zu sein braucht (inadaptive Typenbildung) und nicht ein unmittelbares Eingehen auf die betreffenden Umwelteinflüsse zur Folge haben muß, gegebenenfalls aber eine andersartige, ganz bestimmte Anpassungsrichtung hervorruft und einleitet (besonders instruktiv zeigen das die Cephalopoden). Erst von diesem Moment an kann direkte Anpassung wirksam werden.

3. Diese Ergebnisse, unmittelbar abgelesen aus einer vergleichend stammesgeschichtlichen Analyse verschiedener Tiergruppen, deuten den Weg an, auf dem das Problem der „Anpassung“ seiner Lösung näher geführt werden kann. Versuche, bei labilen Tierformen die Ontogenie zu beeinflussen und umzustimmen, in der Weise, wie das durch HARMS und GOLDSCHMIDT angeregt und z. T. auch schon begonnen ist, haben ergänzend einzugreifen. Andererseits aber kann nur der palaeontologische Befund die richtige Fragestellung für die Art und Weise eventueller Versuche abgeben, wie das aus den oben gegebenen Einzelbeispielen ja schon hervorgeht. Enge Zusammenarbeit von Biologie und Palaeontologie — wie sie leider heute in Deutschland noch nicht üblich ist — kann allein weiterführen. Die morphologisch-anatomische Betrachtungsweise genügt nicht, wie schon NOPCSA betont hat.

4. Wenn zu erwarten ist, daß auf diesem Wege eine Klärung für bestimmte Einzelfälle der Entwicklung möglich ist, so erheben sich andererseits aus der vergleichend stammesgeschichtlichen Analyse Fragen, von grundsätzlicher Bedeutung, die vorläufig keinen Weg einer Erklärungsmöglichkeit zulassen: Weshalb führt fortschreitende Spezialisierung zu allmählicher Stabilität und Determinierung der Ontogenie? Weshalb auf der andern Seite bleiben Tiergruppen auch bei hohem geologischen Alter unter Umständen durch lange Zeiträume hindurch relativ labil, wie die Amphibien, während doch z. B. die nahe verwandten Stegocephalen so rasch absolut stabil geworden sind, und zwar unter den genau gleichen äußeren Verhältnissen? Was ist mit andern Worten die tiefere Ursache der Stabilität und der Labilität?

Vielleicht, daß eine im einzelnen systematisch durchgeführte vergleichend stammesgeschichtliche Analyse hierauf einmal Antwort geben wird. Sicher jedenfalls scheint es mir — wenigstens zeigt das meines Erachtens die vorliegende Arbeit eindeutig: Erkenntnis der Gesetzmäßigkeiten des organischen Geschehens — und das ist doch letzten Endes das Ziel und müßte Voraussetzung sein für alle Versuche einer kausalen Erklärung desselben — ist nur möglich durch eine vergleichend morphologische Analyse der Stammesgeschichte auf Grund einer vorurteilsfreien Erforschung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge.

Literatur

1. ABEL, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1912.
2. — Das biologische Trägheitsgesetz. Paläont. Zeitschr. Bd. 11, 1929.
3. DÖDERLEIN, L., Phylogenetische Betrachtungen. Biolog. Centralbl. Bd. 7, 1888.
4. FRANZ, V., Ontogenie und Phylogenie. Das sogenannte biogenetische Grundgesetz und die biometabolischen Modi. Abh. z. Theorie d. organ. Entwickl., Heft 3, Berlin, 1927.
5. GOEBEL, K., Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Centralbl. Bd. 24, 1904.
6. GOLDSCHMIDT, R., Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin, 1927.
7. HAMBURGER, V., Entwicklungsphysiologische Beziehungen zwischen den Extremitäten der Amphibien und ihrer Innervation. Die Naturwissenschaften, Bd. 15, 1927.
8. HARMS, J. W., Individualzyklen als Grundlage für die Erforschung des biologischen Geschehens. Schr. d. Königsberger Gelehrten Ges. Naturwiss. Klasse, 1. Jahrg., Berlin, 1924.
9. — Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption, I. Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 133, 1929.
10. HEIDER, K., Phylogenie der Wirbellosen in „Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie“, Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4. Abt. Bd. 4, Berlin—Leipzig, 1914.
11. HERTWIG, O., Das Werden der Organismen. Jena, 1922.
12. JAEKEL, O., Der Kopf der Wirbeltiere. Ergebn. d. Anatomie und Entwicklungsgesch., Bd. 27, 1927.
13. MEHNERT, E., Biomechanik. Jena, 1898.
14. MURR, E., Zur Erklärung der verlängerten Tragdauer bei Säugetieren. Zoolog. Anzeiger, Bd. 85, 1929.
15. NAEF, A., Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena, 1917.
16. — Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Jena, 1919.
17. NOPCSA, FR. BARON V., Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. Mitt. a. d. Jahrb. d. kgl. ungar. Geol. Reichsanst., Bd. 23, 1915.
18. — Über eine neue Kreideschlange aus Dalmatien. Paläont. Zeitschr., Bd. 5, 1923 (m. Diskussionsbem. von ABEL, HENNIG, JAEKEL, KRIEG, POMPECKJ, VERSLUYS, WEIDENREICH u. a.).
19. — *Eidolosaurus* und *Pachyophis*. Zwei neue Neokomreptilien. Paläontogr., Bd. 65, 1924.
20. — Festrede, gehalten anläßl. d. Besuchs d. Paläont. Ges. in Budapest 1928, Budapest, 1928.
21. RÁDL, E., Geschichte der biologischen Theorien. II. Teil, Geschichte der Entwicklungstheorien in der Biologie des 19. Jahrhunderts. Leipzig, 1909.
22. SCHINDEWOLF, O. H., Das Problem der Menschwerdung, ein paläontologischer Lösungsversuch. Jahrb. d. Preuß. geol. Landesanst., Bd. 49, 1928.
23. — Ontogenie und Phylogenie. Paläontol. Zeitschr., Bd. 11, 1929.

24. SCHLIEPER, C., Die biologische Bedeutung der Salzkonzentration der Gewässer. Die Naturwissenschaften, 1928.
 25. SCHMIDT, H., Neotenie und beschleunigte Entwicklung der Ammonoiten. Paläontol. Zeitschr., Bd. 7, 1925.
 26. WEIDENREICH, F., Die Typen- und Artenlehre der Vererbungswissenschaft und die Morphologie. Paläont. Zeitschr. Bd. 5, 1923.
 27. — Wie kommen funktionelle Anpassungen der Außenform des Knochenskeletts zustande? Paläontol. Zeitschr., Bd. 7, 1926.
-

Autorenregister

(Die Seitenzahlen verweisen jeweils nur auf die den einzelnen Kapiteln angefügten Literaturverzeichnisse.)

Abel 545, 556, 557, 579

Andrée 500

Abmann 460

BalE 460, 461

Beecher 461

Behning 501

Bell 461

Bernard 532

Beurlen 461, 462, 557

Bill 461

Bittner 461

Boas 475

Böhm, Joh. 461

Brocchi 461

Broili 461, 501, 532

Bronn 461

Calman 461, 500

Carter 461

Clarke 462

Dacqué 533

Dames 461

Dawson 461

Döderlein 557, 579

Doflein 461

Dollo 504, 557

Ebert 462

Eimer 557

Etheridge 462

Fejérváry 557

Fickert 557

Foerste 525

Franz 579

Frech 532

Gemellaro 500

Gerstaecker 462, 500

Giesbrecht 462

Glaeßner 462, 500

Goebel 545, 579

Goldschmidt 579

Grabau 533

Grobben 532, 533

Hall 462

Hamburger 579

Handlirsch 532

Harms 579

Harnisch 504

Heider 579

Hennig 462, 504, 545, 579

Hertwig, O. 505, 579

Hescheler 532

Holm 533

v. Huene 504, 557

Huxley 462

Illig 462

Jaeckel 504, 545, 557, 579

Jordan 462

Keßler 533

Kiaer 505

Kirkby 500

v. Kuebel 462

Koken 464, 557

Kowalewsky 545

Krause, P. G. 462

Krieg 579

Lang 532

Lörenthey 462

Mehnert 579

v. Meyer 462

Mez 557

Milne, Edwards, A. 462

Moericke 462

Murr 579

Naef 533, 579

Naegeli 557

Neumayr 532, 545

Noetling 463

v. Nopcsa 505, 579

Ödhner 533

Oppel 463

Ortmann 463

Pelseneer 463, 533

Perner 557

Pfaff 533

Pfeffer 545

Pompeckj 500, 532, 533, 545, 579

Potter 504

Prell 533

Pruvost 532

Rádl 579

Rathbun 463

Richter, Rud. 500, 545, 557

Ristori 463

Rosa 557

Salfeld 557

Salter 463

Schäfle 533

Schauinsland 505

Schellenberg 501

Schindewolf 533, 557, 579

Schlieper 580

Schlüter 463

Schmidt, H. 580

Schmidt, M. 533

Schütze 463

Schwarz 505

Segeberg 463

Simpson 505

Smirnow 463

Soergel 557

Staesche 533

Steinmann 500, 532, 533, 545

Stensjö 505

Stoliczka 463

van Straelen 463, 464, 501

Sushkin 505

Teichert 533

Trauth 501

Troll 545

Troedsson 533

Tschulok 545

Ulrich 501**Versluys** 532, 557, 579**Waagen** 545

Wagler 501

Walcott 501, 532

Watson 505

Weidenreich 579, 580

Withers 464

Wöhrmann 464

Woodward 464, 501

Wüst 464

Zittel 501, 532

Register der Gattungen

- A**
Acanthochirus Opp. 322
Acanthodromia M. Edw. 348
Actaeopsis Cart. 358
Aeger Münst. 321, 322, 323
Amaltheus Montf. 525
Amia 489
Amphithoë Leach 473
Anaspides Thoms. 457
Andorina Lör. 353
Anthrapalaemon Salt. 441, 442, 443
Antrimpos Münst. 321, 322, 366
Archaeocarabus McCoy 342
Archaeopus Rathb. 352, 374
Arthropleura Jord. 475, 476, 511
Aspidogaster Aßm. 336, 371
Astacus Fabr. 327
Atelecyclus M. Edw. 353
Atergatis de Haan 358
Avitelmessus Rathb. 353
Axinea Poli 518
Axius Leach 331, 369, 386, 391
- B**
Baculites Lam. 555
Benthochascon 407
Binkhorstia Noetl. 348
Blaculla Münst. 330
Blepharipoda Rand. 346
Bombur Münst. 322
Branchiolambrus Rathb. 354
Branchioplax Rathb. 360, 361, 375, 408
Burgessia Walc. 501
Bylgia Münst. 322
- C**
Calappa Fabr. 364
Calappella Rathb. 364
Calappilia M. Edw. 364, 413
Calceola Lam. 542, 544
Callianassa Leach 331, 332, 369, 370
Caloxanthus M. Edw. 358
Campylostoma Bell 364, 376
Cancer Leach 354
Cancrinos Münst. 342, 373
- Carcineretes* With. 354, 355, 374, 375, 407
Carcinus Leach 355
Cardiola Brod. 517
Carinocarcinus Lör. 360, 375
Carpiliopsis Fisch. Benz. 357
Carpilius Leach 358, 375
Charassocarcinus van Strael. 347, 348, 421
Chlorodopsis M. Edw. 358
Ceratiocaris McCoy 448
Cirolana Leach 473
Clytia v. Mey. 325, 379
Clytiopsis Bill 325, 379
Coeloma M. Edw. 359, 361, 555
Coelopus Etall. 347, 404, 415
Coleia Brod. 339, 372
Colneptunus Lör. 356
Colpocaris v. Mey. 360, 375
Conus Lin. 525
Crangopsis Salt. 442
Crenella Brown 519
Cretiocarcinus With. 358
Cyamocarcinus Bittn. 348
Cyclocaris Beurl. 340, 372, 373, 397
Cyclocorystes Bell 357
Cyclothyreus Rem. 348, 373, 410
Cyphonotus Cart. Bell 348
Cyrtoceras Goldf. 564
Cytherea Lam. 522
- D**
Daira de Haan 358, 375
Dakoticancer Rathb. 364, 376
Daphnia Müll. 468
Daránya Lör. 362
Dardanus 333
Dialux Bell 348
Dicranodromia M. Edw. 347
Dollocaris van Strael. 440
Dorippe Fabr. 366
Drobna Münst. 322
Dromia Fabr. 343, 348, 410
Dromilites M. Edw. 348

Dromiopsis Reuss 348, 401, 408
Dusa Münst. 322
Dynomene Latr. 348

E

Ebalia Leach 365
Echinocaris Whitf. 448
Elder Münst. 440
Elymocarid Beech. 448
Enoploclytia McCoy 325, 379
Enoplonotus M. Edw. 355
Eogyrinus 487
Eriphia Latr. 359
Eryma v. Mey. 325, 370, 379
Erymastacus Beurl. 325
Eryon Desm. 339, 340, 372, 373
Erythrochampsia 566, 567
Etallonia Opp. 331, 369
Etisus M. Edw. 358
Etyus Mant. 348, 410
Eucrate de Haan 360
Eudorella Norm. 433
Eumorphactaea Bittn. 357
Eumorphia v. Mey. 337, 372
Eumorphocorystes van Binkh. 363
Eupagurus Brandt 333, 334, 371, 389
Euphausia Dana 445
Euphoberia Meek & Worth. 476, 511
Eurycarpus Schlüt. 342
Eurhinodelphis du Bus 551

F

Galathea Fabr. 344, 373
Galatheites Balß 344, 414
Galenopsis M. Edw. 360, 375
Gamponyx Jord. 475
Gastrodorus v. Mey. 349
Gastrosacus v. Mey. 344
Gatunia Rathb. 375
Gebia Leach 331, 369
Geryon Kröyer 359, 408, 409, 555
Glyphea v. Mey. 336, 337, 371, 372, 391
Glypheopsis Beurl. 337, 371
Goneplax Leach 360
Goniochele Bell 366, 413
Goniochirus Etall. 333
Goniohypoda Woodw. 352
Graptocarcinus F. Roem. 348

H

Harpactocarcinus Desm. 358
Hefriga Münst. 330
Hela Münst. 363, 376
Hellerocaris van Strael. 340
Hemioeon Bell 363
Hepatinulus Rist. 364
Hepaticus Bittn. 357.
Hinnites DeFr. 552
Hippolyte Leach 329, 367, 391
Homarus M. Edw. 327, 368, 379, 391, 395, 396
Homolodromia M. Edw. 347
Homolopsis Bell 349
Hoplitocarcinus Beurl. 349
Hoploparia Bell 327, 368, 379, 381
Hyas Leach 350
Hymenocaris Salt. 448, 450, 451

I

Ilia Leach 365
Ischnodactylus Pels. 327

K

Kilianicaris van Strael. 440
Knebelia van Strael. 340

L

Laevicarcinus Lör. 360, 375
Laeviranina Lör. 363, 376
Lambropsis Lör. 357
Lambrus Leach 350
Lecythocaris v. Mey. 347
Lepidosteus Lacép. 488
Leptochirus Krause 366
Leucosia Fabr. 366
Limulus Müll. 509, 510
Linuparus Gray 342
Lissocardia v. Mey. 326
Litogaster v. Mey. 336, 371
Litoricola Woodw. 359
Lituites Breyn 563, 567
Lobocarcinus Reuß 354, 374
Lobonotus M. Edw. 358
Lophopanopeus Rathb. 357
Lophoranina Fabr. 363
Lörentheya Beurl. 352
Lyreidus de Haan 363

M

Macrophthalmus Latr. 352, 353
Magia Münst. 327, 367, 379
Maia Lam. 350
Marrella Walc. 502

- Martinocarcinus J. Böhm 357
 Matuta Fabr. 364
 Mecochirus Germ. 331, 337, 338, 369, 372
 Menippe de Haan 357
 Mesodromilites Woodw. 347
 Mesorrhoea Stimps. 350
 Mesothyra Hall 448, 452, 453
 Meyeria McCoy 337
 Microcorystes Lör. 353
 Micromaia Bittn. 350, 374
 Micromithrax Noetl. 350
 Microplax Glaeßn. 360
 Mictyris Latr. 352
 Mioplax Bittn. 360
 Mithracia Bell 350
 Mithracites Gould 347, 404
 Mitra Lam. 525
 Molaria Walc. 503
 Munida Leach 373
 Munidopsis Whit. 345
 Munitheites Lör. 344
 Mursia Desm. 364
 Mursiopsis Rist. 364
 Myra Leach 365
 Mytilus Lin. 521

 Nahecaris Jaek. 448, 449, 450, 452
 Naraoia Walc. 501
 Nautilus Breyn 523, 524, 525, 526, 529,
 563, 564
 Nebalia Leach 431, 448, 449, 450, 501, 550
 Necrocarcinus Bell 364, 365, 376, 412, 413
 Necrogammarus Woodw. 475
 Necronectes M. Edw. 356, 375
 Necrosylla Woodw. 458
 Necrozius M. Edw. 357
 Nephrops Leach 327, 368, 445
 Nephropsis Wood Maz. 327
 Neptocarcinus Lör. 358
 Neptunus de Haan 356
 Nodoprosopon Beurl. 347
 Noetlingia Beurl. 348
 Notopella Lör. 363
 Notopocorystes McCoy 363, 365, 412
 Notopoides Hend. 363
 Notoporanina Lör. 363
 Nucia Dana 365
 Nymphaeops Schlüt. 327

Ophiodioceras Barr. 564
 Orhomalus Etall. 333, 334
 Orithopsis Cart. 364, 376, 413
 Orithyia Fabr. 364
 Orthoceras Breyn 563, 564, 567
 Osachila Stimps. 364
 Oxythyreus Reuß 347
 Oxyuropoda Carp. & Swain 476

Pachygrapsus Rand. 362
 Paguristes Dana 333, 334
 Pagurus Fabr. 333
 Palaeastacus Bell 325
 Palaeocaris Meek & Worth. 475
 Palaeocarpilius M. Edw. 358, 375
 Palaeocerangon Salt. 442
 Palaeograpsus Bittn. 362
 Palaeomunida Lör. 344
 Palacomunidopsis van Strael. 344, 413
 Palaeomyysis Peach 440
 Palaeopagurus van Strael. 333
 Palaeopalaemon Whitf. 443, 452, 453
 Palaeopentacheles v. Kneb. 340
 Palaeopolycheles v. Kneb. 340
 Palchomola Rathb. 349
 Palinurina Münst. 342
 Palinurus Fabr. 342
 Panopeus M. Edw. 357, 358, 408
 Paracoeloma Beurl. 359, 555
 Paraglyphea Beurl. 337
 Paranephrops White 367
 Parapagurus Smith 334
 Parapandalus 445
 Pemphix v. Mey. 335, 336, 370, 371, 397,
 399, 420, 421, 422, 424, 425, 426,
 439, 445, 447
 Penaeus Fabr. 366, 367, 382, 391
 Periacanthus Bittn. 350, 374
 Periophthalmus 572
 Peripatus 468
 Persephona Leach 365
 Petalophthalmus Willem 432
 Petrochirus Stimps. 339
 Phlyctenodes M. Edw. 358
 Phlyctisoma Bell 325
 Phrynolambrus Bittn. 350
 Phymatocarcinus Reuß 375
 Pilumnoplax Stimps. 360

Pilumnus Leach 357
Pinnixa White 361
Piratella A&M. 326
Pisomaia Lör. 350, 374
Pithonotus v. Mey. 347
Plagiolophus Bell 360, 375, 408
Plagiophthalmus Bell 347
Platymaia Miers 402
Pleurotomaria Defr. 553
Podoceras Gein. 342
Polycheles Hell. 340, 341
Polycnemidium Reuß 348
Porcellana Lam. 345
Portumnus Leach 355
Portunites Bell 359
Portunus Fabr. 356
Potamon Sav. 361
Praeactya Woodw. 337
Proeryon Beurl. 340
Prosopeon v. Mey. 347
Prosopeoniscus Kirkby 475
Protaxius Beurl. 331, 368, 369, 370
Protocarcinus Woodw. 347, 421
Protocallianassa Beurl. 332, 370, 371, 386
Protomunida Beurl. 344, 373
Psammocarcinus M. Edw. 355
Pseudastacus Opp. 327, 379, 380
Pseudocoeloma Beurl. 555
Pseudodromilites Beurl. 348
Pseudoglyphea Opp. 337, 372
Pseudopemphix Wüst. 325, 326
Pseudoraninella Beurl. 363, 376
Pseudosculda Dam. 457
Pustulina Quenst. 333, 370, 371
Pygocephalus Huxley 440, 441, 442, 443, 458
R
Randallia Stimps. 365
Ranidina Bittn. 363
Ranina Lam. 363
Raninella M. Edw. 363
Raninellopsis J. Böhm 363, 376
Raninoides M. Edw. 363
Rauna Münster. 322
Retropluma Gill 352
Rhachiosoma Woodw. 355
Rhodanicaris van Stael. 322
S
Scapheus Woodw. 337
Schimperella Bill 440

Sculda Münster. 457
Scylla de Haan 356
Scyllaridia Bell 342, 343
Scyllarus Fabr. 395
Scyramathia 351
Selenisca v. Mey. 337, 372
Smilodon Lund 547, 550
Sphenodon Gray 492
Squilla Rond. 433, 445, 458
Stenochirus Opp. 326
Stenodaetylina Beurl. 325
Stenopus Latr. 323, 367
Sypbax M. Edw. 357
T
Teallicaris Peach 440
Telphusograpsus Lör. 362
Tetrachela Reuß 339, 397
Thalassina Latr. 369, 389
Thaumastocheles Wood Mas. 327
Thaumastoplax Miers 360
Thelecarcinus J. Böhm 358
Thenops Bell 342
Titanocarcinus M. Edw. 358, 375
Trachynotus Bell 348
Trachysoma Bell 337
Triarthrus Green 468
Tribolocephalus Rist. 363
Trochoceras Barr. 564
Tropidocaris Beech. 448
Tropifer Gould 340
Typilobus Stol. 366
U
Udora Münster. 330
Udorella Opp. 328, 329, 385
Uncina Quenst. 324, 366, 367
Upogebia Leach 369
V
Velopecten Phil. 522
Volborthella F. Schmidt 570
W
Waptia Walc. 501
Willemoesia Grote 340
Willemoesiocaris van Strael. 340
Worthenia Kok. 551, 553
X
Xanthilites Bell 359
Xantho Leach 359, 410
Xanthopsis McCoy 358, 375
Xanthosia Bell 348, 410

Allgemeine Palaeontologie von Geh. Regierungsrat Professor
Dr. Johannes Walther, Direktor des Geologischen Institutes der
Universität Halle (Saale).

Aus dem Inhalt:

Die Fossilien als Einschlüsse der Gesteine

Die Vorgänge des Lebens in der Vorzeit

Die geologische Umwelt der Fossilien

Der Wandel des Lebens in Raum und Zeit

Mit 2 Tafeln und 5 Karten im Text. (XI und 809 S.) 1927

Gebunden 60.—

Leitfossilien. Ein Hilfsbuch zum Bestimmen von Versteinerungen
bei geologischen Arbeiten in der Sammlung und im Felde. Heraus-
gegeben von Professor **Dr. Georg Gürich**.

Lieferung 1: **Kambrium und Silur.** Mit 28 Tafeln. (95 S.) 1908
Geheftet 22.50

„ 2: **Devon.** Mit 24 Tafeln. (102 S.) 1909 Geheftet 22.50

„ 3: **Karbon und Perm.** Pflanzen von Professor **Dr. W.
Gothan.** Mit 48 Tafeln. (VIII u. 187 S.) 1923
Geheftet 30.—

„ 4: **Leitfossilien der Trias, wirbellose Tiere und Kalkalgen**
von Hofrat **Dr. C. Diener** in Wien. Mit 27 Textabb.
und 28 Tafeln (II u. 118 S.) 1925 Geheftet 24.—

„ 5: **Leitfossilien des marinen Perm** von Hofrat **Dr. C. Diener**
in Wien. Mit 14 Tafeln. (84 S.) 1927 Geh. 16.—

Obige Preise sind Subskriptionspreise. Bei Bezug von einzelnen Lieferungen
erhöhen sich die obigen Preise um 33 $\frac{1}{3}$ %.

Pflanzen als Gesteinsbildner von Privatdozent **Dr. Julius
Pia.** Mit 166 Textabbildungen. (VIII u. 355 S.) 1926

Gebunden 22.—