Ueber Artenbildung durch pseudospontane Evolution. Von **Max Semper**, Aachen.

Es dürfte allgemein verbreitete Ansicht sein, daß die morphologischen Merkmale der niederen Tiere, bei denen Wille, Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe u. dergl. nur verschwindenden Einfluß auf die Gestaltung üben kann, im wesentlichen bestimmend werden durch die Existenzbedingungen, daß also eine Formänderung durch passive Anpassung, durch Reaktion auf geänderte Verhältnisse zu und in der Umgebung zu erklären sei. Nun gibt es unzweifelhaft derartige momentane Anpassung, so z. B. wenn eine englische Auster, ins Mittelmeer versetzt, schnell ihre Größe ändert, divergierende Stacheln bekommt und sich in jeder Weise der im Mittelmeer einheimischen Auster angleicht¹. Auch zeichnen sich die Faunen der heutigen Korallenriffe durch lebhaftere Färbung und, soweit Schalen vorhanden sind, durch deren gesteigerte Ornamentierung vor ihren lebenden Verwandten aus. Die Fossilfaunen gewisser Kalke, die bionomisch den heutigen Korallenriffen gleichgesetzt werden dürfen, zeichnen sich durch dasselbe Merkmal aus, bescheeren daher dem Paläontologen zumeist eine üppige Ausbeute charakteristisch geformter Arten, freilich meist von geringer horizontaler und vertikaler Verbreitung, zugleich aber auch zahlreiche Beispiele für iterative Artbildung oder auch für morphologische Konvergenzen zwischen Angehörigen von keineswegs immer nah verwandten Gattungen. Man darf diese Riffaunen daher wohl als einen durch passive Reaktion auf Umgebungseinflüsse umgestalteten Teil der gleichzeitigen, allgemeiner verbreiteten Faunen betrachten und die in diesem Lebensbezirk auftretenden Merkmale, wie gesteigerte Ornamentation, scharfe Vorschwingungen und Zurückbeugungen im Verlauf der Anwachsstreifen und des Schalenrandes durch fazielle Umformung erklären.

Wollte man annehmen, daß die Riffaunen direkt voneinander abstammten und eine besondere, stark lückenhaft überlieferte Reihe bildeten, so hätte man die Frage zu beantworten, weshalb diese Fazies in älterer Zeit eine indifferentere gestaltete Fauna habe umprägen können, später aber nicht mehr.

Andererseits gerät man auch vor eine große Anzahl unlösbarer Fragen, wenn man alle und jede Formveränderung als Ergebnis fazieller und momentaner Anpassung auffassen wollte. So müßte man dann der Theorie nach fordern, daß zwischen den Gliedern einer Stammreihe ein zeitlicher Abstand dem morphologischen Abstand entspreche, findet jedoch nicht selten die Reste verschiedener Entwicklungsstadien gleichzeitig nebeneinander. Waren jene allein der Umgebung angepaßt, so konnten die Vorläufer nicht fort-dauern. Es erhellt also, daß die nebeneinander lebenden Ent-

¹ ROMANES, DARWIN und nach DARWIN. 2. p. 250. Leipzig 1897.

wicklungsstadien sämtlich den Lebensbedingungen angepaßt waren und daß die Triebkraft der Weiterentwicklung nicht in Anpassungsnotwendigkeiten gesucht werden darf. Im Rahmen eines von der Natur oder eines künstlich angestellten Experiments können wir zwar nur momentane Umformungen beobachten, das jedoch nicht, weil es nur momentane Umformungen gäbe, sondern zunächst wegen der Bedingungen, unter denen wir beobachten.

Nun hat WALTHER vor mehreren Jahren eine Mitteilung von LAPWORTH über die mutmaßliche Lebensweise und Stammesgeschichte der Graptuliten veröffentlicht, in der ein vom Obercambrium bis ins Obersilur dauernder Anpassungsprozeß vorgestellt und auf eine einzige, gleich anfangs in voller Schärfe auftretende Veränderung der Lebensweise zurückgeführt wird, ohne daß je irgend ein neuer oder gesteigerter Antrieb den Verlauf der Entwicklung gefördert hätte¹.

Die weltweite Verbreitung der Graptuliten, zusammen mit der Tatsache, daß sie nur in feinkörnigen, ruhig sedimentierten Schichten mit starkem Kohlegehalt häufig sind, läßt sich zu dem Schluß verwenden, daß diese Tiere ein pelagisches Pseudoplankton bildeten, vergesellschaftet mit Algenresten, wie sie jetzt das Sargassomeer bedecken. Also hefteten die Graptuliten, deren Lebensweise der der rezenten Sertularien ähnlich zu denken ist, sich wahrscheinlich an Algen an und wurden mit deren losgerissenen Ästen verfrachtet. Als Ahnen der Graptuliten kommen Dictyonemen in Betracht, die zuerst im oberen Cambrium nach Art der Graptuliten und als ihre Vorläufer auftreten. Wären diese also im oberen Cambrium auf Tange übergesiedelt, so gerieten dadurch die Kolonien, die nach der früheren Lebensweise auf dem Meeresgrund aufwärts wuchsen, nun in eine herabhängende, der Organisation widersprechende Lage. Die älteren Formen, wie *Didymograptus*, gelangten nur zu einem seitlichen Ausweichen, die jüngeren, wie *Monograptus*, bis zu völliger Umkehr und Wiederaufrichtung, indem das Rhabdosom nunmehr ganz „proximal“, der nach wie vor abwärts geöffneten Sacula genau entgegengesetzt gerichtet ist. Dieser Umgestaltungsprozeß, der nach LAPWORTH zum Verständnis aller wesentlichen Merkmale der Graptuliten führt, wird also geleitet durch das Bestreben, sich der herabhängenden Lage zu entwinden. Die Nachwirkung des einmaligen Antriebs zur Umgestaltung erreicht erst im Verlauf einer langen geologischen Periode ihr Ende.

Daß ein solcher Entwicklungsgang tatsächlich eine Anpassung

¹ JOH. WALTHER, Über die Lebensweise fossiler Meerestiere. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. 1897. p. 241—248. Die Darstellung, die LAPWORTH von der Phylogenie gab, ist nicht unwidersprochen. Hier steht nicht die Stammesgeschichte der Graptuliten zur Diskussion, sondern es handelt sich um die Ableitung eines phylogenetischen Begriffs, der an Hand von LAPWORTH'S Darstellung besonders klar und einfach zu gewinnen ist.

wäre, läßt sich nur mit Hilfe der allerersten Anfangsstadien erkennen. Hätte man nur ein herausgerissenes Stück des späteren Fortgangs beobachtet, in dem trotz der in gegebener Richtung weiterschreitenden Umformung keine Veränderung der Lebensweise mehr angenommen werden kann, so würde man ein Zeugnis für innere Gestaltungskräfte, für spontane Evolution zu erblicken glauben. Man wird also einen Entwicklungsprozeß, der generationenlang in einem und demselben Sinn fortgeht, ohne außer dem ersten ursprünglichen einen weitertreibenden oder steigernden Anstoß zu erfahren, als einen Fall von pseudospontaner Evolution bezeichnen können¹.

Sucht man zur festeren Fundierung dieses Begriffs nach weiteren Beispielen, so empfiehlt es sich Ausschau zu halten nach Formen, die einerseits sich gegen die Faktoren der faziellen Umformung möglichst refraktär erweisen, andererseits aber durch eine Veränderung der Lebensweise einen tiefen Eingriff in die Organisation erfuhren. Dadurch lenkt sich der Blick auf die Gattung *Productus*, stiellos gewordene Brachiopoden, bei denen die Funktion des ontogenetisch aus dem Schwanzsegment der Larve entstehenden Halteseils und Aufrichtungsapparats von andern Formelementen in voraussichtlich langwährender Anpassung übernommen sein muß, deren sonstige Schalenmerkmale aber höchst eintönig sind. Es fehlen die Faltungen und Knickungen der Schale, die Vor- und Zurückschwingungen der Schalenränder, die inneren Scheidewände, kurz, die Mehrzahl jener Formelemente, welche hauptsächlich die bei andern Brachiopodengattungen vorhandene Mannigfaltigkeit hervorbringen. Die Artenunterscheidungen bei *Productus* beruhen so gut wie allein auf dem Schalenornament, das aus gröberen und feineren Stacheln in ein paar Typen von Anordnungsweisen, oder aus stärkeren und schwächeren Streifen, radial oder peripher gerichtet, besteht.

Hier zeigt sich nun in der Entstehung des linearen Ornaments aus dem pustulaten, von ebenmäßig verteilten Stacheln gebildeten, ein Beispiel, das kaum anders als durch pseudospontane Evolution erklärt werden kann.

Productella, der devonische Vorläufer von *Productus*, besitzt noch eine schmale Area, die beim eigentlichen *Productus* verschwunden ist, oder doch nur selten und als atavistischer Rück-

¹ Die Bezeichnung ist schwerfällig und der Begriff nicht neu; er fällt vielmehr zusammen mit NÄGELI'S „Vervollkommnungs-“ oder „Progressionsprinzip“, soll aber den Einschlag teleologisch belasteter Ausdrücke vermeiden, der vielfach zu Mißverständnissen des von NÄGELI gemeinten geführt hat. Es soll lediglich bezeichnet werden, daß eine Entwicklung ohne äußeren Antrieb weiter verläuft und nicht wegen eines Zieles, sondern wegen der Bedingungen des Anfangs eine dauernd beibehaltene Richtung verfolgt.

schlag auftritt¹. Die Schalenform ist bei den ältesten, an der Grenze von Unter- und Mitteldevon auftretenden Exemplaren noch flach und erreicht erst gegen Ende des Devon die aufgeblähte Wirbelgestalt, die für den carbonischen *Productus* typisch ist. Das Schalenornament besteht aus einzelnen, ungefähr in Quincunx stehenden Pusteln, den Basen abgebrochener Stacheln. Die Productellen des europäischen Devon werden meist unter dem Namen *Productella subaculeata* MURCH. zusammengefaßt und bilden so einen Komplex recht verschieden beschaffener Formen, den man trotz aller „Zwischenformen“ schwer als einheitlich anerkennen, noch schwerer aber in Komponenten zerlegen kann. Die Unterschiede bestehen in der Stärke der Wirbelaufblähung, der weiteren oder gedrängteren Gruppierung der Stachelbasen und deren steigender Menge, besonders aber darin, daß die Pusteln sich bei den oberdevonischen Vertretern in der Nähe des Schalenrandes oft strecken und dann zu radialen Streifen zusammenzutreten beginnen. Der Typus, der sich so herausbildet, lebt neben dem älteren, rein pustulaten in der Gattung *Productus* als Gruppe des *P. scabriculus* fort.

HALL und CLARKE'S systematische Übersicht der amerikanischen Brachiopoden erlaubt eine schnelle und bequeme Ausschau über den Entwicklungsgang, der sich in Amerika auf denselben Bahnen wie in Europa, wenn auch unabhängig davon, vollzogen zu haben scheint². Auch dort beginnt die Entwicklung im Mitteldevon mit *Productella subaculeata* MURCH., mit dem Typus eines aus weitgestellten Pusteln bestehenden Ornaments, das sich im Oberdevon in *P. rarispina* HALL u. a. und im Carbon in der Gruppe des *Productus aculeatus* MART. fortsetzt. *Productella speciosa* HALL aus dem Oberdevon und Untercarbon zeigt Pusteln, die sich zu Wimperkränzen zu ordnen beginnen, gibt also einen Hinweis auf den Ornamentstypus des carbonischen *Productus fimbriatus* Sow.

Dagegen verlängern sich in einiger Entfernung vom Wirbel die runden Pusteln zu radialen Streifen bei *Productella spinulicosta* HALL und *navicella* HALL (Corniferous und Hamilton). Etwas abweichend gestaltet, mit zahlreichen Streifen und Stachelansätzen, ist die gleichzeitige *P. dumosa* HALL (Hamilton), dagegen setzt sich die Reihe, die schließlich zu lineaten Formen führt, durch *P. hirsuta* HALL, *costatula* HALL und *striatula* HALL des Oberdevon fort, aber erst bei *Productus altonensis* NORW. und PRATTEN (gleich *P. ovatus* HALL und *P. tenuicostatus* HALL) in der Kinderhookgroup des Untercarbon ergreift die Verschmelzung der Punkte zu Streifen die ganze Wirbelregion. Daneben kommen in *Productella Shumardiana* HALL noch Vertreter des Zwischenstadiums, in *P. arcuata* HALL die ältesten Vertreter des semireticulaten Typus vor.

¹ TORNQVIST, Carbon der Südvogesen. 1. p. 30.

² HALL und CLARKE, Palaeontology of New York. 8. Part I, Taf. 17.

Die älteste, rein lineate Form, die in Europa auftritt, ist sehr nahe verwandt mit *P. altonensis* NORW. und PRATTEN, wahrscheinlich sogar in diese Art einzubeziehen. Es ist *Productus corrugatus* WHIDBORNE (non M'COY) aus den Piltonbeds von Fremington in Devonshire¹.

Als Bestätigung dessen, daß es sich bei den Fadenstreifen des lineaten Typus tatsächlich um verlängerte und zu fortlaufenden Reihen verschmolzene Stachelbasen handelt, können noch feine Nadelstacheln dienen, die sich mehrfach bei geeigneter Erhaltung auf Abdrücken der Schalenaußenseiten beobachten ließen². Sie bringen beim Abbrechen auf den Schalen selbst keine Spuren hervor und unterscheiden sich dadurch von den gleich zu besprechenden Röhrenstacheln, an deren Basis immer mehrere Fadenstreifen zusammenfließen.

Die Nadelstacheln sind ersichtlich mit den Ausstülpungen der Mantelmembran in Verbindung zu bringen, den Ursachen der punktierten Schalenstruktur, die bei den *Productella*- und *Productus*-Arten, von einer feinen Kalkscheide umgeben, über die Schalenfläche heraustraten, bei einigen Rassen sich in Kränzen gruppierten, bei andern gleichmäßig verteilt an Zahl zunahmten bis zur Ausbildung eines dichten Stachelpelzes (bei *P. horridus* u. a.), bei andern aber unter Erweiterung des Lumens an der Basis sich zu Reihen verbanden, ohne daß bei diesen fast stets neben einander auftretenden Rassentypen der „Anpassung“ irgend ein Einfluß auf die Entwicklung zugeschrieben werden könnte. Es müssen daher

¹ WHIDBORNE, Monograph Devonian Fauna South of England. 3. 2. p. 173. Taf. 21 Fig. 4, 5. Herr WHIDBORNE hatte vor einer Reihe von Jahren die Liebenswürdigkeit, mir Exemplare der von ihm als *Productus corrugatus* beschriebenen Formen zugänglich zu machen. Unter dem gesandten Material befand sich ein Block schwarzen Kalkes von KINGDON'S SHIRWELL mit einem Abdruck des typischen *P. corrugatus* M'COY, außerdem aber mit *P. semireticulatus*, *Spirifer lineatus* u. a. untercarbonischen Formen. Dieses Gestein, obwohl den Piltonbeds zugerechnet, wird doch wohl als reines Carbon betrachtet werden müssen. Andere Schichten mit *Spirifer Verneuli* und *Rhynchonella togata* WHIDB., die einer noch unbeschriebenen *Rhynchonella* des oberen Fammenien der Eifel sehr ähnlich ist, gehören dagegen sicher ins Oberdevon. *P. corrugatus* WHIDB. (oder *P. altonensis* var.) fand sich häufig in einem braungelben Sandstein von Fremington, der petrographisch denen des eifer Fammenien ähnlich ist, der Fauna nach weder diesem, noch dem eigentlichen Carbon angehört. Übereinstimmende Faunen sind auf dem Festland nicht bekannt; es ist jedoch, worauf auch das Auftreten einer auf enge Verbindung mit der Kinderhookgroup verweisenden Art deutet, wohl wahrscheinlich, daß diese Sandsteine Grenzschichten zwischen Devon und Carbon bilden. Die geologischen Verhältnisse der Piltonbeds scheinen auch aus andern, hier nicht zu besprechenden Gründen noch der Klärung zu bedürfen.

² Nach Exemplaren, die mir vorlagen, bei *Productus corrugatus* M'COY, *P. altonensis* N. u. Pr. sowie bei *P. altonensis* var. (*P. corrugatus* WHIDB.).

diese Umformungen ohne vitalen Wert und reine Nebenwirkungen einer andern, tiefer begründeten Evolution gewesen sein.

In der Tat haben einige der zu Nadeln umgestalteten Mantelausstülpungen bei den *Productiden* eine höchst vitale Funktion übernommen, nämlich die schon bei *Chonetes* auftretenden Stacheln am oberen Rand der Area. Sie sind zu Ankerpfählchen geworden und halten die Schale andauernd aufgerichtet, also in der Stellung, die von gestielten Brachiopoden nur vorübergehend, mit Hilfe des Stiels eingenommen wird. Diese Ankerstacheln greifen bei *Productus*, in verschiedenen Rassen zu verschiedener Zeit, auf die Fläche der Ventralschale, sogar auf die der Dorsalschale über und bilden hier die starken, teils wohl als Hilfsstützen funktionierenden, teils aber funktionslosen Röhrenstacheln, die wegen ihrer Größe an ihrer Basis die benachbarten, zu Streifen zusammengeschlossenen Mantelausstülpungen aufsaugen und vorübergehend verschmelzen.

So tritt die Ornamentsentwicklung der Gattung *Productella-Productus* als ein Spezialfall und eine Nebenwirkung in den Rahmen der Familienentwicklung. Diese wird veranlaßt durch den Verlust des Stiels, eine Veränderung, die sich bei den Strophomeniden schon vorbereitet, da erkennbar dort die halbkreisförmigen Arten mit langem Schloßrand kurzgestielt waren¹, und die sich bei *Chonetes* nach Ausbildung der Ankerpfählchen schon vollendet hat. Der völlige Verlust der Area im Übergang zu *Productus* und alle sonst besprochenen Umformungen erscheinen als Folge dieser höchst vitalen Anpassung, derzufolge ein überall in der Schale vorhandenes Formelement zuerst nur lokal den Antrieb zu gesteigerter Ausbildung empfängt und dann sich allgemein gesteigert, obwohl in rassenweise abgestufter Stärke ausbildet.

Nun dürfte gegen den genetischen Anschluß von *Chonetes* an Strophomeniden kein Widerspruch zu erheben sein, da außer den Schalenmerkmalen auch die innere Organisation die nahe Verwandtschaft erweist². Dagegen fehlt es an einer engen Verbindung zwischen *Productella* und *Chonetes*, denn letztere Gattung besitzt in allen devonischen und älteren Arten bereits das lineare Ornament, das doch bei *Productus* ein neu erworbenes Merkmal darstellt. Wohl sind die ältesten *Productellen* im Umriß der Schale und durch die flache Wölbung entschieden *Chonetes*-ähnlich, jedoch treten glatte *Chonetes*-Arten, wie man sie am liebsten als Vorläufer von *Productella subaculeata* einsetzte, erst im Carbon auf. Man könnte also vermuten, daß *Productella* aus einem sonst unbekanntem, glattschaligen Parallelstamm abzuleiten sei und würde dann in weit-

¹ SCHUCHERT, Synopsis americ. foss. Brachiopoda. Bull. U. S. geol. Surv. No. 87. p. 83 ff.

² NEUMAYR, Über Brachialleisten der Brachiopoden. Neues Jahrb. f. Min. etc. 1893. II.

gehender und nicht übermäßig einleuchtender Polyphylie die im Carbon auftretenden glatten Chonetes, die sich sonst in nichts von den typischen unterscheiden, sowie die triassische *Koninckina* von diesem unbekanntem *Productus*-Stamm abzuleiten haben.

Bedeutend näherliegend und durchaus im Einklang mit dem Bekannten ist jedoch der Schluß, daß die lineare Streifung bei *Chonetes* ein rückbildungsfähiges und in mehreren unabhängigen Fällen rückgebildetes Merkmal darstelle. Die Verstärkung der Mantelausstülpungen beim Übergang von *Chonetes* zu *Productella* bedeutet auch einen so tiefen Eingriff in den gesamten Schalenbau, daß dabei auch andere, nicht unmittelbar beteiligte Merkmale mitbetroffen werden mußten, und daß die Annahme eines sprunghaften Entwicklungsschrittes, wie solche doch offenbar vorkommen können, gerade an dieser Stelle, wo ein gewisser Vererbungs-widerstand zu überwinden war, sehr wohl statthaft erscheint.

Leitet man in dieser Weise, im Einklang mit SCHUCHERT'S knapper Darstellung¹, die Gattung *Productus* über *Productella* und *Chonetes* von Strophomeniden ab und betrachtet dabei die auftretenden Veränderungen als Folge des Stielverlustes und als Wirkung pseudospontaner Evolution, so verliert das Nebeneinanderbestehen verschieden weit vorgeschrittener Rassen gänzlich den Charakter eines Problems. Es fragt sich nur, behufs weiterer Bestätigung, ob die von *Productella* abzweigende *Strophalosia*-Reihe, die fernerhin zu Formen wie *Aulosteges*, *Scacchinella* und *Richt-hofenia* führt, ebenfalls als ein Fall pseudospontaner Evolution verstanden werden könne.

Die devonischen Strophalosien sind den gleichzeitigen Productellen sehr ähnlich, befestigen sich aber auf ihrer Unterlage nicht durch Ankerstacheln, sondern durch ein am Ventralwirbel abgesondertes Zement. Diese Art, den Verlust des Stiels unter Verlassen des anfangs eingeschlagenen Weges auszugleichen, wiederholt sich mehrfach; so tritt bei dem untercarbonischen *Productus complectens* ETH. Zementabsonderung zu der Ausbildung rankenförmig die Unterlage umschlingender Röhrenstacheln hinzu und umgekehrt bei dem oberearbonischen *Aulosteges spondyliiformis* WHITTE und ST. JOHN die Ausbildung rankender Stacheln zu der ererbten Zementierung. Im allgemeinen bleibt aber die Ausbildung von Stacheln im *Strophalosia*-Stamm auf dem *Productella*-Stadium stehen, d. h. es werden nur Nadelstacheln ausgebildet, die gleichmäßig über beide Schalenflächen verbreitet sind, zuweilen ähnlich wie bei gewissen *Productus*-Arten, einen dichten Pelz bilden, aber nachdem ihnen einmal die Funktion des Verankerns genommen ist, sich nicht mehr vergrößern oder zu Röhrenstacheln vergrößern.

¹ SCHUCHERT, l. c. p. 83 ff.

Dafür zeigt sich bei den permischen Strophalosien und bei *Aulosteges*, daß die Rückbildung der schmalen, von *Productella* übererbten Area nicht nur zum Stillstand gekommen ist, sondern sich in ihr Gegenteil verkehrt hat. Die nach YAKOWLEW¹ für alle angeheftet lebenden Brachiopoden charakteristische Verlängerung und Überhöhung der Area tritt fast regelmäßig, zuweilen außerordentlich stark auf. Dabei aber werden nicht frühere Zustände der Organisation einfach wieder hergestellt, sondern die neugebildete Area hat an Stelle des Delthyrium entweder nur einen linearen Spalt ohne Deckplatte, oder eine breitere Öffnung, die durch eine nur deltidiumähnliche Platte verschlossen wird. Das Pseudodeltidium von *Chonetes* ist glatt und unpunktiert, wie es auch ontogenetisch gegenüber der Schale ein selbständiges Gebilde ist; die entsprechende Platte bei *Aulosteges* trägt wie die übrige Schale kleine Nadelstacheln, dokumentiert dadurch also ihre punktierte Struktur².

Man kann das Überhandnehmen von Nadelstacheln, ebenso die Ausbildung funktionsloser Röhrenstacheln sehr wohl als ein „Über das Ziel schießen einer im Rollen befindlichen Evolution“ bezeichnen. Als parallele Erscheinung zeigt sich in *Strophalosia*-Stamm, daß bei *Scacchinella* unter starker Verlängerung der Area die Absonderung des Zement überhand nimmt und sich auf die ganze Schale erstreckt. Bei *Richthofenia* ist dann sogar die auf den *Strophalosia*-Stamm verweisende Organisation durch die alles überdeckende starke Runzelschicht dicht verhüllt, gewiß die denkbar extremste Übersteigerung dieser seit dem Devon fortlaufenden Evolution.

Die Grundlinien der Entwicklung im Productidenstamm lassen sich also sehr wohl als ein Fall von pseudospontaner Evolution begreifen. Zugleich zeigt die Erscheinung des „Über das Ziel schießen“, daß es sich nicht um einen Anpassungsprozeß, sondern um eine Wirkung der Vererbung handelt, um einen weiteren Beleg zu der längst bekannten und in der ersten Auflage von DARWIN'S Entstehung der Arten³ schon ausführlich besprochenen Beobachtung, daß ein von Veränderung betroffenes Merkmal ohne äußere Ursache von Generation zu Generation stärker variiert übererbt wird. In diesem Sinn könnte man mit leichter Paradoxie die pseudospontane Evolution geradezu als „Evolution durch weitertreibende Vererbung“ bezeichnen. Die Anpassung hatte ihr Ziel

¹ YAKOWLEW, Fixation des coquilles de quelques *Strophomenacea*. Bull. Com. geol. Russie. 26. 1907. Die Anheftung der Brachiopoden als Grundlage der Gattungen und Arten. Mem. Com. geol. Russie. n. s. 48. 1908.

² HALL und CLARKE, l. c. Pt. II. p. 330. Anm.

³ DARWIN, On the origin of species. 1860. p. 150 ff.

erreicht, als bei *Chonetes* die Stacheln am Rand der Area ausgebildet waren. Diese Anpassungswirkung ward von der Vererbung ergriffen, die nun, wie sie bekanntermaßen nie alle Merkmale einer Generation sämtlich und gleichmäßig der folgenden überträgt, das variierende Merkmal in einigen Rassen vorwärts trieb, in anderen vorzeitig fixierte, so daß also das örtliche und zeitliche Nebeneinander der verschieden weit fortgeschrittenen Rassen — unerklärlich, solange man Anpassung als alleinige Entwicklungsursache einsetzt — in den Kreis der Vererbungsprobleme tritt und damit zwar keineswegs gelöst, aber doch dem größeren Zusammenhang als Spezialfall eines Grundproblems eingeordnet ist.

Nach dieser Theorie, die, wie ausdrücklich betont sei, im wesentlichen abgeleitet wurde aus der in ihren Grundzügen leicht übersichtlichen Stammesgeschichte der Productiden, muß man bei der Entwirrung komplizierter und durch Konvergenzen unübersichtlich gewordener Umgestaltungsreihen unterscheiden zwischen den Ergebnissen fazieller Umgestaltung, Merkmalsverschiedenheiten von geringem Wert für phyletische Erkenntnis, die eine größere Verschiedenheit der Arten vortäuschen, als den tatsächlichen Verwandtschaften entspricht und zweitens solchen von hohem phyletischem Wert, den Ergebnissen pseudospontaner Evolution oder einer Evolution durch weitertreibende Vererbung. Die ersteren lassen sich — wenigstens zuweilen — verhältnismäßig leicht durch vergleichende Untersuchungen feststellen, denn Merkmale, die durch Faziesbedingungen hervorgerufen werden, müssen sich jedesmal wieder herstellen, sobald diese Fazies vorliegt und schaffen dann morphologische Konvergenzen zwischen selbst entfernter verwandten Gattungen¹. Die letzteren ergeben sich erst aus der Betrachtung langer Reihen und behalten immer, weil auf weniger direkter Beobachtung ruhend, einen stärker hypothetischen Charakter. Aber es kann ein jedes, ursprünglich durch Anpassung hervorgerufene Merkmal von der Vererbung ergriffen und pseudospontan weitergeführt werden, ferner darf ein Merkmal, das in einem Einzelfall durch fazielle Umformung erworben ist, nicht immer ohne weiteres als solches betrachtet werden. Für beides bieten die Spiriferen des rheinischen Unterdevon — jedenfalls nach der Darstellung SCUPINS² — treffliche Belege, denn während die radialen Knickfalten bei *Derbya* (*Geyerella*), *Enteletes* und *Orthis* der Permfauna von Palazzo Adriano wohl sicher auf fazielle Um-

¹ ROMANES, l. c. II. p. 238. 241. — SEMPER, Über Konvergenzerscheinungen bei fossilen Brachiopoden. N. Jahrb. f. Min. etc. 1899. I. p. 245, 250.

² SCUPIN, Die Spiriferen Deutschlands. Paläont. Abh. DAMES und KAYSER. 8. 1899. p. 125 ff.

gestaltung zurückgeführt werden dürfen¹, scheinen sie sich bei genannten Spiriferen im pseudospontanen Weiterverlauf einer im Obersilur eingeleiteten Bewegung herauszubilden. Umgekehrt stellt die Dickschaligkeit dieser Spiriferen ein erworbenes, für küstennahe Lebensbezirke allgemein charakteristisches Merkmal dar, aber es wird hier in eigentümlicher Weise pseudospontan gesteigert durch die zunehmende Anhäufung von Schalensubstanz hinter den Zahnstützen, wodurch dann an den Steinkernen die allmähliche Vergrößerung der Muskelzapfen bewirkt wird.

Betrachtet man nunmehr die Diskussion, die über STEINMANN'S geologische Grundlagen der Abstammungslehre mit teilweise mehr hitzigen als treffenden Schlägen geführt wird², so erschließen sich auf dem Boden der Theorie von der pseudospontanen Evolution gewisse Beobachtungs- und Untersuchungsmöglichkeiten, durch die eine wirkliche Entscheidung ermöglicht werden könnte.

Es handelt sich in dieser Diskussion um die Frage, ob der phyletische Erkenntniswert der Merkmale besser so zu bemessen ist, wie es bisher allgemein üblich war und zu dem bestehenden System geführt hat, oder besser so, wie es STEINMANN, um gewissen Schwierigkeiten und Unverständlichkeiten der bisherigen phylogenetischen Vorstellungen zu entgehen, umwertend vorgeschlagen hat. Man bleibt jeder wirklichen Entscheidung fern, solange man nur das Kriterium des Erfolgs anwendet und diejenige Bewertung für die richtige erklärt, die dem Inhalt unserer Erkenntnis am vollständigsten Rechnung trägt, denn der Beweis des Erfolgs wird von beiden Seiten mit Recht in Anspruch genommen, da als „Inhalt unserer Erkenntnis“ auf jeder Seite etwas anderes hingestellt wird, und auf beiden Seiten eine völlige Harmonie besteht zwischen dem, was jedesmal erklärt werden soll und den Erklärungsweisen und -mitteln. Der Unbeteiligte, der sich erst eine Entscheidung nach den vorgebrachten Argumenten bilden will und noch keine fertig gebildete besitzt, findet bisher oft nicht mehr als die Selbstverständlichkeit bestätigt, daß man bei verschiedener Bewertung der Merkmale auch zu verschiedenen phyletischen Systemen gelangt. Wenn ein Merkmal hier für konvergent erworben und deshalb für phyletisch irrelevant, dort für durch Vererbung übertragen und für phyletisch ausschlaggebend erklärt wird, so muß sich die Entscheidung darüber auf solche Beobachtungen berufen können, die noch nicht bei der Systembildung verwendet sind und auch von den für die Systembildung bestimmenden Anschauungen nicht beeinflusst wurden, also auf eine unabhängige

¹ SEMPER, l. c. p. 245.

² So hat POMPECKJ (gegen STEINMANN'S geol. Grundlagen der Abstammungslehre. Jahresb. nieders. geol. Vereins. 3. p. 37. 1910) sich wesentlich dem Verdacht ausgesetzt, den Stiel der Brachiopoden funktionell dem Siphon der Zweischaler gleichzustellen.

Instanz von vergleichenden Beobachtungen über das Auftreten eines Merkmals und seine Beziehungen zu gleichzeitigen gestaltenden Faktoren.

Wenn nun STEINMANN¹ die *Arcestiden* und *Haploceratiden* zu einer Einheit zusammenfaßt und die darin vor sich gehende Veränderung wie folgt beschreibt:

„So sehen wir bei den verschiedenen Stämmen der *Arcestida* nur die wenigen gleichen, aber unbedeutenden Mutationen sich vollziehen, zunehmende Komplikation der Lobenlinie, Zunahme der Evolution und Skulptur etc.“

so fühlt man sich versucht — einerlei, ob die Theorie von der Rassenpersistenz oder die von der pseudospontanen Evolution berechtigt ist oder nicht —, beide Theorien zusammenzufassen, da eine so lange Zeiträume hindurch in einer Richtung fortschreitende Evolution auch unbedingt auf eine gleichmäßig nachwirkende Triebkraft verwies.

In der Tat ist auch nicht einzusehen, welche andere Gestaltungsursache bei den zum Pelagial gehörigen Ammoniten-Gruppen Formveränderungen hervorbringen sollte, da in den sich gleichbleibenden Existenzbedingungen dieses Lebensbezirkes von Anpassung an Faziesverhältnisse doch wohl nicht geredet werden kann. Dann aber muß als Möglichkeit im Auge behalten werden, daß auch ein Teil der bei litoralen Gruppen auftretenden Veränderungen in pseudospontaner Evolution seine Erklärung findet. Bei diesen würden also faziell entstandene neben pseudospontan entstandenen Merkmalen einhergehen. Zur Unterscheidung stehen direkte Beobachtungen nicht zur Verfügung, denn wenn man auch in Berücksichtigung der an andern Organismen — freilich spärlich — angestellten Experimente vermuten darf, daß fazielle Umformung sich in momentanen und sprunghaften, pseudospontane Evolution dagegen in allmählichen und schrittweisen Veränderungen vorzugsweise äußern wird, so ist damit für die Untersuchung fossilen Materials sehr wenig geholfen, weil bei lückenhafter Überlieferung auch die allmählichste Umwandlung sprunghaft aussieht. Wenn POMPECKJ auf einen bei süddeutschen Ammonitenfaunen aus Lias und Dogger bemerkbaren Zusammenhang zwischen Fazies und Fauna verweist², so ist damit zwar vermutlich nicht auf eine Abhängigkeit der auftretenden Artenmerkmale von der Fazies, sondern eher auf eine Abhängigkeit des Gattungsbestandes hin-

¹ STEINMANN, Rassenpersistenz bei Ammoniten. Dies. Centralbl. 1909. p. 11.

² POMPECKJ, l. c. p. 36. Zu vergleichen: POMPECKJ, die zoogeographischen Beziehungen zwischen den Jurameeren Nordwest- und Süddeutschlands. Jahresber. nieders. geol. Vereins. 1. p. 10. Erst nachträglich werden mir die Bemerkungen V. UHLIG's bekannt, wonach die Formverwandtschaften zwischen borealen Ammoniten vielleicht Konvergenzen,

gedeutet, aber es muß danach doch möglich, jedenfalls als höchst wünschenswert erscheinen, daß eine auf jenes gerichtete Studie zur Aufklärung phylogenetischer Fragen beitragen würde. Vielleicht ist diese Untersuchungsrichtung schwer als vorhanden zu erkennen von einem deszendenztheoretischen Standpunkt, der alle und jede Umformung als Ergebnis einer besonderen Anpassung an veränderte Existenzbedingungen betrachtet. Eine derartige, von Schritt zu Schritt durch äußere Einflüsse vorwärts getriebene Entwicklung vermag nur kurzatmige Stammreihen zu erklären und bei dieser Grundvorstellung wird man stets geneigt sein, wenn eine sich zunächst als einheitlich darbietende Reihe, die lange Zeiten hindurch dieselbe Richtung innehält, nicht durch fortdauernd und stetig in einer Richtung gesteigerte Umgestaltungsfaktoren erklärt werden kann, entweder teleologisch gefärbte Begriffe einzuführen, oder aber die lange — stets unterbrochen überlieferte — Reihe in eine Anzahl selbständiger, parallel entwickelter Reihen aufzulösen. Demgegenüber verändert die Theorie von der pseudospontanen Evolution¹ den ganzen Aspekt deszendenztheoretischer Vorstellungen, indem sie die Vererbung nicht nur als konservativen, vielmehr auch als selbständig umbildenden Faktor betont und dazu führt, viele der äußerlich auffallendsten Merkmale als möglicherweise phyletisch geringwertig zu betrachten und nach langwährenden, in einer Richtung gleichmäßig fortschreitenden Entwicklungsreihen zu suchen.

durch „gleichmäßige Veränderung mehrerer Stämme unter dem gleichartigen Einfluß der gesamten Lebensverhältnisse des Borealreichs“ sind. (Die marinen Reiche des Jura und der unteren Kreide. Mitt. geol. Ges. Wien. 4. p. 352. 1911.) Die Klärung dieser Verhältnisse überweist UHLIG künftigen Untersuchungen, denen also — auch in dem oben geforderten Sinn — eine günstigere Prognose, als ein bloßes „möglich und wünschenswert“ gestellt werden darf.

¹ Diese Theorie und das Wesentliche der hier gegebenen Darstellung war in meiner vor ca. 11 Jahren ausgearbeiteten Habilitationsschrift (Über die Gruppe des *Productus Cora* D'ORB.) enthalten, die ungedruckt blieb, weil TSCHERNYSCHEW'S Arbeit über die obercarbonischen Brachiopoden des Timan sie in faunistisch-stratigraphischer Beziehung hoffnungslos überholte. STEINMANN'S Lehre von der Orthogenese (Die Abstammungslehre, was sie bieten kann und was sie bietet. Vortrag auf der Naturforscherversammlung Karlsruhe 1911) enthält eigentlich die von mir entwickelte Theorie gleichfalls, sucht aber darüber hinaus zu erklären, auf welche Weise die Vererbung die ihr zugeschriebene Evolution zuwegebringt. Vielleicht ist es trotzdem nicht überflüssig, mit dieser vor den letzten Problemen Halt machenden und enger an einen Spezialfall geknüpften Darstellung jetzt noch hervorzutreten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [1912](#)

Autor(en)/Author(s): Semper Max

Artikel/Article: [Ueber Artenbildung durch pseudospontane Evolution. 140-151](#)