

# Allgemeine Ergebnisse.

## EINLEITUNG.

Man müsste mit Recht meine Bearbeitung der Mastodonten unvollständig nennen, wollte ich es unterlassen, aus meiner intensiven Spezialarbeit die allgemeinen Schlussfolgerungen zu ziehen, bzw. den Versuch in dieser Richtung hin zu machen. Gerade er muss ja zeigen, ob die Methode der intensiven Spezialforschung berufen ist, den alten Kurs auch in dieser Hinsicht erfolgreich abzulösen. Bisher hatte man allgemeine Schlüsse immer nur auf der Basis grösstmöglicher Vielseitigkeit aufgebaut. Das hatte den Vorteil einer umfassenderen Stützungsmöglichkeit des induktiven Weges; anderseits aber den Nachteil, dass die abgeleiteten Schlüsse an sich stark theoretisch, ja sogar hypothetisch beeinflusst waren, dass sie selten reine Erfahrungsergebnisse darstellten. Gerade diese Tatsache hat ja in den letzten Jahren dem Experiment und der Versuchsbiologie so bedeutende Stütze geboten.

Unsere Schlussfolgerungen an Hand eines intensiv bearbeiteten Spezialmaterialies, das uns den Vorgang der Stammesentwicklung gleichsam in Einzelbilder mit wenigen Lücken auflöst, trägt nun diese Vorteile der experimentellen Forschung bis zu einem gewissen Grade an sich. Die mangelnde Lückenlosigkeit aber wird dadurch fast aufgehoben, dass wir hier die Resultate natürlicher, durch Experimentaleingriffe ungestörter Vorgänge vor uns haben. Allerdings müssen wir uns immer klar darüber sein, dass der feste Boden, den wir unter uns haben, in erster Linie für die behandelte Gruppe (und ihre Nächstverwandten) gilt. Doch ist dies kein Nachteil für die Methode. Ebenso wie wir Experimentalsreihen in den verschiedensten Gruppen anstellen müssen, um den Ablauf bestätigt zu finden, müssen auch hier zum Enderfolg mehrere gleichintensive Spezialbearbeitungen abgewartet werden, aus deren Ergebnissen man dann die Endsumme wird ziehen können.

Unter diesem Gesichtspunkte möger die folgenden Ausführungen über Artbildung, Variabilität, parallele und konvergente Entwicklung, Einfluss der Anpassung auf die Umformung der Organe, ferner Riesenwuchs, Aussterben der Arten, usw. beurteilt werden. Es sind Ergebnisse, die natürlich in erster Linie für die Mastodonten und Proboszidier gelten, die aber immerhin auch sonst manch scharfes Schlaglicht vorauswerfen und von denen ich überzeugt bin, dass sie zum Grossteil aus den Erfahrungen an anderen Tiergruppen werden bestätigt werden.

### I. Variabilität, Umbildung der Materie, Anpassung.

Im Bereiche dieser allgemeinen Fragen ist es vor allem die Variationsbreite der einzelnen Arten und Merkmale, die uns interessieren muss. Dazu ist es nötig, dass wir uns das Wesentliche übersichtlich ins Gedächtnis zurückrufen. Ich unterlasse es absichtlich, in diesem Zusammenhange Variabilitätsvergleiche des Gesamtskelettes oder auch des Schädels durchzuführen. Vollständiges

Vergleichsmaterial ist dazu in viel zu geringer Anzahl publiziert. Dann aber werden wir gerade in diesen Fragen umso klarer sehen, je mehr wir auf einzelne Organe eingehen.

*M. angustidens* zeigt in der Entfaltung der  $I_2^2$ , mit welchen wir unsere Betrachtungen beginnen wollen, grosse Konstanz sowohl in der Krümmung, wie auch im Schmelzbandverlauf und dem Auftreten der bogigen Nutspur. Dagegen sind die  $I_2$  innerhalb gewisser Grenzen sehr variabel. Sie sind zwar immer schaufelartig, im Querschnitt immer birnförmig, schwanken aber enorm in der Art des Aneinanderliegens in der Mitte und weisen alle Stadien vom flachen Spatel bis zum äusserlich fast drehrunden Zahn auf. Darin zeigt sich ein entwicklungsmechanisch nicht unwesentliches Moment. Die Form vermag den  $I_2$  zwar beliebig zu verändern, den zweifellos von einem flachschaufeligen Ahnenzustand herrührenden Querschnitt aber nicht. Er ist an dem Organ derart festgeprägt, dass er überhaupt nicht mehr — auch bei allen anderen Mastodontenarten nicht — verschwindet. Jedenfalls ein neuer schöner Beleg für die Richtigkeit des DOLLO'schen Gesetzes von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung! Grösser und mannigfaltiger sind die Schwankungen im Molarenbau. Vor allem schwankt die Zahl der Joche bei  $M_3^3$  von  $3x-4x$ ; die Stärke des Talons wechselt ganz ausserordentlich. Beides ist selbstverständlich. Wir haben ja ausgesprochene Spezialisationsmerkmale vor uns. Ein weiteres Moment von erheblicher Veränderlichkeit ist die Anreicherung und Ausbildung von Sperrhöckern. Auch hier handelt es sich um eine Spezialisationserscheinung; die *f. typica* ist diesbezüglich quantitativ und qualitativ von der *f. subtapiroidea* unterschieden (runde bzw. elliptische Höcker). In diesen Zusammenhang fällt auch das Auftreten posttriter Sperrpfeiler. Wieder tritt uns ein Spezialisationsmerkmal entgegen. Sie erscheinen bei *M. grandincisivus*, bei der *f. attica* des *M. longirostris* und vor allem bei den Dibelodonten als normale Bildung, sind aber schon an den überleitenden Molaren (z. B. von Dornbach) merkbar. Gegenüber diesen unzweifelhaft erkennbaren Entwicklungsmerkmalen fallen andere (Stärke des Basalbandes, Zahl und Stellung der Sperrhöcker, Zahnbreite, Auftreten von Zementspuren und Rillungen im Schmelz) dem synoptisch Betrachtenden ohneweiteres als reine Variationsmerkmale auf. Sie variieren innerhalb einer gewissen Breite, ohne je den Charakter der Art zu beeinflussen. Am besten tritt der Unterschied der beiden Merkmalgruppen an den Zwischenformen in die Erscheinung: Alle Spezialisationsmerkmale steigern sich, alle Variationsmerkmale halten in gleicher Stärke an. Daraus ergibt sich, dass auf der Stufe des *M. angustidens* bereits die jüngeren Formen (*M. longirostris*, *M. grandincisivus* und die Dibelodonten) angelegt sind.

Am klarsten zeigt diese Tatsache *M. longirostris*. Die Art variiert als Durchgangsform enorm. Dies zeigt sich schon in der Entwicklung des Schädels und insbesondere des Unterkiefers und seiner Stosszähne. Ich kann diesbezüglich auf die morphologischen Befunde in meinen beiden Arbeiten verweisen. An den Molaren sind folgende Punkte hervorzuheben: 1. Variation der Jochzahl an  $M_3^3$ . Der bei *M. angustidens* begonnene Vorgang wirkt orthogenetisch fort; das Variationsmaximum schießt sogar über den Endzustand (bei *M. arvernensis*,  $5x$  Joche) hinaus. 2. Die Ausbildung stegodonter Abarten zeigt sich als gleichsinnige Steigerung des schon bei *M. angustidens* einsetzenden Merkmales der Unterdrückung des hinteren Sperrhöckers an den weiter rückwärts liegenden Jochen und Einordnung des vorderen in die Jochflucht. Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass diese Entfaltung einer Stegodontie innerhalb des Artkreises *M. longirostris* auftritt, ohne phylogenetische Folgen zu zeitigen. Der gleiche Vorgang, der bei nächstverwandten Formen zu den Stegodonten und Elefanten weiterleitet, tritt hier, sichtlich unbeeinflusst von äusseren Umständen, rein orthogenetisch, auf. 3. Eine Folge desselben Merkmales am *Angustidenszahn* (Sperrhöckerunterdrückung) ist auch die beginnende Wechselstellung bei *M. <sup>longirostris</sup> arvernensis*. Ich habe auf ihre Genesis im morphologischen Teil genugsam hingewiesen. 4. Hervorzuheben wäre noch das Anhalten der posttriten Sperrhöckerbildungen bei einzelnen atypischen Formen (*f. attica*, Übergangstypen) und

selbst hin und wieder bei der *f. sublatidens*. 5. Die Zementanhäufung variiert ganz bedeutend. Es kann fehlen, aber auch ziemlich auffällig die Täler erfüllen, gelangt aber nie zu der Bedeutung, die es bei der nahverwandten Gruppe *Stegolophodon—Stegodon—Elephas* erreicht.

Ungleich mehr vertieft sich unser Blick in den Mechanismus der Variationen, wenn wir den Endpunkt der europäischen Bunodonten, *M. arvernensis*, mit in Erwägung ziehen. Weniger von Einfluss ist *M. grandincisivus*, das gewissermassen das konservative Extrem der Reihe darstellt.

1. Vor allem ist zu beachten, dass die völlige Schädel- und Mandibelverkürzung samt dem Verlust der  $I_{\frac{1}{2}}$  mithin der Elefantenhabitus dieser Skeletteile nicht etwa erst mit dem Stadium *M. arvernensis* erreicht wird, sondern schon auf dem der Übergangsformen. Die Verkürzung erscheint also nicht abhängig vom Endzustand einer „Anpassung“, sondern offenbar als Ende einer orthogenetischen Entwicklung. 2. Die Jochzahlen von  $M_{\frac{3}{3}}$  gehen über  $5x$  nicht hinaus, obwohl es im Zweckinteresse des Tieres gelegen wäre, eine längere Kau- oder Reibfläche zu haben (man vergleiche die Elefanten). Die Tatsache ist unter dem Gesichtspunkte der reizbedingten Anpassung ein zweifelloser Konflikt. Es ist durchaus nicht einzusehen, warum die Entwicklung gerade bei dieser Reihe hierin halt gemacht hat, wenn wir nicht noch andere wesentliche Gründe für den Ablauf der Variationstätigkeit ins Treffen führen können. 3. Von besonderem Interesse ist die Bildung der Reibfläche durch Wechselstellung der Joche. Es ist dies eine ganz andere Lösung des Reibflächenproblems wie bei den nahverwandten Elefanten. Ein Blick zurück lehrt die rein orthogenetische Grundlage dieser Entwicklung. Was bei *M. angustidens* seinen Anfang genommen hat, gedeiht hierzuende, zu einem Kompromisschluss, wenn man will. 4. Dazu fehlt noch bei dieser Spezies jede Spur von Zement. Wir sehen also eine Art Fehlschlag. *M. arvernensis* ist weit entfernt ein Anpassungsideal darzustellen. Es ist gewissermassen der Abschluss einer Sackgasse, der hier erreicht wird, wie schon einmal einer im Verlaufe der Bunodontenentfaltung mit *M. angustidens f. typica* gegeben war. Hier wie dort geht die Variation unter ganz ähnlichen Lebensbedingungen (trockene Nahrung, Reibflächenbildung) einen Weg, der in den Vorstufen, also orthogenetisch, bedingt ist, der aber auch dem Anpassungsbedürfnis entgegenzukommen strebt. Mit anderen Worten die Anpassung beeinflusst als sekundärer Faktor die schon lange vorbereitete Entfaltung in einer, menschlich ausgedrückt, unbeholfenen und durchaus unvorteilhaften Weise.

Die Analyse der beiden Fälle zeigt, dass die Ursache für diesen Fehlschlag in dem Vorwalten des orthogenetischen Prinzips in der Entwicklungsmechanik gelegen ist. Wir lernen die „fehlgeschlagene Anpassung“ als eine Notwendigkeit erkennen die sich aus der Belastung der plastischen Kraft der Materie durch die orthogenetischen Vorstufen ergibt: 1. Die progressiven Merkmale für die Weiterentwicklung der Stufe *M. angustidens (f. subtapiroidea)* bilden sich schon zu einer Zeit aus, wo die Form offenkundig noch nicht im Anpassungsmilieu war. Die Variation vermag auch nicht die Art umzuprägen. Man vergleiche das *M. angustidens* von Dornbach. Andererseits gelingt es der *f. typica* trotz des vorhandenen Milieus (vgl. meine Ausführungen über den Aufenthaltsort und die Nahrungsweise der Art, L.-V. 27, S. 56—59) nicht, die entwicklungsfähige Form zu bilden; sie landet vielmehr in einer Sackgasse. 2. Der Stegodontypus bildet sich schon im Lebensraum unseres *M. longirostris* orthogenetisch aus; ja er beginnt schon bei *M. angustidens* die ersten Vorstufen zu legen. Trotzdem gelangt er auch dann nicht zum Durchbruch, als die Lebensgrundlagen (trockene Fluren) gegeben sind. Der orthogenetische Stoss ist zu stark. Er führt zum Kompromiss *M. arvernensis*, zum Elefanten-„Ersatz“ — wieder in einer Sackgasse. In Indien dagegen bildet sich der gleiche Entwicklungsansatz zum zukunftskräftigen Zweig der Stegodonten und Elefanten weiter.

Aus alledem ist ersichtlich, dass das Ursprungsmoment der ganzen Weiterbildung nicht in der Anpassung, sondern in der Orthogenese gelegen ist. Andernfalls könnte der Umwandlungsprozess nicht zu einer Zeit beginnen, wo noch gar keine Milieugrundlagen gegeben sind. Es

ist aber auch anderseits ersichtlich, dass die Anpassung nicht als untergeordneter Faktor zur Seite steht. Sie ist der Motor, der auf einem gewissen Zustand der Entwicklung in das phylogenetische Geschehen eingreift.

Verfolgen wir nun die Reihe der Zygodonten. Wir sehen hier eine Zahl von Umgestaltungen, die eigentlich keine Begründung im Leben und in der Wandlung des Lebensraumes dieser Gruppe haben.

Der Schädel wird verkürzt, obwohl dieser Tatsache keine Umbildung der Molaren im Sinne einer Reibflächenentwicklung parallel läuft. Die Formen bleiben Trilophodonten gleicher Prägung wie die Ausgangstypen. Die ganze Umformung des Schädels zeigt das Bestreben, die seinerzeit von den Mastodonten überhaupt eingeschlagene Richtung beizubehalten. Allerdings gelingt dies nicht in allen Einzelheiten. Eine Zahl von Divergenzen (Form der  $I^2$ , Lage und Ausbildung der Knochenelemente und der Mandibeläste) ist erkennbar. Insbesondere ist der parallele Verlauf der oberen und unteren Kontur der Rami horizontales und das geringe Konvergieren dieser nach vorne bemerkenswert. Die Jochzahlen der Molaren bleiben zwar im grossen und ganzen von *M. tapiroides* bis *M. americanus* dieselben, doch zeigt sich zu Anfang der Reihe die Tendenz der Jochvermehrung (Schwanken der Jochformel an  $M^3$  der Ausgangsart zwischen  $3x-4x$ ). Der Endzustand kommt aber über dieses Maximum des *Tapiroides*molaren kaum hinaus. In ähnlicher Weise flaut auch ein zweites orthogenetisch beeinflusstes Merkmal ab, die Sperrleistenbildung an der prätriten Seite. Bei *M. tapiroides* treten noch gelegentlich pfeilerähnliche Cristen auf; ihre Stärke nimmt in dem Masse ab, als die Reihe dem Ende zustrebt. Allerdings begegnen wir einem gelegentlichen Anschwellen des Merkmales, nie aber zum ursprünglichen Zustand. Von grossem Interesse ist die Verfolgung der Umwandlung des prätriten Nebenhügels. Er wird im Verlaufe der Entwicklung der Hauptreihe bis zur blossen Nebencrista (bei *M. americanus*) reduziert, schwillt aber bei *M. Borsoni* zu bedeutender Stärke wieder an. Unwillkürlich drängt sich die Frage auf, ob darin nicht ein Widerspruch zum orthogenetischen Geschehen und zur Tatsache der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung gelegen ist. Davon kann bei näherem Zusehen keine Rede sein. Wir haben es hier mit einem Merkmal zu tun, das nicht durch Anpassungsmomente weiter festgelegt wurde. Das plastische Zellmaterial wurde nicht in bestimmter Richtung erschöpft. Es handelt sich hier um ein vom Standpunkte der Phylogenie zwar progressives Merkmal, das aber den Charakter eines Variationsmerkmals beibehält und offenbar selektiv in seiner Ausbildungstärke auf die beiden Arten (*M. americanus* und *M. Borsoni*) verteilt wurde.

Diesen Spezialisationsmerkmalen steht nun eine Reihe von reinen Variationsmerkmalen gegenüber, die wie bei den Bunodonten in breitem Strom variieren: Ausbildung des Basalbandes, Breite der Kronenbasis, Vertiefung der Medianlinie u. a. m. Es sind durchwegs unwesentliche Charaktere, die nicht nur innerhalb einer Art und Gruppe, sondern innerhalb der ganzen Entwicklungsreihe in verschiedenster Intensität auftreten.

Die genaue Erkenntnis ihrer Variationsbreite ist für die Fassung des Artbegriffes von grösster Bedeutung. Besonders instruktiv sind in dieser Hinsicht die Molaren von *M. americanus f. typica* aus Missouri. Trotz ihres geschlossenen Fundgebietes, variieren sie in all diesen Merkmalen in einer Breite, die bedeutender ist als die, welche für die ganze Spezies, soweit sie uns aus ungarischen und amerikanischen Molaren vor Augen lag, ermittelt werden konnte. Es ergibt sich nun die Frage, worin das Variieren dieser Merkmalgruppe bedingt ist. Geographische Gründe können nicht massgebend sein; die Variationen treten ja an Zähnen auf, die einem sehr engen Verbreitungskreis (Missouri) entstammen. Gänzlich ausser Frage kommen stratigraphische Momente. Dagegen sehen wir, dass es durchwegs Charaktere sind, die bei allen Mastodontenarten einem starken Wechsel unterliegen und bei keiner Reihe durch die Anpassung eine starre Prägung erfahren haben. Es ist

auch ganz selbstverständlich, dass gerade solche Merkmale abändern, da bei mangelnder Beeinflussung des plastischen Zellmaterials in bestimmter Richtung eben der Spielraum für die Variation sehr weit ist.

Werfen wir nun noch einen Blick auf *M. Pentelici*. Im Gegensatz zu der grossen Veränderlichkeit fast aller Charaktere des Schädels und der Zähne bei den Buno- und Zygodonten ist diese Art geradezu überraschend konstant. Diese Gleichförmigkeit betrifft alle Organe, sowohl den Bau der Cranial- und Mandibelpartien, wie auch den der Incisoren und Molaren. Das geht soweit, dass auch die Ahnenform des *M. Pentelici*, das indische *M. Pandionis*, soweit wir es heute beurteilen können, die gleiche Prägung besessen hat. Am meisten spricht dafür die Ausbildung des  $m_{\overline{7}}$  als ersten Milchmolaren des Unterkiefers und der Einzelbau dieses Zahnes, der mit dem der jüngeren Art vollkommen übereinstimmt.

Andererseits hatten wir im Verlaufe unserer Studien oft Gelegenheit gehabt festzustellen, dass die Bauverhältnisse des Choerodontenschädels sowohl von den Bunodonten, wie auch von den Zygodonten ganz ausserordentlich abweichen, viel weiter abweichen, als es zwischen den beiden letztgenannten Gruppen der Fall ist. Ich erinnere nur an den ausserordentlich gedrückten und langgestreckten Schädel, die Auf- und Auswärtskrümmung der im Querschnitt querovalen  $I^2$ , das Fehlen eines Schmelzbandes an diesen, den Ausfall des  $m_{\overline{7}}$  und die Umwandlung des  $m_{\overline{7}}$  zum ersten Milchzahn des Kalbes und schliesslich an den ganz anderen atypisch trilophodonten Bau der Molaren und die Wechselstellung ihrer Joche, die aber wieder in ganz anderer Weise erreicht wurde, als bei *M. arvernensis*.

Fassen wir nunmehr die beiden Merkmalgruppen schlagwortartig zusammen. Dabei wird es sich aus leicht begreiflichen Gründen praktisch erweisen, die Spezialisationsmerkmale für die einzelnen phylogenetischen Reihen, die Variationsmerkmale dagegen für die einzelnen Arten namhaft zu machen.

### I. Spezialisationsmerkmale.

#### 1. Reihe *M. angustidens* → *M. arvernensis*:

- a) Verkürzung des Schädels und Erhöhung des Schädeldomes.
- b) Verkürzung der Mandibel (konvergente, gewölbte Äste).
- c) Schmelzbandverlust der  $I^2$ .
- d) Streckung der  $I^2$  zur Geraden, dann zur Lyraform.
- e) Schwund der  $I_{\overline{2}}$ .
- f) Reduktion der Molarenzahl.
- g) Fortschreitende Jochvermehrung (Tri- und Tetralophodontie).
- h) Schwund der Prämolaren.
- i) Reduktion des Sperrhöckers an der Rückwand der hinteren Joche.

#### 2. Reihe *M. angustidens* → *M. grandincisivus*

- a) Verkürzung des Schädels, Erhöhung des Domes.
- b) Exzessives Auswachsen der Mandibelsymphyse.
- c) Schmelzbandverlust der  $I^2$ .
- d) Streckung der  $I^2$  zur Lyraform.
- e) Exzessive Entfaltung der  $I_{\overline{2}}$ .
- f) Reduktion der Molarenzahl.
- g) Jochvermehrung zur Tetralophodontie.
- h) Prämolarenschwund.
- i) Reduktion des Sperrhöckers an der Rückwand der hinteren Joche.

## 3. Reihe der amerikanischen Dibelodonten:

- a) Verkürzung des Schädels. Erhöhung des Domes.
- b) Verkürzung der Mandibel (konvergente, gewölbte Äste).
- c) Verbleiben des Schmelzbandes an  $I^2$ .
- d) Spiraldrehung der  $I^2$ .
- e) Schwund der  $I_{\frac{1}{2}}$ .
- f) Reduktion der Molarenzahl.
- g) Atypische Jochvermehrung (Trilophodontie mit tetralophodontem Einschlag).
- h) Prämolarenschwund.

## 4. Reihe der Zygodonten:

- a) Verkürzung des Schädels, mässige Höhe des Domes.
- b) Verkürzung der Mandibel (parallele, flache Äste).
- c) Schmelzbandverlust der  $I^2$ .
- d) Geringe Abänderung der  $I^2$ .
- e) Schwund der  $I_{\frac{1}{2}}$ .
- f) Geringe Reduktion der Molarenzahl.
- g) Konstanz der Trilophodontie.
- h) Prämolarenschwund.

## 5. Choerodonten:

- a) Langbleiben des Schädels, niedriger flacher Dom.
- b) Langbleiben der Mandibel und ihrer Symphyse.
- c) Schmelzbandverlust an  $I^2$ .
- d) Aufwärts und Auswärtskrümmung der  $I^2$ , breitovaler Querschnitt.
- e) Schwund der  $I_{\frac{1}{2}}$ .
- f) Reduktion der Molarenzahl.
- g) Konstanz der Trilophodontie (atypisch).
- h) Prämolarenschwund.

## II. Variationsmerkmale.

1. *M. angustidens*:<sup>1</sup>

- a) Form der  $I^2$  (Abwärtskrümmung bzw. Streckung).
- b) Form der  $I_{\frac{1}{2}}$  (flach bis fast drehrund).
- c) Basalbandstärke der Molaren.
- d) Stärke der Sperrhöckerbildung.

2. *M. grandincisivus*:

- a) Form der  $I_{\frac{1}{2}}$  (aneinanderliegend oder vorne abstehend).
- b) Basalbandstärke der Molaren.
- c) Stärke der Zementauflage.
- d) Stärke der posttriten Sperrpfeiler.

<sup>1</sup> Diese Merkmale gelten für jede der beiden Abarten. Die Schwankungen für beide zusammen betreffen:

Extrem der <i>f. typica</i> :	Extrem der <i>f. subtapiroidea</i> :
1. Rundmugelige Halbjoche . . . . .	Gequetscht kegelförmige Halbjoche.
2. Kräftige, gerundete Sperrhöcker . . . . .	Schwache Sperrhöcker.
3. Kreisförmige Usuren . . . . .	Elliptische Usuren.
4. Enggeschlossene Täler . . . . .	Weite Täler.

3. *M. longirostris* :

- a) Form der  $I^2$ .
- b) Basalbandstärke.
- c) Stärke der Zementauflage (häufig Null).
- d) Stärke der Sperrhöckerbildung (prä- und posttrit).
- e) Stärke der Schmelzrillung.

4. *M. arvernensis* :

- a) Form der  $I^2$ .
- b) Basalbandstärke.
- c) Breite der Krone der Molaren.
- d) Schmelzrillung.

5. *M. tapiroides* :

- a) Basalbandstärke.
- b) Stärke der Sperrleiste an der prätriten Seite.
- c) Intensität der Medianlinie.
- d) Intensität der posttriten „Zygodontenleiste“.

6. *M. americanus* :

- a—d) Wie bei *M. tapiroides*.
- e) Kronenbreite der Molaren.
- f) Intensität der Schmelzrillung.

7. *M. Borsoni* :

- a—f) Wie bei *M. americanus*.

8. *M. Pentelici* :

Nennenswerte Abweichungen sind nicht erfindlich. Abänderungen zeigt eigentlich bloss die Schmelzrillung.

Wir wollen nunmehr untersuchen, auf welche Ursachen diese Merkmale bzw. ihre Veränderungen zurückgehen. Wenn wir zunächst die Spezialisationsmerkmale in den Kreis unserer eingehenderen Betrachtungen ziehen, kommen zwei Möglichkeiten zur Erwägung. Die Ursachen für ihre Wandlung können von aussen an die Materie herantreten (reizbedingte Anpassung) oder sie liegen in der Materie selbst (Orthogenese). Die Untersuchung wird sich praktisch auf die Beantwortung der Frage einschränken: „Sind wir bemüssigt und berechtigt in den einzelnen angezogenen Fällen von einer Anpassung zu sprechen oder nicht?“ Dabei möchte ich im vorhinein betonen, dass es mir hier nicht darum zu tun ist, zu untersuchen, ob eine Wechselbeziehung zwischen Form und Leben besteht. Daran wird, glaube ich, heute kaum jemand zweifeln. Worum es sich handelt, das ist lediglich die Frage, ob die Anpassung das primäre Moment ist, oder ob nicht die Formen entstehen und dann erst gewissermassen ein „Hineinwandern“ in den Lebensraum erfolgt, bzw. die Unmöglichkeit dessen zum Erlöschen führt.

Merkmal „a“ ist in seiner progressiven Form (Schädelverkürzung und Erhöhung des Domes) gebunden an die Ausbildung eines elefantenartigen Rüssels. Es tritt in der 1. und 3. Gruppe der Bunodonten in paralleler Entfaltung in die Erscheinung und macht innerhalb dieser zunächst den Eindruck einer Spezialisierung infolge äusserer Einflüsse der Lebensweise, in diesem Falle der Ernährung. Doch schon bei den Zygodonten fällt diese Voraussetzung durchaus hinweg. Es ist kein Grund vorhanden und ersichtlich dafür, dass bei einer Molarenausbildung, wie sie die Zygodonten aufweisen,

ein Elefantenrüssel zur Entfaltung gelangt und der Schädel verkürzt wird. Wir kennen verschiedene Tiergruppen, (Dirotherien, Tapire, Pyrotherien), bei welchen die gleiche Molarenfunktion durchaus ohne jede Schädelverkürzung zu vorteilhaften Endzuständen geführt hat und können sicherlich nicht behaupten, dass *M. americanus* besser an seine Nahrung angepasst gewesen wäre als *M. tapiroides*, das langen und flachen Schädel trug. Vollends auf den Kopf gestellt wird die für die Bunodonten plausibel scheinende Erklärung durch die Verhältnisse bei den Choerodonten. Hier sehen wir, dass die Entwicklung der Molaren, die in der Anordnung ihrer Höcker und demgemäss in ihrer Funktion am ehesten dem *M. arvernensis* vergleichbar ist und auch tatsächlich immer wieder verglichen wird — was bei oberflächlicher Betrachtung sogar zu irrigen systematischen Folgerungen geführt hatte — mit einem auffälligen Beharren bei der flachen langgestreckten Schädelform verbunden bleibt.

Merkmal „b“ progressiv als Mandibelverkürzung in die Erscheinung tretend, reiht sich dem vorbesprochenen im allgemeinen an, doch wird die Diskrepanz zum Anpassungs-momente schon innerhalb der Gruppe der Bunodonten merkbar und dies in einer Art, die geradezu schlagend beweist. *M. grandincisivus*, in allem ein echter Bunodont mit den entsprechenden Ernährungs-verhältnissen schliesst sich nämlich nicht nur dem progressiven Verhalten nicht an, sondern spezialisiert geradezu das rein konservative Gegenteil, ohne dass eine äussere Ursache denkbar wäre. Dabei möchte ich gerade hier davor warnen, den endgiltigen als Anpassung im Sinne eines Faktums durchaus mit Recht deutbaren Zustand mit dem hier in Betracht kommenden Moment der Genesis dieses Merkmales zu verwechseln. Die Zygodonten wieder verkürzen, obwohl gegen die Notwendigkeit dieser Tatsache vom Standpunkte der Anpassung dasselbe spricht, wie bei Merkmal „a“. Die Verkürzung tritt aber — und das sei hervorgehoben — morphogenetisch etwas anders ein, als bei den Bunodonten. Die Symphyse wird im Wurzelteil eingezogen, die Rami horizontales werden zu flachen, gegeneinander parallelen und mit parallelen Dorsal- und Ventralgrenzen versehenen Elementen, nicht bauchig und nach vorne zusammenlaufend wie bei den Bunodonten; mithin eine konvergente nicht parallele Entwicklung! Bei den Choerodonten bleibt das Merkmal entsprechend „a“ konservativ, ohne aber mit dem übereinzustimmen, was wir bei *M. angustidens* oder *M. tapiroides* sehen. Die Stosszähne fallen aus, die Mandibel verliert ihre „Anpassungsfunktion“, ja man könnte sie geradezu als „inadaptiv“ bezeichnen.

Für den Schwund des Schmelzbandes („c“) sehen wir überhaupt keinen Grund vorhanden und trotzdem tritt er bei allen Formen ein — mit Ausnahme der amerikanischen Bunodonten (*Dibelodon*). Dass die Erscheinung mit der Abscheuerung beim Gebrauch der oberen Incisoren in Zusammenhang steht, wäre höchstens für den vordersten Teil dieser begreiflich. Im hinteren Incisorabschnitt aber, wo das Schmelzband völlig geschützt ist, kommt diese mechanische Wirkung und Rückwirkung auf die Vererbung gar nicht in Betracht. Das beweisen auch die schmelzbandtragenden  $I^2$  der amerikanischen Dibelodonten, die trotz ihrer Spiraldrehung im vorderen Teil sicherlich gut als Werkzeuge zu gebrauchen waren.

In der Stosszahnausbildung („d“) sehen wir die buntesten Abänderungen Platz greifen. Bloss die Zygodonten bleiben diesbezüglich verhältnismässig konservativ. Bei ihnen ist die Krümmung der Stosszähne von Anfang an bei h o c h v a l e m Querschnitt nach aufwärts und auswärts gerichtet und dieser Zustand hält — mässige Variationen bei *M. Borsoni* und einzelnen Individuen von *M. americanus* ausgenommen — die ganze Reihe hindurch an. Die Gruppe *M. angustidens* → *M. arvernensis* führt in gerader Linie zu lyraförmig gegeneinander geschwungenen Stosszähnen, die als Werkzeuge gut verwendet werden konnten und auch tatsächlich wurden. Man könnte hier an eine Anpassung als erste Ursache denken und es wurde diese Meinung auch vielfach vertreten. Und doch erweist eine von den früheren Autoren allerdings nicht gekannte Tatsache die Unzulänglichkeit dieser Deutung. Dieselbe Ausbildung der  $I^2$  begegnet uns nämlich bei *M. grandincisivus*, bei dem doch infolge



seiner konservativen Mandibelbildung (einschliesslich der  $I_2$ ) gar kein Grund vorlag, sie zur Entwicklung zu bringen. Dieser Form hätte sicherlich das Beharren auf dem *Angustidens*-stadium auch hinsichtlich der  $I^2$  viel besser gedient. Trotz alledem kommt es schliesslich auch hier zu einem adaptiven Zustand, wie wir seinerzeit (vgl. meine Ausführungen auf Seite 33/34) gesehen haben. Das beweist nur, dass die Natur sich eben hilft, nicht aber, dass der äussere Reiz allein dem Organismus die Wege weist. Eine ganz andere Spezialisationsrichtung nehmen die amerikanischen Bunodonten trotz der gleichen Anpassungsgrundlagen; und *M. Pentelici* entwickelt, wenn man so sagen darf, das unpraktischste Werkzeug, das man sich denken kann. Seine  $I^2$  sind aufwärts und auswärts geschwungen und dabei breit oval, mithin wenig widerstandsfähig. Trotzdem benützte das Tier, wie die Befunde erwiesen haben, diese Stosszähne und gelangte schliesslich auch auf diesem unpraktischen Wege zu — einer „Anpassung“.

Das Merkmal „e“ (progressiv als Schwinden der  $I_{\frac{1}{2}}$  ausgedrückt) hängt mit der Entwicklung des Schädels („a“), des Unterkiefers („b“) und des Rüssels zusammen. Es sollte überall dort progressiv erwartet werden, wo eine Mandibelverkürzung eintritt. In der Tat sehen wir auch bei den europäischen und amerikanischen Bunodonten (mit Ausnahme von *M. grandincisivus*) und bei den Zygodonten dies zutreffen. Dass das Merkmal keinen adaptiven Hintergrund hat, belegt schon die Tatsache, dass es bei *M. grandincisivus* nach der entgegengesetzten Seite ausschlägt, noch mehr aber sein positives Verhalten bei den Zygodonten. Bei ihnen muss es als ebenso unvorteilhaft betrachtet werden, wie die Mandibelverkürzung. Es hält sich aber nicht einmal an die Tatsache der Mandibelverkürzung und dieser Umstand beweist besonders auffällig seine in inneren Ursachen begründete Entfaltung. Bei *M. Pentelici* schwinden nämlich die  $I_{\frac{1}{2}}$ , ohne dass die Mandibel verkürzt wird. Es ist also dieser Incisorenschwund geradezu ein Moment, das jeder Anpassung widerspricht und einen für das Tier unvorteilhaften Zustand schafft.

Die Reduktion der Molarenzahl, die progressive Form des Merkmales „f“ stellt sich innerhalb der Bunodonten mit verkürztem Unterkiefer als adaptives Moment dar. Sie tritt aber auch bei *M. grandincisivus*, das seine Mandibel verlängert erhält, auf, u. zw. in einem Masse, welches das Höchste erreicht, was bei Mastodonten überhaupt eintreten kann. Es bleibt schliesslich bloss der  $M_{\frac{3}{3}}$  allein im Kiefer wie bei *M. arvernensis*. Bei den Zygodonten bleibt das Merkmal zwar in Übereinstimmung mit den Anpassungsmomenten einigermaßen konservativ, doch entgegen der Tatsache der Mandibelverkürzung. Weiter schreitet es bei den Choerodonten fort; hier aber wieder in Diskrepanz mit dem Anhalten einer bedeutend verlängerten Symphyse. Wir sehen, wie vielleicht in keinem zweiten Falle, dass es sich zweifellos um einen orthogenetischen Grundzug in der Entwicklung der Mastodonten handelt, der sich eben ganz unabhängig von der übrigen Entwicklung bald mehr, bald weniger durchsetzt. Es ist aber auch dieses Mehr oder Weniger nicht einfach durch Adaptationsmomente zu erklären, wie der Fall des *M. grandincisivus* besonders sinnfällig zeigt.

Ganz Ähnliches gilt vom Merkmal „g“, der Jochvermehrung. Sie scheint zunächst am ehesten in Anpassungsmomenten ihre Ursache zu haben. Bei den europäischen Bunodonten war sie zweifellos sehr vorteilhaft und führte ja auch über den stegodonten Typus des *M. longirostris* unmittelbar zu den Pentalophodonten und zu den Elefantenanahnen. Nichtsdestoweniger sehen wir aber — wenigstens andeutungsweise — die Jochvermehrung bei den Formen eintreten, wo sie keinen Sinn hat (Zygodonten) und auch später aufhört und sehen sie anderseits gänzlich fehlen, wo alle in der Anpassung gegebenen Vorbedingungen erfüllt sind. Bei den Dibelodonten tritt bloss eine mässige Vermehrung (an  $m_{\frac{2}{2}}$  und  $M_{\frac{3}{3}}$ , sonst nicht) ein, bei den Choerodonten dagegen bleibt sie vollständig aus. Der Reibflächentypus der Molaren wird trotzdem ähnlich wie bei *M. arvernensis* erreicht.

Auffällig für das Vorwalten orthogenetischer Ursachen spricht „h“, die Reduktion der Prämolaren. Sie schwinden bei allen Mastodontenreihen, ob sie nun Reibflächenzähne oder quetschende Jochzähne entwickeln, ob sie den Schädel und die Mandibel verkürzen oder nicht. Das Merkmal ist schon bei den Mastodontenahnen zu dieser Entfaltung angeregt und geht unentwegt den einmal beschrittenen Weg zuende.

Von ganz besonderem Interesse ist „i“, die Reduktion des hinteren Sperrpfeilers an den weiter rückwärts liegenden Jochen. Sie ist geradezu die „conditio sine qua non“ für die Ausbildung der *Arvernensis*-Reibfläche und auch für die Weiterbildung des *Longirostris*- zum *Stegodon*-zahn und würde, wenn sie mit der Entfaltung dieser beiden Zahntypen zeitlich zusammenfielen ein Beleg für die Annahme sein, dass die Anpassung die primäre Ursache ist. Sie tritt aber zu einer Zeit in die Erscheinung, wo von einer Anpassung in dieser Richtung keine Rede sein kann: im Stadium des *M. angustidens f. subtapiroidea* und zeigt dadurch am besten, dass die Orthogenese das primäre Moment ist.

Nicht uninteressant, wenngleich weniger wichtig, ist die Betrachtung der Variationsmerkmale.

Sie sind als spontane Variationen zweifellos in inneren Momenten der Zellmasse bedingt. Soweit es sich um reine Horizontalvariationen handelt, die nicht nur innerhalb der betreffenden Art, sondern auch innerhalb der einzelnen Reihen nicht zu Spezialisationsmerkmalen in Beziehung stehen, kommen sie für unsere Frage nicht in Betracht. Anders steht es, wenn sich eine solche Beziehung erweisen lässt. Das ist zunächst möglich bei den beiden Abarten von *M. angustidens*. Die gequetscht kegelförmigen Halbjoche, die schwachen Sperrhöcker und die elliptischen Usuren treten bei der Art *M. angustidens* in mässigem Grade als Variationsmerkmale in Erscheinung, werden dann aber bei den Übergangstypen geradezu Kennzeichen der Molarenweiterbildung. Ebenso an der Schneide zwischen Variations- und Spezialisationsmerkmal steht die schon früher besprochene Reduktion des hinteren Sperrpfeilers. Sie ist beim ursprünglichen *M. angustidens* Variationsmerkmal, bei der vorgeschrittenen *f. subtapiroidea* dagegen Spezialisationsmerkmal, das sogar für die Weiterbildung der ganzen Bunodonten — sowohl zu *M. arvernensis*, wie auch zu den *Elefanten* von entscheidender Bedeutung wird.

Dieses tatsächlich verfolgbare Umschlagen von reinen Horizontalvariationen in Spezialisierungen wirft meiner Ansicht nach ein bedeutendes Licht auf den Vorgang der beginnenden Artbildung. Es kann sich in diesen Fällen nicht um Gründe für die Umbildung handeln, die im Reiz äusserer Faktoren gelegen sind. Der Anstoss muss vielmehr in der plastischen Materie selbst gegeben sein.

Ich glaube unter Hinweis auf die im Vorangehenden angestellten Betrachtungen über das Verhalten der beiden Merkmalgruppen bei Mastodonten vieler Worte für den zusammenfassenden Abschluss überhoben zu sein. Wir haben auf allen Linien ein glattes „Ja“ zugunsten der Auffassung erhalten, dass die Anpassung als Anstoss für die Variation und in ihrem Gefolge für die Artbildung — wenigstens soweit es die Mastodonten betrifft — nicht in Betracht kommt, dass die Ursachen vielmehr orthogenetisch-atelische im Sinne A. HANDLIRSCHS (Hypertelie und Anpassung. Verh. zool. bot. Ges. LXV. S. (119)–(135) Wien, 1915.) sind.

Damit soll natürlich nichts gegen die Anpassung im Sinne eines Zustandes gesagt sein. Ich glaube es kann heute niemand mehr ernstlich daran denken, die Tatsächlichkeit des Vorhandenseins von Wechselwirkungen zwischen Form und Lebensweise leugnen zu wollen. Ich will auch nicht behaupten, dass die hier gemachten Erfahrungen ausnahmslose und allgemeine Giltigkeit haben. Darüber könnte erst gesprochen werden, bis eine grosse Zahl von Tiergruppen nach der „Methode der intensiven Spezialforschung“, wie ich sie im vorliegenden ersten Versuche umgrenzt habe, bearbeitet worden ist. Jedenfalls sind

die Ergebnisse durchaus ermutigend und beweisen auf wie unsicherem Boden sich jede Forschung bewegt, die nicht im „kleinsten Punkt die grösste Kraft“ sammelt.

Wir gewinnen aber aus unseren Merkmalen und zwar den Spezialisationsmerkmalen noch eine Reihe von sehr wesentlichen Gesichtspunkten über Parallelismus, Konvergenz und Divergenz der Organ- bzw. Artausbildung und sehen auch hier tiefer in den ursächlichen Zusammenhang hinein.

Verfolgen wir einmal die Umbildung der mit den Buchstaben *a—i* bezeichneten Spezialisationsmerkmale (vgl. S. 259 ff) innerhalb der einzelnen Mastodontenreihen nach dem Gesichtspunkt progressiver und konservativer Entfaltung im Rahmen einer Tabelle:

Merkmal	<i>M. angustidens</i> → <i>M. arvernensis</i>	<i>M. angustidens</i> → <i>M. grandincisivus</i>	Amerikanische Bunodonten	Zygodonten	Choerodonten
<i>a</i>	progressiv	progressiv	progressiv	progressiv	konservativ
<i>b</i>	"	konservativ	"	progressiv (atypisch)	teilweise konservativ
<i>c</i>	"	progressiv	konservativ	progressiv	progressiv
<i>d</i>	"	"	progressiv	konservativ	"
<i>e</i>	"	konservativ	"	progressiv	"
<i>f</i>	"	progressiv	"	konservativ	"
<i>g</i>	"	"	teilweise konservativ	"	konservativ
<i>h</i>	"	"	progressiv	progressiv	progressiv
<i>i</i>	"	"	—	—	—

Die Tabelle lehrt, dass in der Reihe *M. angustidens* → *M. arvernensis* die Entwicklung der Merkmale *a—i* durchaus progressiv ist und einen bestimmten Ablauf nimmt. In der Reihe *M. angustidens* → *M. grandincisivus* nehmen alle ausser „*b*“ und „*e*“ (Bildung der Mandibelsymphyse und der  $I_{\frac{1}{2}}$ ) den gleichen Weg, verhalten sich also parallel; *b* und *e* beginnen hier mit einer Entwicklungshemmung und entfalten sich im weiteren Verfolge exzessiv und divergent. Die amerikanischen Bunodonten (*Dibelodon*) zeigen einen ähnlichen Fortgang ihrer Entfaltung. Nur trifft die Hemmung und divergente Weiterbildung andere Organe. Bei dieser Gruppe sind alle Spezialisationscharaktere mit Ausnahme von „*c*“ (Schmelzband) und „*g*“ (Jochvermehrung) parallel orientiert. Die beiden abweichenden Merkmale beginnen wieder mit einer Entwicklungshemmung. Die Weiterbildung erfolgt auf dem Wege divergenter Entwicklung im Falle „*c*“, konvergenter im Falle „*g*“. Es ist hervorzuheben, dass die beiden bunodonten Reihen im grossen und ganzen Über-

einstimmung mit der Reihe *M. angustidens* → *M. arvernensis* zeigen und dass die Abweichungen vornehmlich auf Entwicklungshemmungen zurückgehen. Dies drückt sich in dem Vorhandensein einer einzigen Konvergenz (Jochzahlvermehrung bei Dibelodonten) aus und auch hier unterscheidet sich der Weg zur Erreichung des im wesentlichen gleichen Endzieles wie bei den anderen Bunodonten nur unwesentlich. Ich erinnere in diesem Zusammenhange daran, dass uns unsere phylogenetischen Studien zur Annahme gedrängt haben, dass die Dibelodonten von der *f. typica* des *M. angustidens* ihren Ausgang genommen haben, während die beiden anderen bunodonten Reihen an die *f. subtapiroidea* anschliessen. Es ist sicherlich kein Zufall, dass bei ihnen ein so auffälliges Vorwalten paralleler Merkmalsteigerungen gegenüber den lediglich auf Hemmungen gegründeten Divergenzen in die Erscheinung tritt und Konvergenzen fast fehlen.

Ganz anders stellt sich das Entwicklungsbild bei den Zygodonten dar. Fast kein einziges Merkmal entwickelt sich parallel. Die Schädel- und Mandibelverkürzung (*a* und *b*) geht zwar ähnlich, aber doch in anderer Weise vor sich, die  $I^2$  verlieren zwar das Schmelzband (*c*), aber sie erlangen ihre Endform auf ganz anderem Wege. Bloss der Schwund der  $I_2$  (*e*) geht parallel vorstatten, trotzdem aber mit feinen Unterschieden gegenüber den Verhältnissen in der Reihe *M. angustidens* → *M. arvernensis*. Die Merkmale *f* und *g* bleiben konservativ, zeigen sich aber allerdings orthogenetisch von der Entwicklungsrichtung der Mastodonten beeinflusst. Der Prämolarenchwund (*h*) greift zwar auch hier durch, nimmt aber einen etwas abweichenden, rapiden Verlauf. Zeigten die bunodonten Reihen untereinander vorwiegend Parallelismen, so steht der Vergleich der Zygodontenentwicklung mit der unserer europäischen Bunodonten, mit welchen sie ja den Ahnen sicherlich gemein hatten, unter dem Zeichen der Konvergenzen.

Noch schärfer weichen die Choerodonten ab. Schädel und Mandibel bleiben konservativ, der Schmelzbandverlust (*c*) geht konvergent vor sich, die Stosszahnumbildung zeigt gleichfalls nur Konvergenzen zu beiden anderen Gruppen; ja man könnte hier fast schon von einer Divergenz sprechen. Konvergent ist auch die Art des Verlustes der  $I_2$ , die ihresgleichen unter den übrigen Mastodonten nicht hat; *f* und *g* bleiben konservativ, ohne mit dem übereinzustimmen, was wir bei einer der anderen beiden Gruppen kennen gelernt haben. Bloss die Prämolarenreduktion scheint den Verhältnissen bei den Zygodonten ähnlich vor sich gegangen zu sein, doch ist dies noch fraglich. Parallelismen zu den Bunodonten und Zygodonten fehlen gänzlich. Konvergente Entwicklungen mit starker Wegabweichung sind die maximalen Annäherungen, die Tendenz nach divergenter Entfaltung tritt deutlich in den Vordergrund. Wir erinnern uns an das, was uns die phylogenetische Analyse seinerzeit über die Verwandtschaftsverhältnisse der Choerodonten mit den beiden anderen Gruppen erschlossen hat. Die Kluft, die sie von letzteren trennt, ist tiefer, die Gabelung früher erfolgt, als bei den Buno- und Zygodonten.

Fassen wir zusammen. Wir sehen, dass in der Gruppe der Mastodonten bei allgemeinem Festhalten an der Gesamtrichtung der Entwicklung der einzelnen Merkmale die Abweichungen umso grösser sind, je weiter die Gruppen voneinander phylogenetisch entfernt sind. Die drei Reihen, die wie wir wissen einer gemeinsamen, heute noch unbekanntem Grundwurzel entsprungen sind, zeigen neben den mit Entwicklungshemmungen beginnenden Divergenzen ein Überwiegen von konvergenten Merkmalsteigerungen, je grösser der Unterschied im Grade ihrer Verwandtschaft ist und ein Überwiegen von Parallelismen, je geringer dieser ist. Reihen, deren stammesgeschichtliche Gabelung weit zurückliegt, spezialisierten sich vorwiegend konvergent, solche dagegen, deren Gabelung jüngeren Datums war, parallel.

Worin ist diese Tatsache begründet? Ich glaube, die dargelegten Erfahrungen drängen geradezu zu einer sehr naheliegenden Lösung. Die embryologische Entwicklung lehrt uns, dass das plastische Zellmaterial umso gleichartiger zur Entfaltung gelangt, je näher, je verwandter es ist. Die Embryonal-

zellen der rechten und linken Körperhälfte (z. B. bei Wirbeltieren), welche der späteren Ausbildung der Vorderextremitäten entsprechen, bringen zwei Organe zur Ausbildung, die einander spiegelbildlich gleichen und geradezu den Typus dessen darstellen, was wir als parallele Entwicklung bezeichnen. Es ist das Verdienst B. HATSCHKES auf dieses grundlegende Moment in der Embryogenese hingewiesen und dafür einen sehr treffenden Namen geprägt zu haben. HATSCHKE bezeichnet diese Qualität der plastischen Materie als Homoplasie.

Demgegenüber entwickeln die embryonalen Zellmassen, welche der späteren Hinterextremität entsprechen, gemäss ihrem Verwandtschaftsgrade in dem gesamten Zellengefüge des Individuums zwar ein ähnliches Organ, dessen Bauverhältnisse z. B. bei Wirbeltieren weitgehende Übereinstimmungen aufweisen, das aber trotzdem bereits einigermaßen abweicht und den Urtypus dessen darstellt, was wir im phylogenetischen Geschehen als Konvergenz bezeichnen. Die Abweichung, — oder wenn wir im Sinne HATSCHKES einen Ausdruck schaffen — die Heteroplasie macht sich umso mehr geltend, je ferner die Zellen von einander liegen, je loser der Grad ihrer Verwandtschaft ist.

Es ist kein Grund vorhanden, für die Entwicklung der Arten, die ja auf die Plastizität der gleichen Materie zurückgeht, andere Maxime anzunehmen, wie für die Entwicklung der Individuen. Je näher zwei Reihen einander stehen, je näher ihre Glieder dem gemeinsamen Ursprung sind, desto gleichartiger wird sich die Zellmasse umformen, desto mehr homoplastisch wird die Entwicklung sein, je ferner sie stehen desto mehr heteroplastisch.

Parallelismus und Konvergenz geben sich mithin als verschiedene, von der verwandtschaftlichen Nähe oder Ferne abhängige Kombinationen der Einheiten des plastischen Zellmaterials zu erkennen.

Es ist leicht einzusehen, welche grosse Bedeutung unter diesem Gesichtspunkt den beiden Entwicklungswegen der Organe, bzw. der Homo- und Heteroplasie für die Beurteilung der Stammesgeschichte einer Gruppe zukommt. Gelingt es den Ablauf des artbildenden Geschehens auch in zahlreichen anderen Gruppen von Wirbeltieren und Wirbellosen in gleicher Weise, wie es bei den Mastodonten hier zum erstenmal versucht wurde, zu ergründen, dann wird sich daraus ein geradezu als Gesetz geltender Massstab für die Beurteilung der Stammesverhältnisse der Tierwelt ergeben, der sieghaft hineinleuchtet in das Räderwerk der Schöpfungsgeschichte der blossen Materie.

Es ist ein Blick in ein weites Land, der sich uns hier auftut, zu dem allerdings ein dornenvoller, an Augenblickserfolgen armer Weg und nur dieser führen kann: die Orientierung aller, die das Banner reiner Forschung hochhalten, unter dem Gesichtspunkt der Methode der intensiven Spezialforschung.

## II. Artbildung.

Für die Beurteilung dieser Frage bieten uns die Tatsachen, die wir aus der intensiven Bearbeitung unseres reichen Materiales gezogen haben, die denkbar besten Grundlagen. Die volle Übereinstimmung, die uns diesbezüglich alle Zwischenformen gebracht haben, gestattet uns, die Ergebnisse mit erfreulicher Klarheit zu ziehen.

Vor allem ist festzuhalten, dass die Artbildung bei Mastodonten nie sprunghaft, sondern stets allmählich vor sich geht. Damit ist aber nicht gesagt, dass sich die mutanten Merkmale in gleichsinniger Steigerung weiterbilden. Ich habe oft und oft im Verlaufe meiner Untersuchungen darauf hingewiesen, dass wir bei allen Übergangsformen auf die Tatsache einer kaleidoskopartigen

Mannigfaltigkeit der Kombinationen dieser Merkmale stossen und dass keineswegs in tiefen Horizonten etwa die ursprünglichen, in hohen die vorgeschrittenen überwiegen. So mussten wir verhältnismässig vorgeschrittene Individuen von *M. angustidens longirostris* in den tiefen Lagen von Neudorf bei Oppeln und Veltheim feststellen, dagegen wiesen die Vertreter der gleichen Form aus dem Unterpontikum von Obertiefenbach in Steiermark und vom Laaerberge in Wien, mithin aus dem Niveau der Endart, ausserordentlich ursprüngliche Züge auf. Aber auch hier kann von einer Regel keine Rede sein; das Exemplar von Obertiefenbach war im Molarenbau, das Laaerberger in der Incisorenbildung primitiv. Zudem trafen wir auch ursprüngliche Typen in tiefen Lagen (Steinheim, Flinz, Poysdorf) an. Das gleiche Bild bietet *M. longirostris arvernensis*. Stücke aus dem ungarischen Levantin erkannten wir als altertümlich, während die unterpontischen Reste von den Wiener Fundpunkten (Laaerberg, Belvedere) vorgeschritten waren und der schöne Rest aus dem Oberpontikum von Angern geradezu den Endzustand in den Hauptzügen erreicht hatte. Allerdings wies er — und gerade das spricht klar für die kaleidoskopartige Durcheinanderwürfelung der Merkmale — ganz primitive Molaren auf. *M. tapiroides americanus* bestätigt die Erfahrungen an den anderen Zwischenformen. Das Individuum von Usztató ist trotz seines unterpontischen Alters sehr vorgeschritten. Die gleichalten Reste von Pikermi und Kertch dagegen tragen vornehmlich konservativen Charakter. Das Gleiche gilt von den jungen (levantinen) Vertretern der Form vom Laaerberge und von Ferladani. All das beweist, dass von einer gleichsinnigen Steigerung keine Rede sein kann. Der Übergang vollzog sich nicht in der Weise, wie man es bisher anzunehmen pflegte, auf dem Wege einer schrittweisen, Horizont um Horizont sich steigernden Vervollkommnung aller Merkmale. Mit dem Eintritt der mutanten Variation scheinen vielmehr alle Bande der Gesetzmässigkeit gelockert, ein wildes, regelloses Durcheinandervariieren greift Platz und findet erst mit der Endprägung der Art seinen Abschluss.

Die Entwicklung nimmt aber auch nicht ihren Ausgang von einer Herde, einem mehr weniger engen Verbreitungsgebiet. *M. angustidens longirostris* begegnen wir noch im Miozän in der Schweiz, in Württemberg, Bayern, Niederösterreich und Ungarn, im Pontikum in der Gegend von Wien und Graz und überall auf verschiedener Entwicklungshöhe. *M. longirostris arvernensis* taucht ebenfalls zu ganz verschiedenen Zeiten und in abweichender Höhe seiner Entfaltung in Spanien, Südfrankreich, bei Wien, in Ungarn und Rumänien auf. *M. tapiroides americanus* verteilt sich unter denselben Begleiterscheinungen auf das weite Areale von Griechenland (Pikermi), Südrussland, Rumänien, Ungarn und Niederösterreich.

Der Anstoss zur mutanten Variation erfolgt also örtlich und zeitlich (letzteres innerhalb gewisser Grenzen) verschieden. Die an Mastodonten beobachteten Tatsachen zwingen uns förmlich die Meinung auf, dass der Ablauf einer gewissen Generationenzahl, die natürlich nicht konstant ist, benötigt wird, um das noch ausserordentlich mannigfaltige Bildungsmöglichkeiten in sich bergende Plasma nach einem generationenlangen Weg in ziemlich gleicher Richtung in den Variationszustand zu bringen. Sie lehren uns aber auch, dass für diesen Effekt das Moment der Anpassung nicht massgebend sein kann. Sonst hätten sich die in erster Linie ja klimatographischen Ursachen, die einzig und allein als Anstoss angenommen werden könnten, entweder gleichzeitig im ganzen Verbreitungsgebiet der Ausgangsart geltend machen müssen, oder aber es wäre völlig unerklärlich, dass der Variationsbeginn in räumlich nächst gelegenen, also klimatologisch sicher gleichartigen Gebieten zu ganz verschiedenen Zeiten eingesetzt hat. Man denke diesbezüglich bloss an die grosse Ähnlichkeit in der Ausbildung der Molaren von *M. longirostris arvernensis* in den unterpontischen Schichten von Wien und in den levantinen der Umgebung von Budapest oder an *M. tapiroides americanus* von Usztató (Unt. Pontikum) und aus dem Laaerbergsschotter (Levantin). Es müssen demnach andere als lamarkistische Prinzipien hier am Werke sein und es gewinnt die von A. HAND-

LIRSCHE vertretene Richtung der atelischen Variation durch unsere Beobachtungen abermals eine gewisse Stütze. Allerdings wäre es grundfalsch, wollte man die Artbildung der Mastodonten wieder nur aus diesem Gesichtswinkel heraus begreifen. Vor allem möchte ich nicht die Meinung aufkommen lassen, als dächte ich an eine völlig richtungslose Variation. Ich fasse das Moment der Atelie lediglich als Fehlen eines Zieles auf. Richtung dagegen weist der ganze Variationsstrom in hohem Masse auf. Auf Schritt und Tritt begegnen uns bei der Artbildung der Mastodonten orthogenetische Erscheinungen, ja sie beherrschen geradezu nicht nur alle Vertreter der Zwischenformen, sondern eine ganze Entfaltungsreihe wie die Bunodonten oft bis in kleinste Einzelheiten. Ich erinnere nur an die gleichartige Ausbildung der  $I^2$  bei allen pliozänen Bunodonten sogar bis auf die beiden dorsalen Längsfurchen, auf die völlig egale Art der Jochvermehrung u. v. a. im vorangehenden Abschnitt erörterte Momente. Der ganze breite, von immer neuen, später emporgesprudelten Quellen gespeiste Strom scheint gegen den Höhepunkt der Variation hin förmlich zu zerfließen. Plötzlich aber sehen wir eine Konzentration, ein Zustreben auf ein gemeinsames Ziel. Das ist meines Erachtens der Zeitpunkt, wo das darwinistische Moment der geschlechtlichen Zuchtwahl in Verbindung mit einem starken Anpassungseinfluss die Endumprägung bedingt. Aus dem Vielerlei der Übergangsindividuen geht wieder ein konstanter Zustand hervor: die neue Art.

Ich unterlasse es unter dem Gesichtspunkte der Artbildung nochmals die Erscheinungen zu besprechen, die wir im vorhergehenden Abschnitt eingehend erörtert haben. Dass der Mechanismus der Umbildung der Materie (Variation, Orthogenese, Homo- und Heteroplasie und deren Folgen: parallele und konvergente Entwicklung) hier samt den allerdings als spätere Faktoren in den Gang der Artbildung eingreifenden Erscheinungen der Anpassung und Selektion zu besonders sinnfälliger Wirkung gelangt, versteht sich ja von selbst.

Man könnte versucht sein, die Artbildung bei Mastodonten, wie ich sie hier nach meinen Beobachtungen und Erfahrungen geschildert habe, als polyphyletisch zu bezeichnen, da es ja ganz verschiedene, auch zeitlich getrennte Herden waren, aus denen die Übergänge hervorgingen. Ich halte einen solchen Vorgang für irreführend. Das Keimplasma ist innerhalb der Generationen während der Zirkulation eines Artkreises solange einheitlich, als es eben den Weg zur gemeinsamen Richtung noch vollauf zurückfinden kann und seine Variationen durch Einflüsse des Mediums nicht soweit abgelenkt worden sind, dass eine Verminderung der Variationsfähigkeit und ein dadurch bedingtes Unvermögen zur Umkehr (Dollo'sches Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung) hervorgerufen wurde. Dass es räumlich und zeitlich getrennte Herden sind, welche als Träger dieses Keimplasmas den Anstoss geben, tut nichts zur Sache. Es ist trotzdem die eine Art, aus der der Strom kommt, und die andere Art, in die er mündet: die Artbildung ist also durchaus monophyletisch.

Dass diese meine Feststellungen mit der von O. ABEL<sup>1</sup> seinerzeit vertretenen Auffassung von der polyphyletischen Entstehung der Sirenengattung *Metaxytherium* nicht das Mindeste zu tun haben, ist aus dem eben Gesagten klar ersichtlich; unsere Ansichten stehen einander trotz der scheinbaren Berührungspunkte im Grunde diametral gegenüber. Ich betone diesen Mangel an Beziehungen ausdrücklich, um eine missverständliche Deutung dieser Art, wie sie O. ABEL gelegentlich eines Vortrages meinerseits in der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien geäußert hat, von vorneherein hintanzuhalten.

<sup>1</sup> O. ABEL: Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. Abh. geol. R.-A. XIX. Bd. S. 222. Wien 1902—1904.

Fassen wir die Hauptpunkte, die sich bezüglich der Artbildung bei Mastodonten ergeben haben — und mit ihnen dürfte der Grossteil der Wirbeltiere übereinstimmen — zusammen:

1. Die Artbildung erfolgt nicht sprunghaft, sondern allmählich.
2. Die Zwischenstadien zeigen nicht das Bild einer gleichsinnigen Steigerung der Merkmalkombinationen, sondern kaleidoskopartige Mannigfaltigkeit und Regellosigkeit, die gegen die Mitte der Mutation am grössten ist.
3. Die Artbildung ist monophyletisch, doch erfolgt der Anstoss zu ihr innerhalb des Artkreises zeitlich und örtlich verschieden (polychron und polytop) und nimmt demgemäss seinen Ausgang von verschiedenen Herden einer Spezies.
4. Die ersten Ursachen für die mutante Variation liegen nicht ausserhalb der plastischen Materie (reizbedingte Anpassung), sondern im Organismus selbst, sind also vorwiegend orthogenetisch-atelisch.

### III. Riesenwuchs, Aussterben der Arten.

Man hat sich in den abgelaufenen letzten Jahrzehnten vielfach mit der Frage nach dem Aussterben der Arten und dem Auftreten von Riesenformen beschäftigt. Es ist naheliegend, dass wir uns im Rahmen der vorliegenden eingehenden Spezialbearbeitung, die ja die meisten Stammeslinien so sicher hatte ziehen können, die Frage vorlegen, wie weit die Mastodonten den bisher meist auf dem Wege mehrweniger genialer Gesamtüberblicke über grosse Gebiete des Tierreiches spekulativ gewonnenen Resultaten entsprechen.

Was zunächst die Frage des Riesenwuchses betrifft, kamen die meisten Autoren zu der Auffassung, die von CH. DEPERÉT<sup>1</sup> zusammengefasst und in der extremen Form eines „Gesetzes von der Grössenzunahme innerhalb der Stammbäume“ wiedergegeben wurde.

Entsprechen nun die Verhältnisse bei Mastodonten tatsächlich dieser Auffassung der Grössenzunahme als Gesetz? Mit anderen Worten: Sind die Riesenformen Spitzenentwicklungen am Stamme unserer Proboszidiergruppe? DEPERÉT (l. c. S. 186) hat gerade unsere Gruppe als Stütze seiner Ansicht herangezogen. Er glaubte eine konstante Grössenzunahme, insbesondere in der Reihe der europäischen Bunodonten verfolgen zu können. Nun lässt sich tatsächlich zunächst innerhalb dieser eine Steigerung der Dimensionen verfolgen. *M. pygmaeus*, der allerdings bloss auf einen *M.* gegründete vermeintliche Ahne, war klein, die Vertreter von *M. angustidens* halten sich in mittleren Massen, im Burdigalien waren sie sogar kleine Tiere. Über diese Art hinaus aber lässt uns die Reihe im Stich. *M. longirostris* war im ganzen ein grosses Tier, das durchschnittlich seinen Descendenten *M. arvernensis* übertraf, ja es erreichte sogar in einzelnen Individuen (Reste von Gubács) wahre Riesen dimensionen. Das Reihenende, *M. arvernensis*, ist aber durchaus nicht ein Vertreter der Riesen unter den Mastodonten. Solchen begegnen wir vielmehr innerhalb des Artkreises *M. longirostris*, dem lebenskräftigsten Zweig der ganzen Gruppe, der über seinen Nächstverwandten, das vielleicht mit ihm idente *M. perimensis* die Wurzel für die Stegodonten und Elefanten darstellt.

Besser stimmt zu DEPERÉT's Anschauungen der Seitenzweig der zu *M. grandincisivus* führt. Die Art schliesst in rascher Enftaltung an *M. angustidens* an und erlischt als Riesenform sensu stricto und zugleich als Reihenende.

Die übrigen Mastodontenreihen sagen zu der Frage nicht viel. Die Zygodonten entwickeln Riesenformen nicht. Innerhalb der Reihe *M. tapiroides* → *M. americanus* ist zwar eine Grössen-

<sup>1</sup> CH. DEPERÉT: Die Umbildung der Tierwelt. S. 180 ff. Deutsch von R. N. WEGNER, Stuttgart 1909.



zunahme verfolgbar. Die Endart ist aber durchaus nicht einheitlich. Dasselbe gilt von den Dibeiodonten. Die Choerodonten dagegen waren geradezu kleine Formen, die nie über die Masse eines mittleren *M. angustidens* hinauskamen. Der Unterkiefer eines sehr alten Exemplares aus Maragha (L.-V. 27, Taf. XXXIII.) zeigt dies ebenso klar, wie die in derselben Arbeit publizierten zahlreichen Schädel- und sonstigen Skelettreste. Obwohl wir also hier, ähnlich wie *M. grandincisivus*, eine rapide, unter Persistenz konservativer Merkmale erfolgende Entwicklung zu einer Endform vor uns haben, lässt sich keine Parallele hinsichtlich der Grössenzunahme finden.

Bedenken wir all diese Momente, so lässt sich sagen, dass — wenigstens soweit es die Mastodonten betrifft — von einem gesetzmässigen Zusammenhang zwischen Riesenwuchs und Entwicklung von Endformen einer Reihe keine Rede sein kann. Wir sehen zwar, dass im allgemeinen eine Grössenzunahme im Verlaufe der Entwicklung statthat, dass aber dieser Vorgang keineswegs Regel ist, ja dass er sogar durch das plötzliche Auftreten von Riesen mitten in der kräftigsten Entwicklung in seiner Gesetzmässigkeit stark erschüttert wird.

An die Frage des Riesenwuchses schliesst sich unmittelbar die nach dem Aussterben der Arten. Sie wurde von einer grossen Zahl von Autoren behandelt, ja man kann sagen, es gibt keinen weiterblickenden Paläontologen, der ihr sein Augenmerk nicht zugewendet hätte. In letzterer Zeit waren es insbesondere NEUMAYR, ROSA, ABEL, OSBORN, DEPERÉT und R. HOERNES, die sich mit ihr beschäftigt haben. Eine sehr gute Übersicht und Zusammenfassung, die vor allem auch die so nötige Vorsicht als Leitmotiv erkennen lässt, hat STROMER in den Schlussbetrachtungen zu seinem „Lehrbuch der Palaeozoologie“ (II. Teil, S. 304 ff. Leipzig und Berlin, Verlag TRUBNER) gegeben.

Bevor wir einen Überblick über die möglichen Gründe für das Aussterben geben, wird es gut sein festzustellen, zu welcher Zeit die einzelnen Mastodontenarten ausgestorben sind.

1. Die Reihe der europäischen Bunodonten erlischt mit *M. arvernensis* im Levantin (Mittelpliozän).

2. Der Seitenzweig zu *M. grandincisivus* endet im oberen Pontikum (Unterpliozän). Dagegen hält die Linie, die über *M. longirostris-perimensis* zu den Elefanten führte, noch heute an.

3. In Amerika haben sich die Bunodonten viel länger gehalten. Sie verschwinden zwar in Nordamerika im Pliozän, wandern aber in Südamerika ein und sterben hier erst im Pleistozän aus.

4. Die Zygodonten verschwinden aus Europa am Ende des Mittelpliozäns und zwar *M. americanus* grossenteils durch Abwanderung, *M. Borsoni* durch Artentod. *M. americanus* hält in Nordamerika den grössten Teil des Pleistozäns hindurch an, um schliesslich gleichfalls zu erlöschen.

5. Die Choerodonten sterben im Unterpliozän mit *M. Pentelici* aus.

Man hat nun folgende Annahmen für den Artentod gemacht:

1. Äussere Ursachen (Massenvernichtung): *a*) durch klimatische Katastrophen und Klimaschwankungen überhaupt, *b*) durch Tierseuchen, *c*) durch Auftreten von Nahrungskonkurrenten, *d*) durch übermässige Dezimierung durch Raubtiere oder den Menschen.

2. Innere Ursachen: In dieser Hinsicht wurden vor allem die zu weitgehende Spezialisierung und die dadurch bedingte progressive Verminderung der Variationsfähigkeit (D. ROSA) herangezogen. Letztere Ansicht wurde am entschiedensten von O. ABEL<sup>1</sup> vertreten.

Von den äusseren Ursachen fallen die Punkte *b—d* für unseren Fall ohneweiters weg. Die geographische Verbreitung aller Gruppen schliesst Tierseuchen als Gründe aus. Nahrungskonkurrenten sind in keiner Formation erweislich, wenigstens nicht solche, die den Mastodonten irgendwie hätten

<sup>1</sup> O. ABEL: Über das Aussterben der Arten. Comptes Rendu IX. Congrès geol. internat. de Vienne 1903. S. 739/748. Wien 1904.

gefährlich werden können, Raubtiere und der Mensch kommen als Feinde für diese Formen bis zur Zeit des Pleistozäns nicht in Betracht. Mithin bleiben nur zwei Möglichkeiten; und gerade sie wurden in letzter Zeit von W. SOERGEL<sup>1</sup> und zwar beide für ähnliche Gruppen wie es unsere Mastodonten sind als vernichtende Faktoren verantwortlich gemacht. Er hat in einer grösseren Zahl von Gruppen nachzuweisen versucht, dass zwischen diesen beiden Ursachen (Spezialisierung begleitet von Verminderung der Variabilität und Klimaschwankungen) ein gewisser Zusammenhang besteht.

Wir wollen nun an den Mastodonten gerade deshalb, weil wir über ihre Stammesgeschichte u. zw. vornehmlich in den Endabschnitten heute ganz zuverlässig orientiert sind, diese beiden Momente näher nachprüfen. SOERGEL hat bloss die Eiszeit und die von ihr in ihrer Entwicklung nach seiner Meinung betroffenen Formen in Rücksicht gezogen und nachzuweisen versucht, dass mit dem Beginn der Eiszeit bei *Elephas*, *Cervus*, *Alces*, *Hyaena*, *Ursus* und *Felis* Gabelungen eintreten, von welchen die mehr spezialisierten Zweige stets aussterben, während die primitiveren noch heute fortleben. Die Tatsache, dass wir es bei den Mastodonten mit Reihen zu tun haben, die unter dem Einfluss verschiedenster klimatischer Verhältnisse zu den verschiedensten Zeiten standen, dürfte uns hier sehr sicher zu führen imstande sein. Daneben wollen wir auch zugleich die Möglichkeit erörtern, ob die betreffende Form einer klimatischen Katastrophe, also der einzigen für uns in Betracht kommenden äusseren Ursache erlegen sein kann.

1. Die Bunodontenreihe, deren Endglied *M. arvernensis* ist, erlischt mit dem Ausgang des Levantins oder Mittelplozäns. Mit ihr zugleich verschwinden auch die letzten Zygodonten aus Europa, u. zw. nicht bloss durch Abwanderung, sondern sicherlich auch durch Aussterben der zurückgebliebenen Herden. Dieses Verschwinden von zwei Mastodontenreihen drängt zur Annahme einer für diese Formen katastrophalen Klimaänderung. Zweifellos waren an der Wende zwischen Mittel- und Oberplozän solche Klimaänderungen im Spiel. Das erhärtet nicht nur die Tatsache der Abwanderung des *M. americanus* und die der Zuwanderung der ältesten Elefanten, sondern auch geologische Tatsachen, wie z. B. die sicherlich in diese Zeit zurückreichende Entstehung zahlreicher in den mittelplozänen Terrassenschottern auffindbarer Windschliffe. Die grosse Eiszeitphase scheint sich im oberen Plozän mit einer stark betonten Steppenbildung angekündigt zu haben. Die Vernichtung der beiden Artengruppen kann allerdings nicht bloss auf die äusseren Ursachen dieser Klimaänderung zurückzuführen sein, sonst müssten auch andere Formen vernichtet worden sein. Das war nicht der Fall; ja wir sehen, dass sogar ähnliche Tiere (*E. planifrons*) einwandern und hier ihre Fortentwicklung beginnen. Es scheint demnach, dass das Unvermögen mit einer vorteilhaften Organisationsänderung auf die klimatische Wandlung zu reagieren, vernichtend gewirkt hat. Und in der Tat sind es durchwegs hochspezialisierte Endglieder, die vom Artentod betroffen werden. Der Fall spricht klar für ein Zusammenwirken der äusseren Ursache einer Klimaänderung und der inneren einer Erschöpfung der Spezialisationsmöglichkeiten.

Allerdings entspricht unsere Feststellung nicht dem, was SOERGEL meint. Wir sehen nichts von einer Bifurkation der Reihe und dem Überleben des ursprünglicheren Zweiges. Ja man könnte fast sagen, im Gegenteil. Schon lange vor dieser Klimaverschlechterung, im untersten Plozän, war eine solche Spaltung erfolgt. Es ist die Ausbildung der *f. sublatidens* des *M. longirostris* in Europa, jener stegodonten Abart, die sich in Indien wiederholt und über die *Stegolophodonten* und *Stegodonten* zu den Elefanten geführt hat. Diese Abspaltung tritt aber mit keiner klimatischen Phase in Zusammenhang ein, sie führt zu keinem Überleben wenigstens in unserem Gebiete.

<sup>1</sup> W. SOERGEL: Das Aussterben diluvialer Säugetiere und die Jagd des diluvialen Menschen. Jena. 1912.

2. Von grossem Interesse ist der Seitenzweig zu *M. grandincisivus*. Hier sehen wir eine ähnliche Gabelung, wie sie SOERGEL anführt. Die Art schiesst explosiv aus *M. angustidens* heraus, entwickelt sich exzessiv und erlischt rasch im Unterpliozän. Der Hauptstamm dagegen beharrt und bleibt zukunfts kräftig. Wir sehen also eine Gabelung und das Erlöschen eines exzessiv spezialisierten Zweiges, der gewissermassen seinen Vorrat an Entwicklungsmöglichkeiten rasch in einer Richtung verausgabt hat. Aber es ist nicht der geringste Grund zur Annahme vorhanden, dass diese Dichotomie mit einer klimatischen Änderung verknüpft ist. Wie ich hatte nachweisen können, beginnt die Spezialisierung zu *M. grandincisivus* schon bei den helvetischen Vertretern der *f. subtapiroidea* des *M. angustidens*, bleibt im Stadium dieser Vorbereitung bis zum Anfang des Unterpontikums, und kommt gerade zu einer Zeit zum Durchbruch (Unteres Oberpontikum), wo gar keine klimatische Grundlage vorhanden ist.

3. Die amerikanischen Dibelodonten sind mir zu wenig gut bekannt, als dass ich sie in den Rahmen dieser Erörterungen ziehen möchte.

4. Das Verschwinden der Zygodonten habe ich zum Teil schon unter 1. mitterücksichtigt. Von einer dichotomen Verzweigung des Stammes ist nichts zu erkennen; in Nordamerika bleibt die Endart (*M. americanus*), obwohl hochspezialisiert, durch die klimatischen Verhältnisse unbeeinflusst und scheint aus inneren Ursachen der Verminderung der Variationsfähigkeit ausgestorben zu sein.

5. Die Choerodonten verschwinden im Unterpliozän. Ein Einfluss klimatischer Natur ist wohl kaum erweislich. Auch eine Verausgabung der Spezialisierungsmöglichkeiten kommt zufolge der zahlreichen ursprünglichen Merkmale nicht in Betracht. Allerdings ist die Entwicklung der Merkmale vielfach einseitig, in starrer Linie erfolgt. Insoferne kann sie als exzessiv spezialisiert gelten und scheint gleichfalls für die Richtigkeit der Annahme des Artentodes durch hochgradige Verminderung der Variationsfähigkeit zu sprechen.

Fassen wir zusammen. Die Mastodonten geben uns sehr interessante Blickpunkte für die Beurteilung des Problems des Artentodes. Es zeigt sich, dass sowohl klimatische äussere Einflüsse, wie auch klimatisch beeinflusste innere Momente (explosive Entwicklung und damit verbundene exzessive Spezialisierung in einer bestimmten, oft über konservativer Basis aufgebauten Richtung) beim Aussterben am Werke sind. Klar ersehen wir, dass es nicht angeht, die Lösung der Frage zu schematisieren. Selbst die sehr bestechenden Ergebnisse, zu denen SOERGEL auf Grund seiner Zusammenstellungen eiszeitlicher Säugergruppen gekommen zu sein glaubt, gelten gemäss der auf genauester phylogenetischer Basis aufgebauten Nachprüfung an Hand unserer Mastodonten für diese nicht. Alle Schematisierungen sind eben immer künstliche Deutungen. Das tatsächliche Geschehen in der Natur ist auch hier wie in der Frage der Artbildung nicht an strenge Gesetzmässigkeiten gebunden. Es wirken fast alle ermittelten Ursachen in verschiedenster Kombination an dem Phänomen des Artentodes mit.

Das Ergebnis, zu dem wir in dieser Frage gelangt sind, ist zum Grossteil ein negatives; aber keineswegs ein unfruchtbares. Gerade in dieser Negierung liegt ein bedeutsamer Fortschritt, der in der Überzeugung gipfelt, dass nur auf objektiver gründlichster Spezialkenntnis in all den Fragen Bindendes erreicht werden kann: eine neuerliche Mahnung zum Bekenntnis zur Methode der intensiven Spezialforschung.

#### IV. Fragen der Lebensweise.

Mein Schlussüberblick wäre unvollständig, würde ich nicht auch die seit etwa zwei Jahrzehnten in den Vordergrund gerückte und teilweise geradezu forzierte Fragestellung nach der Lebensweise paläotyper Formen an Hand meiner Forschungen beleuchten. Dabei habe ich natürlich nicht die Absicht, das zu wiederholen, was ich bei den einzelnen Gruppen schon eingehend erörtert habe. Es handelt sich mir jetzt lediglich um die Prinzipienfrage: was ist zu ermitteln? Inwieweit ist eine solche Ermittlung vorurteilsfreie Forschung und wo beginnt das Reich der Spekulation?

Wir haben im Verlaufe unserer Untersuchungen gesehen, dass es sich bei der Erforschung der Lebensweise der Mastodonten, wie jeder anderen Tiergruppe, um zwei Hauptgebiete handelt:

1. Erforschung der Lebensverrichtungen des Individuums (Physiologie).
2. Erforschung der Lebensgewohnheiten der Art (Ethologie).

Bei der Beantwortung beider Fragen müssen wir uns darüber klar sein, dass wir bei paläotypen Formen auf keine restlose Erschöpfung rechnen können. Wir haben es ja nur mit den Hartteilen zu tun; es müssen sich also Lücken ergeben. Trotzdem ist das Bemühen, in den Lebensablauf des Individuums, wie der Art hineinzuleuchten, bei entsprechender Arbeit von reichen Erfolgen begleitet.

Ich erinnere daran, dass es uns möglich war, über die Nahrungsaufnahme der Mastodonten viele unmittelbare Belege zu erhalten. Die Scheuerspuren an den  $I^2$  von *M. angustidens* boten Einblick in die Art der Nahrungseinfuhr, die Form der Zunge konnte aus der Synophysengestaltung, die Art des Kauprozesses aus den Schlifffspuren an einer grossen Zahl von Molaren und der Grösse und Entfaltung der Insertionsstellen für den Temporalis und Masseter ermittelt werden. Wir hatten die Verschiedenheit des Kauprozesses bei der *f. typica* und *f. subtapiroidea* aus den Usuren und dem Molarenbau erweisen können. Ebenso liessen sich bei *M. longirostris* interessante Einblicke in die Wirkungsweise der  $I_2$  und der Molaren gewinnen. Die Verfolgung der Entwicklung der Masseterinsertion in der ganzen Reihe *M. angustidens* → *M. arvernensis* hatte uns ein klares Bild der Verschiebung im Mahlgeschäft der Kiefer gegeben, eine Erfahrung, die durch die ethologische Analyse des *Arvernensismolaren* mit seiner ganz eigenartigen Reibfläche vertieft wurde.

Eine andere Art der Bunodonten aber zeigte uns, dass es selbst auf der Stufe nächster Verwandtschaft nicht nötig ist, dass sich aus den im wesentlichen gleichen physiologischen Grundlagen gleiche oder selbst ähnliche Organgestaltungen entwickeln. *M. grandincisivus* entfernt sich vom Molarentypus der vorgenannten Reihe so wenig, dass man wohl von gleichen physiologischen Prämissen sprechen kann. Und doch tritt in der Ausbildung des Nahrungsaufnahmeapparates und somit auch dieser Funktion ein Zustand ein, der nicht etwa als eine blosser Abweichung, sondern geradezu als das Gegenteil der allgemeinen Entwicklungsrichtung der Bunodonten bezeichnet werden muss. Die Art übertrieb das „Inadaptive“ — sit venia verbo — im Mandibelbau der Reihe und vereinigte es mit einem der Regel gemässen Molarenbau. Der Zustand war aber deshalb keineswegs ein unmöglicher, wie uns die Analyse des Stosszahnapparates von *M. grandincisivus* gezeigt hat.

Dies lässt erkennen, dass der Begriff der Anpassung keineswegs so einfach ist, als er in der Regel hingestellt wird. Aus der Erörterung selbst der unmittelbarsten Wechselwirkungen zwischen Form und Leben, die in den physiologischen Tatsachen gegeben sind, lässt sich bei eingehendem Spezialstudium erkennen, dass alles Schablonisieren zu Fehlschlüssen führen muss.

In dieser Meinung werden wir bestärkt, wenn wir die beiden anderen Mastodontengruppen betrachten. Die *Zygodonten* gewähren uns einen sehr vollständigen Einblick in die Physiologie ihres Nahrungapparates. Ihre stark geschrägten, tapirzahnähnlichen Schlifffspuren, im Verein mit

dem auffallenden Überwiegen des Schläfenmuskels gegenüber dem Kaumuskel lassen erkennen, dass wir es mit Tieren zu tun haben, die quetschende (ginglymische) Kaubewegungen zum Zweck der Nahrungszerkleinerung durchgeführt haben. Für solche Tiere wäre der Zustand, wie ihn das primitive *M. tapiroides* aufwies, am vorteilhaftesten. Es wäre naheliegend anzunehmen, dass dieser Schädelbau beibehalten wird, wenn die Art der Nahrung die gleiche bleibt, und dass andererseits die Molaren eine grundlegende Änderung erfahren müssten, wenn sich der Aufnahmeapparat ändert. Die Tatsachen aber bezeugen das Gegenteil. Der Schädel macht im Wesen dieselbe Umwandlung durch, wie in der bunodonten Reihe, obwohl diese Wandlung keinen Sinn und Hintergrund in der Ethologie des Tieres hat. Trotz der Schädeländerung bleiben aber die Molaren konstant.

Eine noch grössere Überraschung brachten uns die Choerodonten. Sie widersprechen geradezu allem, was wir bei einer Mastodontengruppe vom Standpunkte der reinen Ernährungsphysiologie erwarten können. Kauflächenbildung, Anreicherung der Sperrhöcker und Alternation der Halbjoche zeigen deutlich, dass die Formen eine lebhaftere Reibetätigkeit entfalteteten, dass sie also durchwegs in den Molarentypus der Bunodonten fallen, wenngleich sie diesen auf ganz anderem Wege erreicht hatten. Sie entwickelten aber keine Schädelverkürzung, der ganze Schädel bleibt lang, niedrig, *angustidens*artig. Und dennoch kann er mit keiner sonst üblichen Ausbildungsform verglichen werden. Es fehlen ihm ja trotz langer Symphyse  $I_{\bar{2}}$ , die  $I^2$  sind aufwärts geschwungen und ganz atypisch breitoval. All das tritt aber nicht etwa als ein missglückter Versuch in die Erscheinung: der ganze Apparat funktionierte, wie wir aus den Nutzungsspuren ersehen können, tadellos und durchaus zweckentsprechend.

Die angezogenen Beispiele zeigen, dass selbst im unmittelbarsten physiologischen Lebensablauf die Wechselwirkung zwischen Form und Leben keine derartige ist, dass man verallgemeinern könnte. Es lassen sich keine Normen aufstellen, die absolut verlässlich wären. Die Anpassung — wenn wir dieses im Anschluss an das Beispiel der Choerodonten durchaus unpassende Wort verwenden wollen — ist kein einfaches Widerspiel zwischen der plastischen Materie und der Umwelt.

Und doch besteht eine Wechselwirkung zwischen Form und Leben — welchen Begriff ich an die Stelle der Anpassung als Vorgang setzen möchte — zweifellos. Wir sehen, dass in allen Fällen Endzustände erreicht werden, die für das Tier nicht nur möglich, sondern geradezu vorteilhaft sind. Wir erkennen klar und deutlich, dass einmal eingeschlagene Entwicklungsrichtungen weitergehen und dass es zu einem Ausgleich zwischen ihren Resultaten und den Lebensnotwendigkeiten des Tieres und der Art kommt.

Wenn aber diese Tatsachen schon bei so nahe verwandten Formen, wie den einzelnen Mastodontengruppen erweislich sind, wie steht es dann erst mit einander fernen Gruppen? Ist es dann überhaupt möglich, Sicheres zu sagen? Sicherlich nicht auf dem Wege genereller Analogieschlüsse. Das Naschen an der Oberfläche wird uns hier zwar oft auf das Richtige führen, uns aber keine untrüglichen Beweise in die Hand zu geben vermögen. Wir bauen in diesem Falle auf Sand. Wir treiben eine Form von mehr-weniger empirisch gestützter Spekulation. Allein die eingehendste Spezialarbeit kann hier Dauerwerte schaffen.

Man wird die auffällige Übereinstimmung mit den Ergebnissen, zu welchen wir auf Grund der Betrachtungen über die Variation und Artbildung gelangt sind, nicht verkennen. Alles weist in die eine Richtung, dass das Hauptgewicht in der Umwandlung der Organe und Formen nicht ausserhalb des Organismus gelegen ist, dass die Präpotenz des lamarkistischen Prinzipes, die man dem Ablauf des organischen Geschehens gerade in den letzten Jahrzehnten zuzubilligen geneigt war, in Wirklichkeit nicht besteht. Wir sehen ferner, dass dieses Prinzip aber

nicht etwa ausgeschaltet, ja nicht einmal in den Hintergrund gerückt erscheint. Doch tritt es, wie die vorliegenden Spezialforschungen zeigen und auch alle anderen vermutlich zeigen werden, erst zu einer Zeit in Wirksamkeit, wo die Grundrichtung der Entwicklung bereits feststeht.

Die Anpassung (als Zustand), das Resultat eines Kompromisses zwischen den inneren Kräften der organischen Materie und den äusseren Einflüssen des Milieus! Diese Ausdrucksform spiegelt das Verhältnis der beiden Kräftegruppen vielleicht am besten wieder.

## V. Chorologische Fragen.

Zum Schlusse wollen wir noch denjenigen Fragenkomplex überblicken, der von L. DOLLO unter dem obigen Namen zusammengefasst wurde und die Vertikal- und Horizontalverbreitung im weitesten Sinne einschliesslich paläogeographischer Momente umfasst. Es handelt sich mir hier wieder nicht etwa um eine wiederholende Zusammenfassung, sondern um die allgemeinen Schlüsse aus den Tatsachen.

Eines der auffälligsten Merkmale in der Entwicklung der Mastodonten ist die grosse zeitliche Diskrepanz im Anhalten der einzelnen Arten.

Sämtliche Stämme bleiben durch das Miozän hindurch ziemlich gleichartig, die Wandlungen, die sie durchmachen, sind geringfügig und gehen über den Umfang von Variationen innerhalb der festgefügtten Artgrenzen nicht hinaus. Dieser Zustand betrifft nicht nur die europäischen Arten, er ist auch für alle anderen Verbreitungsgebiete bezeichnend. In Indien, in Amerika, in Afrika sehen wir überall das Persistieren der Stammtypen während des Miozäns. Plötzlich mit der Wende zum Pliozän wird es anders. Auf allen Linien tritt regste Artbildung ein. In Europa gelangt neben dem Hauptstamm der Bunodonten der Seitenzweig zu *M. grandincisivus* zur Entfaltung. Die Zygodonten schreiten vorwärts, in Amerika entfaltet sich die Reihe der Dibelodonten und in Indien und Südeuropa die choerodonte Gruppe. Das einmal eingeschlagene rapide Entwicklungstempo hält bis ans Ende aller Reihen an. *M. longirostris* und *M. arvernensis* sind bloss durch je einen Teilabschnitt des Pliozäns vorhanden, auch *M. grandincisivus* ist kurzlebig. Gegenstücke bieten die Zygodonten, deren Endarten in Europa bloss auf das Levantin beschränkt sind. Ja selbst *M. Pentelici* verschwindet rasch mit dem Ausgang des Unterpliozäns. Wie die Verhältnisse bei den Dibelodonten liegen, lässt sich heute noch nicht sagen; doch ist auch hier auffällig, dass das Anhalten über das Tertiär hinaus, wie bei *M. americanus*, mit der Abwanderung nach Südamerika verknüpft ist, während die autochtonen Formen kurzlebig sind.

Man ist leicht geneigt, diese Persistenz aller Reihen während des Miozäns und ihren plötzlichen Variationsbeginn zu Ende dieser Epoche mit äusseren klimatischen Ursachen in Zusammenhang zu bringen. Es erscheint mir nichts gefährlicher als dies. Eine genauere Betrachtung zeigt, dass kein zwingender Grund zu einer solchen Annahme vorliegt. Vor allem ist es nicht ersichtlich, warum das Unterpontikum, dessen Wasserbedeckung im ganzen Verbreitungsgebiete der europäischen Mastodonten, wie wir aus den geologischen Dokumenten wissen, so ziemlich die gleiche war, wie während des Sarmatikums, klimatisch von diesem wesentlich abgewichen sein sollte. Es sind auch bei etlichen Formen (so *M. tapiroides* — *M. americanus*, *M. Pandionis* — *M. Pentelici*) gar keine Anhaltspunkte für eine besondere Einwirkung einer veränderten Umwelt erkennbar.

Wir sind ausserstande, über die Ursachen dieses Missverhältnisses in der zeitlichen Verbreitung der ursprünglichen und vorgeschrittenen Mastodontenarten Sichereres zu sagen. Vermuten lässt sich aus dem gleichzeitigen Beginn der progressiven Variation, dass der Vorgang eher mit inneren

Ursachen in Zusammenhang steht. Es wäre von grossem Interesse nach gründlicher Bearbeitung und Sicherstellung der Deszendenzverhältnisse auch anderer Gruppen unter den Säugern dieser Frage näherzutreten und zu beobachten, ob auch in anderen Gruppen dieses feste An-sich-halten des plastischen Zellmaterials bis zu einem gewissen Zeitpunkte und der gleichzeitige Beginn der progressiven Variation in fernen, voneinander unabhängigen Gegenden erweisbar sind.

Der zweite, nicht minder interessante chorologische Fragenkomplex betrifft die Horizontalverbreitung der Mastodonten und die damit in Zusammenhang stehenden paläogeographischen Tatsachen.

Es ist heute wohl kein Zweifel mehr, dass die Heimat der Proboszidier in Afrika zu suchen ist. Das Auftreten der frühesten Mastodonten in verschiedenen Erdteilen gestattet nun sehr wichtige Rückschlüsse hinsichtlich der Landbrückenfrage.

Vor allem muss im untersten Miozän (Cartennien — Burdigalien) eine Verbindung zwischen Nordafrika und Europa über das heutige Mittelmeer (etwa Sizilien oder die Enge von Gibraltar) bestanden haben. Denn in dieser Zeit erfolgte die Einwanderung des *M. angustidens* nach Europa. Die Öffnung von Landbrücken muss aber zu dieser Zeit allgemeiner gewesen sein. Die Verbreitung der Mastodonten zeigt nämlich klar und deutlich, dass auch Wanderungen vom Stammlande (Afrika) nach Indien im Frühmiozän, vielleicht sogar schon vor diesem Zeitabschnitt stattgefunden haben. Wir begegnen nämlich in der „Gai series“, die unserem Burdigalien zeitlich entspricht, dem *Hemimastodon crepusculi*, einer unserer *f. typica* des *M. angustidens* sehr nahen Type, und überdies sehen wir in Indien den Ahnen des *M. Pandionis* vorhanden. Da nun die Choerodonten, wie ich eingehend nachgewiesen habe, auf eine tiefere Stufe als *M. angustidens* zurückgehen, beweist das Vorkommen der *Pentelici*-Ahnen in Indien, dass eine ursprünglichere und ältere Form als *M. angustidens* dahin eingewandert sein muss. Es ist naheliegend anzunehmen, dass der Wanderweg die Enge des Suezkanals und Arabien durchzog.

Da wir *M. angustidens f. typica* aus Afrika nicht kennen, wenigstens in so früher Zeit nicht, andererseits aber gerade die *Angustidens*-Form in Indien völlig ident ist mit der obengenannten europäischen (*f. palaeindica* = *f. typica*), muss auch zwischen Europa und Indien ein Faunenaustausch stattgefunden haben. Die Tatsächlichkeit dessen erweist übrigens ein vergleichender Blick auf die Faunenlisten der Sewalikhills einer-, der „sables de l'Orleanais“ andererseits. Der Austausch dürfte auf dem kürzesten Wege über die ägäische Landbrücke vor sich gegangen sein. Wir sind aber auch imstande die Wanderung nach oben zeitlich zu begrenzen. Die *f. typica* hält nämlich, wie ich im stratigraphischen Teil auseinandergesetzt habe, bloss bis ins obere Helvetien an. Die Abwanderung muss also in vortortonischer Zeit erfolgt sein. Damit drängt sich der Faunenaustausch auf die Spanne zwischen Cartennien und Tortonien zusammen.

In diese Frage der oberen Zeitgrenze greift noch eine zweite Wanderung helfend ein. Gleichfalls in miozänen Bildungen (Loup Fork) tritt auch in Amerika, wie wir gesehen haben (L.-V. 27. S. 50/51) *M. angustidens* in beiden Abarten auf, ferner *M. tapiroides* (l. c. S. 161) in ursprünglichen Vertretern. Auch diese Abwanderung setzt eine Landverbindung voraus, für deren Lokalisierung wir aus den Mastodonten leider keine Anhaltspunkte gewinnen. Vermutlich dürfte sie dort aufgerichtet gewesen sein, wo noch heute die besten Grundlagen gegeben sind, über die Aläuten. Auch diese muss vortortonisch gewesen sein, da wir wieder die *f. typica* und ausser ihr nur ursprüngliche Vertreter anderer Formen antreffen.

Während der Zeit des Tortonien und Sarmatien ruhte die Wandertätigkeit. Es war die Zeit der Haupttransgression des Mediterranmeeres, die Landbrücken dürften zum Grossteil verschwunden gewesen sein.

Dagegen sehen wir schon im untersten Abschnitt des Pliozäns das alte Spiel von neuem beginnen. Wir können jetzt auch den Weg des Faunenaustausches sehr gut verfolgen. *M. longirostris* muss eine Wanderung nach Indien durchgeführt haben. Denn *M. perimensis* ist praktisch von *M. longirostris* nicht zu unterscheiden; eine autochtone Entstehung, die bei der unmittelbarsten Nähe der beiden Formen, nur von der *f. subtapiroidea*, dem *Longirostris*-Ahnen, hätte erfolgen können, ist aber unmöglich, da die *f. subtapiroidea* Indien nie erreicht hat. Zudem kennen wir *Longirostris*-Belege vom Wanderweg (Maragha in Persien). Dass der Weg über Kleinasien und die ägäische Landbrücke geführt hat, beweist noch eine andere Gruppe. In Maragha, Samos und Pikermi und ausserdem auch in Bessarabien hatte sich *M. Pentelici* meist in grosser Zahl gefunden. Die europäische Wanderung dieser in Indien heimischen Choerodonten erfolgte zweifellos auf demselben Wege, wie die indische des *M. longirostris*. Der Austausch muss bis in das obere Pontikum, ans Ende des Unterpliozäns, angedauert haben; denn wir fanden in Maragha *M. grandincisivus*, das Charaktertier dieser Zeit. Vielleicht aber blieb der Kontakt auch während des Mittelpliozäns offen. Die engen Beziehungen zwischen *M. sivalensis* und unserem levantinen *M. arvernensis* sprechen dafür. Allerdings könnte erstere Art auch selbstständig aus indischen *Longirostris*-formen (*M. perimensis*) entstanden sein.

In die Frage greift aber noch ein anderer Proboscidier beweisend ein: *E. planifrons*. Seine ost-westliche, über Bessarabien erfolgte Wanderung (vgl. L.-V. 25, 26) bezeugt, dass der Faunenaustausch tatsächlich auch im Mittelpliozän noch aufrecht war. Möglicherweise wurde der enge eurasiatische Kontakt überhaupt nicht mehr gelöst.

Anders steht es mit dem neuweltlichen Kontinent. Wir haben keinen einzigen Beleg dafür, dass zwischen der alten und neuen Welt im Unterpliozän ein Austausch der Mastodonten vor sich gegangen ist. Im Gegenteil. Die ganz eigenartige Entwicklung der nordamerikanischen Dibelodonten (offenbar Nachkommen von Herden der *f. typica* des *M. angustidens*) und das gänzliche Fehlen von Einschlügen der reichen Bunodontenentwicklung, die in Eurasien an die *f. subtapiroidea* gebunden erscheint, spricht auffallend gegen jeden späteren Austausch.

Dagegen erfolgte wenigstens in der Richtung nach dem Osten im Mittel- und Oberpliozän die Abwanderung des *M. americanus* über Russland, Sibirien und die Aläuten.

Es scheint diese Zeit überhaupt eine allgemeine Rückzugsphase des Meeres gewesen zu sein. Wir treffen sehr ursprüngliche archidiskodonte Elefanten in Algerien und auf den Mittelmeerinseln und sehen gegen Ende des Pliozäns eine weitere Brücke zwischen Süd- und Nordamerika aufgerichtet. Die letzten Dibelodontenglieder (*M. andium*, *M. Humboldti*) wandern zu dieser Zeit nach Südamerika ein.

Unwillkürlich taucht vor uns wieder die früher gänzlich dunkel gebliebene Tatsache auf, dass sich die vertikale Verbreitung der Mastodonten hinsichtlich des Persistierens der Arten so heterogen innerhalb jeder Gruppe und doch so gleichartig im allgemeinen ausnimmt. Die beiden Wendepunkte in der Geschichte aller Mastodonten zu Anfang des Miozäns und im Pliozän sind zugleich die Zeiten der Eröffnung weiterer Wandermöglichkeiten. Die zwischenliegende Zeit dagegen ist durch die räumliche Einschränkung gekennzeichnet. Vielleicht ist hier der Punkt, um dem Problem nahekommen zu können. Im Widerspiel von Klimaänderung und Wandertätigkeit könnte möglicherweise der Austoss für die inneren Variationskräfte gelegen sein. Eine breitere Basis von Erfahrungen wird auch darin klar sehen lassen.



## Wege der palaeontologischen Forschung. Forschung und Lehre.

Es sei mir als Abschluss meines in den beiden grossen Mastodontenarbeiten niedergelegten Erstlingsversuches der Bearbeitung einer kleinen Gruppe nach der Methode der intensiven Spezialforschung ein kurzer Rückblick und Ausblick gestattet, der über den Rahmen des Speziellen weit hinausgeht.

Die Palaeontologie hat ihren Ausgang von der Geologie genommen und war ursprünglich bloss ihre getreue Dienerin sonst nichts. Heute ist sie zu ganz anderer Bestimmung gelangt. In ihrer anfänglichen Stellung war sie deskriptiv-systematisch neben dem stratigraphischen Hauptton orientiert. Ihr Ziel war, gute Leitfossilien zu liefern. Um nun deren Stellung im System aus praktischen Gründen festzulegen, war natürlich neben der guten Beschreibung auch der Vergleich mit den Organismen der Jetztzeit nötig. Die Gefahren dieser Methode waren insoweit nicht gross, als die Palaeontologie diesen rein morphologischen Charakter beibehielt. Für die Geologie lag stets eine versteckte Gefahr vor, da es ja das Bestreben aller Stratigraphen war, die Leitfossilien „gut brauchbar“ zu machen d. h. ihre Grenzhorizonte genau anzugeben. Das gelang und gelingt bei Wirbellosen; bei Wirbeltieren musste es aber auf der Basis der oben erwähnten Arbeitsmethode zu einer Vernachlässigung der Phylogenie und der Verfolgung von Übergangsformen führen; welche bedeutende Fehlerquellen sich daraus für den Geologen ergeben, habe ich im stratigraphischen Teil hinlänglich charakterisiert.

Ins Gewaltige wuchsen die Gefahren sowohl für die Biologie wie auch für die Geologie, als sich die Palaeontologie des Deszendenzgedankens zu bemächtigen und an der Stammesgeschichte der Tierwelt mitzuarbeiten begann. Eine solche Arbeit musste ja selbstverständlich in dem Augenblick zu den bedenklichsten Irrtümern und Fehlern gelangen, wo es versucht wurde, auf Grund eines un tiefen Umfassens allzu heterogener Tiergruppen Stammbäume zu konstruieren. Anders aber wurde zur damaligen Zeit vonseiten der Palaeontologen eben nicht gearbeitet.

Diese Art Arbeit beherrschte nicht nur das Gebiet der Wirbeltiere, wo sie natürlich die reichsten Blüten trieb, sondern auch der Wirbellosen, wo sie noch bedenklicher war, da die erhaltenen Hartteile meist stammesgeschichtlich uncharakteristisch sind. Dass derartige Stammbaumbaukonstruktionen, die ja stellenweise noch heute üblich sind, selten über den Wert von mehr-weniger geistreichen Spekulationen hinausgelangen, ist selbstverständlich. Gerade die Behandlung der Mastodonten hat uns diesbezüglich gute Einblicke gewährt.

Es hat schon frühzeitig nicht an einer mahnenden Stimme gefehlt. Im Jahre 1874 hatte W. KOWALEVSKY, den L. DOLLO<sup>1</sup> mit Recht als Begründer der Palaeozoologie hervorhebt, in seiner „Monographie der Gattung Anthracotherium“<sup>2</sup> den Weg gewiesen, den die Palaeontologie hätte gehen sollen, um zu ihrem Ziele als Zweig wahrer Forschung zu gelangen. Das gründlichste Spezialstudium vereint mit einem weiten Blick in den Mechanismus der Umbildungsvorgänge zeichnen die Arbeit KOWALEVSKYS aus. Es ist bedauerlich, dass man nicht allseits den Weg weiter gefunden hat, dass man auf der einen Seite in starrem Festhalten an der konservativen morphologisch-systematischen Richtung verharrte und andererseits in das Gebiet abschwenkte, das für KOWALEVSKY Mittel zum Zweck, nicht Selbstzweck war.

<sup>1</sup> L. DOLLO: La Paléontologie éthologique p. 382/383. Bruxelles 1910.

<sup>2</sup> W. KOWALEVSKY: Monographie der Gattung Anthracotherium und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere. Palaeontogr. XXII. Cassel 1873/74.

Eines hatten die Arbeiten W. KOWALEVSKYS, die sich — und ich hebe das mit Nachdruck hervor — lediglich mit Huftieren beschäftigten, erreicht: die Abdrängung der Palaeontologie in das Gebiet ihrer eigentlichen biologischen Mutterwissenschaften. Besonders gilt dies von der zoologischen Seite. Seit KOWALEVSKY gewann die Palaeozoologie gegenüber der Petrefaktenkunde immer mehr Boden.

Sie hat einen ihrer erfolgreichsten Vertreter in dem Brüsseler Forscher L. DOLLO gefunden. DOLLO hatte auf den Errungenschaften KOWALEVSKYS weiterbauend, besonders die Lebensweise in Rücksicht gezogen und in glänzender Art eine grosse Reihe von Zusammenhängen zwischen den Organgestaltungen und der Umwelt aufgedeckt. Er nannte diese Richtung „Paléontologie éthologique“ und sah in ihr einen gleichberechtigten Zweig zur „Paléontologie phylogénique“ (vgl. Pal. éthol. l. c. p. 387). Während letztere die erblichen und vererbten Charaktere feststellt und zum Endzweck die Ermittlung der Deszendenzlinien hat, ist die Paléontologie éthologique der Feststellung der Anpassungen und Konvergenzen (bzw. Parallelismen) gewidmet.

Mit DOLLO hatte die Paläontologie den engen Anschluss an die Zoologie gefunden; er wurde weiter ausgebaut von O. ABEL. Seine Arbeiten älteren Datums über die fossilen Sirenen und Wale sind geradezu glänzende Beispiele paläontologischer Forschung im Sinne der von KOWALEVSKY inaugurierten Richtung.

Mit dem Jahre 1911 begann O. ABEL sich schärfer auf das bloss Biologische festzulegen. Er machte als Wege seiner paläontologischen Forschung namhaft: die morphologische Methode, die ethologische Methode und die wissenschaftliche Rekonstruktion. In diesem Programm waren etliche Gefahren für die Fortentwicklung der Paläontologie als Ganzes gelegen. Sie betrafen einerseits das biologische Gebiet (Ethologie, Rekonstruktion und besonders Phylogenie), anderseits das stratigraphische. Die Erfolge der ethologischen Forschung waren begreiflicherweise enorm und überraschend. Es war ja ein Land, das bisher niemand bebaut hatte. Ich brauche nur auf die späteren Arbeiten O. ABELS zu verweisen. Diese Erfolge bewirkten aber, dass sich der Vertreter dieser Richtung fast ausschliesslich der Erforschung der ethologischen Zusammenhänge widmete und eine wissenschaftliche Paläobiologie begründete. Nun hatten wir im Verlaufe unserer Studien öfter Gelegenheit gehabt, zu sehen, dass die Anpassung — so unbestreitbar sie als Faktum ist — keineswegs so gänzlich unabhängig vom phylogenetischen Geschehen und der Blutsverwandtschaft der betroffenen Formen ist, als man früher dachte. Die ethologische Methode muss sich daher in dem Augenblick auf schwankendem Boden bewegen, wo sie sich von der Grundlage sorgfältigster Materialbearbeitung und Beschränkung auf ein engumgrenztes Gebiet entfernt und zu schematisieren beginnt. Dazu kommt noch, dass vonseiten der rein biologisch orientierten Richtung der Paläontologie der Rekonstruktion ein Wert beigegeben wird, den sie trotz ihrer grossen Bedeutung vom Standpunkte der Lehre für die Forschung niemals haben kann. Rekonstruktionen sind ja immer — und insbesondere gilt dies von Fleischrekonstruktionen — Augenblicksbilder; sie sind im besten Falle eine Zusammenfassung der subjektiven Anschauung, die man von einer fossilen Form gewonnen hat. Wenn sie aber als solche auch vom Standpunkte der Forschung Dauerwert haben sollen, müssen sie Teile betreffen, die wirklich zuverlässig rekonstruierbar sind, was bei fossilen Wirbeltieren doch eigentlich bloss für das Skelett zutrifft. Aber auch solche Rekonstruktionen müssen auf der Basis peinlichster Durcharbeitung der betreffenden Form oder Gruppe aufgebaut werden.

All das fehlt natürlich in dem Augenblick, wo sich eine Forschungsform vom Speziellen entfernt und auf Kosten der Intensität grossen Umfassungen zustrebt. Es ist selbstverständlich, dass phylogenetische Schlüsse auf Grund solcher Studien, die weitentfernte Materialgruppen mehr oder weniger flüchtig

umfassen, Ungenauigkeiten aufweisen müssen, obwohl es ja oft vielleicht gelingen wird, auf die richtigen Zusammenhänge zu kommen. Das Detail der stammesgeschichtlichen Forschung wird aber immer unsicher bleiben.

Sehen wir mithin, dass die jüngste Wendung, welche die paläontologische Forschung genommen hat, in dem Bestreben, der Lehre zu dienen, vom Standpunkte der Forschung auch nicht auf zoobiologischem Gebiete voll genügt, so gilt dies in noch höherem Masse von der stratigraphischen Seite. ABEL hat denn auch die unvermeidlichen Konsequenzen aus seiner Richtung gezogen und die stratigraphische Paläontologie geradezu für bedeutungslos erklärt. Für ihn ist sie als Teil der Geologie höchstens Hilfsmoment bei der Erkundung der phylogenetischen Zusammenhänge der Tierwelt.

Ich kann mich diesem Standpunkt durchaus nicht anschliessen und sehe keinen Grund, von einer „Unzulänglichkeit der historischen Methode der Paläontologie“ zu sprechen. Allerdings ist es notwendig, dass wir die ganze paläontologische Forschung auf andere Grundlagen stellen, dass wir den ganzen Entwicklungsweg der Paläontologie bis zur Zeit der im Sinne KOWALEVSKYS und DOLLOS klassischen Arbeiten O. ABELS über die Sirenen und Cetaceen zurückmachen und von da an weiterbauen.

Meine vorliegenden Mastodontenstudien sind ein Versuch in diesem Sinne. Worin sein Wesen gelegen ist, geht aus ihm selbst hervor. Die Beschränkung auf ein wohlumgrenztes, enges Spezialgebiet für die Zeit intensiver Untersuchungen und die gleichmässig breiteste Grundlage an Material und Literatur sind die Voraussetzungen. Die Bearbeitung muss auf morphologischem Unterbau beginnen, soweit als nur möglich — und reiches Material eröffnet hier ein weites Land — in die Physiologie und Ethologie der Gruppe eindringen und auf dieser dreifachen wohlgegründeten Basis erst die Phylogenie und die Rekonstruktion aufbauen. Mit diesem zoologisch-biologischen Teil aber ist die Aufgabe des Paläontologen nicht erschöpft. In stetem engem Anschluss an diese Ergebnisse, insbesondere in Hinblick auf die Stammesgeschichte müssen die vertikalen und horizontalen Verbreitungsgrenzen der einzelnen Arten genauestens gezogen werden, das Material muss brauchbar gemacht werden kraft reicher intensivster Kenntnis für das zweite grosse Gebiet, die stratigraphische Paläontologie.

Und nun wird man über diesem verlässlichen Doppelpfeiler zwar aus engumschriebenem Kreise, dafür aber umso tragfähigere Brücken ziehen können zu allen Disziplinen, zu welchen die Paläontologie, wie jedes andere Forschungsgebiet, Brücken haben muss, soll sie nicht eitler Selbstzweck sein, sondern Mittel zum Zweck der Erforschung der Zusammenhänge im materiellen Weltgeschehen. Ich kann auf den allgemeinen Teil dieser Arbeit verweisen, um diese Brücken näher zu beleuchten.

All das ist aber — ich betone es nochmals — nur auf einem Wege physisch möglich: auf dem der „Methode der intensiven Spezialforschung“. Ich bin überzeugt, dass man zu ihr wird früher oder später allgemein kommen müssen. Sie ist der Weg der Forschung für die Zukunft!

Man wird sich sträuben gegen ihn; man wird insbesondere in den Lehrkreisen der Universitäten in ihm eine Verarmung, einen Mangel an Anregungen erblicken. Das ist kein Einwand gegen ihn. Forschung und Lehre sind zweierlei. Jene hat ein Bauwerk zum Ziele, das sie heute noch gar nicht kennt; ihr Um und Auf ist das lückenlose, wohlgefügte Übereinanderlegen von Stein um Stein, diese dagegen hat das Erreichte in fasslicher Form darzustellen und zum Verständnis, oder auch zur Mitarbeit an dem grossen Werke anzuregen.

Das eine schliesst das andere nicht aus. Die Lehre hat zweierlei zu umfassen:

1. Ein Bild des gegenwärtigen Standes der Forschung.
2. Die Darstellung der Methode der Forschung.

Beides erfordert den Didaktiker, das pädagogische Talent: Nur ihm ist es gegeben, Klarheit, Ordnung, Übersicht und die zur Erregung der Aufmerksamkeit nötige Lebendigkeit in die Lehre zu bringen. Der zweite Punkt aber verlangt, dass der Lehrer selbstschaffend tätig ist. Tätig in einer Art, die volle Zukunftskraft in sich birgt und die kann sich nie begnügen mit notwendigerweise oberflächlicher Vielseitigkeit.

---

### DRUCKFEHLER.<sup>1</sup>

Seite	2	Zeile	10	von oben	lies	Hofrat	statt	Hofrath
"	2	"	19	"	"	im	"	in
"	3	"	10	"	unten	ihre	"	Ihre
"	3	"	10	"	"	d. kgl.	"	: kgl.
"	7	im Titel	soll es heissen: <i>Mastodon</i> ( <i>Bunolophodon</i> VACEK und <i>Dibunodon</i> SCHLES.)					
"	8	Zeile	1	von oben	lies	gestossen	statt	stossen
"	10	"	14	"	"	gekrümmter	"	gekrümmte
"	10	"	19	"	"	in	"	im
"	13	"	15	"	unten	den	"	dem
"	14	"	13	"	oben	Zementbelag	"	Zementbeleg
"	14	"	18	"	"	teilweiser	"	telweise
"	23	"	12	"	unten	Stützfunktion	"	Stützpunktion
"	27	"	6	"	oben	Rekonstruktionsabsicht	statt	Rekonstruktionabsicht
"	30	"	20	"	"	$I_{\frac{1}{2}}$	statt	$I^2$

<sup>1</sup> Ohne mein Verschulden wurden die ersten vier Bogen gedruckt, ohne dass ich die umgebrochene Korrektur gesehen hätte. Ich fasse hier die sinnstörenden Fehler zusammen. Der Verfasser.

---

# INHALT.

Vorwort . . . . .	Seite 1
Verzeichnis der Literatur über ungarische Mastodonten . . . . .	3

## Morphologisch-phylogenetischer Teil.

Einleitung . . . . .	5
----------------------	---

### Bunodonte Reihe: *Mastodon* (*Bunolophodon* VACEK und *Dibunodon* SCHLESINGER).

#### *Mastodon* (*Bunolophodon*) *grandincisivus* SCHLES.

##### Beschreibender Teil:

A) Das Skelett von Pestszentlőrincz . . . . .	7
1. Stosszähne . . . . .	9
2. Molaren- und Kieferreste . . . . .	17
3. Reste des Rumpfskelettes und der Extremitäten . . . . .	20
B) Isolierte Molarenreste . . . . .	29
II. Vergleichender Teil . . . . .	30

#### *Mastodon* (*Bunolophodon*) *angustidens* CUV.

##### I. Beschreibender Teil:

A) Stosszähne . . . . .	36
B) Molarenreste . . . . .	39
II. Vergleichende Bemerkungen . . . . .	42

#### *Mastodon* (*Bunolophodon*) *angustidens* CUV. . . . . 44

#### *Mastodon* (*Bunolophodon*) *longirostris* KAUP. . . . . 45

#### *Mastodon* (*Bunolophodon*) *longirostris* KAUP. . . . . 56

#### *Mastodon* (*Dibunodon*) *arvernensis* CROIZ. et JOB. . . . . 61

#### *Mastodon* (*Dibunodon*) *arvernensis* CROIZ. et JOB. . . . . 75

#### Anhang . . . . .

### Zygodonte Reihe: *Mastodon* (*Zygolophodon* VACEK und *Mammut* BLUMENBACH.)

#### I. Die Berechtigung der bisher unterschiedenen Arten der Gruppe . . . . . 77

#### II. Beschreibung der Reste . . . . . 83

#### *Mastodon* (*Zygolophodon*) *tapiroides* CUV. . . . . 87

#### *Mastodon* (*Zygolophodon*) *tapiroides* CUV. . . . . 84

#### *Mastodon* (*Mammut*) *americanus* PENNANT . . . . . 89

##### a) Die amerikanischen Reste der Wiener und Budapester Sammlungen . . . . . 94

##### b) Die ungarländischen Reste von *M. americanus* PENNANT . . . . . 101

#### *Mastodon* (*Mammut*) *Borsoni* HAYS . . . . . 116

#### III. Vergleichender Teil:

##### A) Literaturvergleiche . . . . . 124

##### B) Stammesgeschichte, horizontale und vertikale Verbreitung der Zygodonten . . . . . 134

### Choerodonte Reihe: *Mastodon* (*Choerolophodon* SCHLESING).

#### *Mastodon* (*Choerolophodon*) *Pentelici* GAUDRY et LARTET . . . . . 142

## Geologisch-stratigraphischer Teil.

	Seite
Einleitung . . . . .	151
I. Anleitung zum Bestimmen von Mastodontenzähnen . . . . .	153
II. Die stratigraphische Verbreitung der europäischen Mastodonten und ihr Wert für die Horizontbestimmung . . . . .	168
<i>Mastodon angustidens</i> Cuv. . . . .	169
<i>Mastodon angustidens</i> Cuv. <i>longirostris</i> KAUP. . . . .	184
<i>Mastodon longirostris</i> KAUP. <i>longirostris</i> KAUP. . . . .	186
<i>Mastodon arvernensis</i> Croiz. et Jon. . . . .	195
<i>Mastodon arvernensis</i> Croiz. et Job. . . . .	201
<i>Mastodon grandincisivus</i> Schles. . . . .	217
<i>Mastodon tapiroides</i> Cuv. . . . .	219
<i>Mastodon tapiroides</i> Cuv. <i>americanus</i> Penn. . . . .	224
<i>Mastodon americanus</i> Penn. f. <i>praetypica</i> Schles. . . . .	227
<i>Mastodon Borsani</i> Hays . . . . .	231
<i>Mastodon Pentelici</i> Gaudry et Lartet . . . . .	234

## Beiträge zur Geologie des österreichischen und ungarischen Jungtertiärs.

1. Die Mastodonten als Elemente der Säugerfaunen unseres Jungtertiärs . . . . .	235
2. Blickpunkte zur Stratigraphie der jungtertiären Horizonte:	
a) Die Mediterranstufen und das Sarmatikum . . . . .	238
b) Das Pontikum . . . . .	241
c) Das Levantin und die jüngeren Bildungen . . . . .	249

## Allgemeine Ergebnisse.

Einleitung . . . . .	255
I. Variabilität, Umbildung der Materie, Anpassung . . . . .	255
II. Artbildung . . . . .	267
III. Riesenwuchs, Aussterben der Arten . . . . .	270
IV. Fragen der Lebensweise . . . . .	274
V. Chorologische Fragen . . . . .	276
Wege der palaeontologischen Forschung. — Forschung und Lehre . . . . .	279