

Ein Beispiel für die Vorverlegung von Altersstadien in Jugendstadien im Laufe der Stammesgeschichte der Bartenwale.

Von
Othenio Abel (Salzburg).

Die im Zuge befindliche Revision der tertiären Mystacoceten Belgiens, die ich in den letzten Jahren über Einladung der Direktion des königlichen Museums für Naturkunde in Brüssel begonnen habe,* hat bei meinen im Herbst 1937 und 1938 fortgesetzten Studien zu einigen Feststellungen über die Stammesgeschichte der Mystacoceten geführt, die mir in ihrer phylogenetischen Bedeutung über das Spezialgebiet der Cetologie hinauszugreifen scheinen. Über meine Bitte hat mein verehrter Freund, Professor Dr. VICTOR VAN STRAELEN, Direktor des Museums für Naturkunde in Brüssel, gestattet, die in der hier beigegebenen Tabelle übersichtlich zusammengestellten Ergebnisse an dieser Stelle zu veröffentlichen.

Zu den Hauptzielen der lebensgeschichtlichen Untersuchungen wird immer das Streben gehören, die stammesgeschichtlichen Ereignisse bis in die letzten Einzelheiten zu verfolgen, soweit dies die historische Forschung im Bereiche der Biologie zuläßt. Von größter Wichtigkeit werden bei diesen Forschungszielen immer jene sein, die sich die Ermittlung nicht nur von phylogenetischen Stufenreihen, sondern von Ahnenreihen zur Aufgabe gemacht haben, Ziele, die infolge der so oft beklagten Lückenhaftigkeit der geologischen Überlieferung einstweilen nicht auf die gesamte Vorgeschichte der Organismenwelt ausgedehnt, sondern nur auf kleine Teile derselben eingeschränkt sind.

Um so dankbarer müssen wir daher sein, wenn uns von irgendwelchen vorzeitlichen Entwicklungsreihen Dokumente in Gestalt fossiler Überreste erhalten geblieben sind, die uns instand setzen, eine kleinere oder

* O. ABEL: Vorläufige Mitteilungen über die Revision der fossilen Mystacoceten aus dem Tertiär Belgiens. Bulletin du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique. Tome XIV No. 1, Bruxelles, 1938 (Teil I—IV). Fortsetzung: Teil V—VI (im Druck).

größere, kürzere oder längere stammesgeschichtliche Reihe von Formen zu jenem Grade einer phylogenetischen Reihe zusammenzuschließen, die den Wert einer „Ahnenreihe“ beanspruchen darf.

Eine solche stammesgeschichtliche Reihe, die mit hoher Wahrscheinlichkeit den Rang einer „Ahnenreihe“ beanspruchen darf, liegt uns in den drei Gattungen *Balaenotus*, *Balaenula* und *Balaena* vor, soweit sie durch fossile Reste aus dem Mittelplozän (= Scaldisien) von Antwerpen vertreten sind. Diese Reste sind der weitaus überwiegenden Hauptmasse nach schon vor sehr langer Zeit aufgefunden und beschrieben worden. Anlässlich der Vergrößerung der Fortifikationsanlagen von Antwerpen sind bei der Aushebung der Wallgräben in den Jahren 1861 bis 1863 Unmengen fossiler Cetaceenreste aufgefunden und in das Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique in Brüssel gebracht worden. Freilich war die damalige Art der Ausgrabungen, die ja zu militärischen und nicht zu wissenschaftlichen Zwecken erfolgte, nicht derart, daß bei der Bergung dieser Fossilreste von zum Teil unersetzlichem Werte so vorgegangen worden wäre, wie es nach heutigen Begriffen hätte geschehen sollen, aber trotzdem ist doch sehr vieles gerettet worden. Die ungeheuren, nach vielen Wagenladungen zählenden Mengen der zum Teil riesenhaften Knochen der fossilen Wale, die in den Neogenablagerungen von Antwerpen zum Vorschein kamen und nach Brüssel gebracht wurden, erfuhren ihre Präparation und spätere Montage vor allem durch die Arbeit des Präparators DE PAUW am Museum in Brüssel. Die wissenschaftliche Bearbeitung erfolgte durch P. J. VAN BENEDEN, Professor der Zoologie und der vergleichenden Anatomie an der Universität zu Löwen in Belgien.

Die Größe und das Gewicht der meisten Objekte, namentlich der Knochen der fossilen Mystacoceten aus dem Tertiär von Antwerpen, machte es unmöglich, die Fossilreste von Brüssel nach Löwen zu schaffen, um sie dort genauer zu untersuchen. So gruppierte DE PAUW nach der durch ihn und seine Helfer erfolgten Präparation die Reste nach seiner Beurteilung, die Lithographien der wichtigsten Stücke wurden unter seiner Leitung in Brüssel angefertigt und die Abzüge der lithographischen Platten nach Löwen geschickt. Die in Naturgröße ausgeführten, sehr schön gezeichneten Abbildungen ermöglichten und erleichterten die wissenschaftliche Begutachtung und Beschreibung durch Professor P. J. VAN BENEDEN und die Veröffentlichung dieser riesenhaften Figuren in dem Atlas „Description des Ossements fossiles des Environs d'Anvers“, der im Rahmen der „Annales du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique“ vor jetzt etwa 60 Jahren erschien, gestattete den Paläontologen der ganzen Welt, sich ein Urteil über diese Reste zu bilden.

Gleichwohl ist diese ganze, mit gewaltigsten Geldmitteln ermöglichte Veröffentlichung der Bartenwalreste aus dem Tertiär von Antwerpen über eine reine Topographie kaum irgendwo hinausgegangen. Die nach

tausenden von Stücken zählenden Fossilreste wurden, so gut man das in jener Zeit verstand, präpariert und montiert und im Museum aufgestellt; die letzte Montage ist vor der Eröffnung des neuen Museumstraktes im Jahre 1905 erfolgt. Der schon vor Jahrzehnten gefaßte Wunsch der Direktion des Museums, einer Revision der Zahnwale aus dem Tertiär von Antwerpen auch die seit langer Zeit notwendige Revision der fossilen Bartenwale folgen zu lassen, ist nun durch die Übertragung dieser Aufgabe an mich vor einigen Jahren verwirklicht worden.

Freilich kann diese schwierige Aufgabe nur Schritt für Schritt einer Lösung zugeführt werden. Den ersten vier vorläufigen Berichten über die Revision der fossilen Mystacoceten aus dem Tertiär Belgiens wird in Bälde der fünfte und sechste folgen. Die umfassende Monographie bleibt einem späteren Zeitpunkte vorbehalten.

Als ich mit der Revision des gewaltigen Materials an fossilen Balaenidenresten begann, trachtete ich zunächst darnach, die ältesten Vertreter aus dem Mittelplozän (= Scaldisien) einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Dabei mußten die Grundlagen für die systematischen Anschauungen und Darlegungen von DE PAUW und von VAN BENEDEN sorgfältig nachgeprüft werden. Sämtliche Originale waren noch aufzufinden und ihre Identifizierung begegnete infolge der guten lithographischen Abbildungen keinen besonderen Schwierigkeiten.

Schon sehr bald gewann ich den Eindruck, daß das ungeheure Material an fossilen Balaenidenwirbeln aus dem Tertiär von Antwerpen den Zustand einer großen Verwirrung repräsentierte. Die erste Verwirrung scheint schon bei der Ausgrabung selbst geschehen zu sein, da mitunter Dinge zusammengeworfen wurden, die bestimmt nicht zusammengehören können. Die zweite Verwirrung hat wohl Herr DE PAUW angerichtet; und so ist das ganze Material in die Monographie von VAN BENEDEN hinübergenommen worden.

Es ist immer sehr schwer, nach einem Zeitpunkt von 60—80 Jahren aus einem solchen Material das Wertvolle von der Spreu und das Sichere vom Unsicheren zu sondern, aber es mußte doch möglich sein, eine gewisse Übersicht und Ordnung in das scheinbare Chaos zu bringen. Ich begann mit der Identifizierung der verschiedenen Typen und Cotypen der drei mittelplozänen Gattungen *Balaenotus*, *Balaenula* und *Balaena**

* Ich muß an dieser Stelle ganz kurz darauf verweisen, daß als Typen und Cotypen von Gattung und Art von *Balaenula balaenopsis* VAN BEN. und *Balaenotus insignis* VAN BEN. nach meinen Untersuchungen im Zuge der Revision der tertiären Bartenwale Belgiens zu gelten haben:

1. Als Type von Gattung und Art von *Balaenula balaenopsis* V. B.: Nr. 10 des Generalregisters des M. R. H. N. B.

Als Cotype: Nr. 12 desselben Registers. Dieses Individuum bildete früher die Type von *Balaenotus insignis* V. B., doch hat sich ergeben, daß dieses Individuum unbedingt zu *Balaenula balaenopsis* V. B. gehört. Daher

und ging von da aus Schritt für Schritt weiter. Dabei stellten sich unerwartete Ergebnisse ein, die ich im folgenden, soweit sie ein allgemeineres stammesgeschichtliches Interesse besitzen, kurz besprechen möchte.

Vor allem zeigte sich, daß sich die drei „Gattungen“ *Balaenotus*, *Balaenula* und *Balaena* überraschend enge aneinanderschließen. Dabei konnte sehr bald erkannt werden, daß diese drei „Gattungen“, obwohl sie sich in ihren Resten sozusagen „nebeneinander“ in den mittelplozänen Ablagerungen von Antwerpen vorfanden, doch ganz unzweifelhaft drei stammesgeschichtlich nicht nebeneinander liegenden, sondern genetisch aufeinander folgenden Stufen einer stammesgeschichtlichen Reihe entsprechen. Von den drei „Gattungen“ erwies sich *Balaenotus* als die primitivste und *Balaena* als die vorgeschrittenste Entwicklungsstufe, während *Balaenula* die Mitte hält.

Der leitende Gesichtspunkt bei dieser Beurteilung und Reihung bestand darin, daß davon ausgegangen wurde, das Primitive dem Spezialisierten scharf gegenüberzustellen. Nun kann es ja für keinen Morphologen auch nur den leisesten Zweifel darüber geben, daß die Halswirbelsäule einer lebenden *Balaena*, etwa durch den Grönlandswal (*Balaena mysticetus*) vertreten, hinsichtlich der vorgeschrittenen Verschmelzung und Verwachsung der Halswirbel zu einem einheitlichen Komplex gegenüber einem Wal mit noch freien und selbständig gegeneinander beweglichen Halswirbeln als spezialisiert, und zwar als sehr hoch spezialisiert zu betrachten ist.

Bei dem lebenden Grönlandswal sind schon vor der Geburt alle Halswirbel zu einer einheitlichen Knorpelmasse verwachsen, die freilich noch Spuren der bei den Vorfahren vorhanden gewesenen Trennung erkennen läßt, Spuren, die sich sogar noch im erwachsenen Zustand, ja noch im Alter an dem Verhalten der Processus transversi usw. erkennen lassen. Nun liegen aber aus dem Mittelplozän von Antwerpen Halswirbelsäulen von Balaeniden vor, die in ihrem vorderen und hinteren Teile noch freie Halswirbel umfassen. Es mußte bei dieser Feststellung klar sein, daß eine solche fossile Form, mag sie nun zunächst als „Art“ oder als „Gattung“ oder sonstwie diagnostiziert werden, auf jeden Fall als weit primitiver zu bewerten ist als der lebende Grönlandswal oder eine diesem sehr nahestehende Form, wie sie uns auch schon aus dem Mittelplozän von Antwerpen vorliegt (*Balaena belgica* ABEL nov. spec.).

Von diesem Gesichtspunkte ausgehend, habe ich nun die vielen hundert Halswirbel fossiler Balaeniden aus dem Mittelplozän von Antwerpen untereinander verglichen. Die hier beigegebene Tabelle zeigt das Ergebnis

muß für die Type von Gattung und Art des *Balaenotus insignis* V. B. ein anderes Individuum, das früher eine Cotype bildete, in Betracht kommen.

2. Als Type von Gattung und Art von *Balaenotus insignis* V. B. hat jetzt zu gelten: Nr. 1273 des Generalregisters des M. R. H. N. B.

dieser Vergleiche. Die Schwierigkeit bei diesen Vergleichen lag im Anfange darin, daß früher nicht beachtet worden war, in welcher Weise sich die Halswirbelsäule eines mittelplozänen *Balaeniden* im Laufe des individuellen Lebens verändert hat: von der frühen Jugend bis zum Beginn der Reife, von der Reife bis zum voll erwachsenen Zustand und von da bis zum Alter und bis zum Greisenstadium durchlief die Halswirbelsäule dieser Tiere eine Kette von Veränderungen, so daß in hohem Alter dieser Abschnitt der Wirbelsäule eine ganz andere Beschaffenheit aufwies als in früher Jugend.

Das Merkwürdige dabei ist jedoch, daß die bei *Balaenotus* erst im Alter auftretenden Veränderungen bei *Balaenula* schon im erwachsenen Zustande eintraten und daß dieselben Erscheinungen bei *Balaena* schon in früher Jugend zu beobachten sind. Diese morphologischen Erscheinungen sind also bei *Balaenula* in der ontogenetischen Entwicklung sozusagen vorverlegt worden und noch weiter vorverlegt bei *Balaena*, wobei gewisse Verwachsungserscheinungen, die bei der mittelplozänen *Balaena belgica* ABEL selbst bei dem sehr hohen Alter des untersuchten Individuums noch nicht aufgetreten waren, bei der oberplozänen *Balaena etrusca* CAP. im Alter bereits vorhanden waren, ein Zustand, der sich ebenso bei der rezenten *Balaena mysticetus* L. findet.

Es war leicht möglich, das individuelle Lebensalter der untersuchten Exemplare von *Balaenotus*, *Balaenula* und *Balaena* zu bestimmen. Dazu gaben uns nicht allein die relative Körpergröße und damit die relativen Größenverhältnisse der einzelnen Wirbel einen Fingerzeig, sondern vielmehr das Verhalten der Wirbelepiphyphen und die verschiedene Dicke der Wirbelzentren (= Längenwachstum der Wirbelkörper in der Achsenrichtung der Wirbelsäule).

Wir wußten ja seit langem, daß die Wirbelepiphyphen bei den Walen sehr lange frei bleiben und erst spät mit dem Wirbelkörper verwachsen, so daß aus dem Grade dieser Verwachsungen ein zuverlässiger Schluß auf das geringere oder höhere Lebensalter gezogen werden kann, auch dann, wenn das Größenwachstum bereits abgeschlossen ist. Man kann also nach diesem Merkmal ein voll erwachsenes Individuum von einem alten und ein solches von einem sehr alten Individuum mit Sicherheit unterscheiden.

Zu diesem Kriterium tritt aber im Bereiche der hinteren Halswirbel der Bartenwale noch ein weiteres. Wir wissen, daß z. B. bei *Balaena* die Dicke der Zentren der mittleren Halswirbel außerordentlich gering ist, also die des dritten, vierten und fünften Halswirbels, die sozusagen den Kern des später einheitlichen Halswirbelkomplexes bei den *Balaeniden* bilden. Wir haben früher nicht erkannt, daß diese mittleren Halswirbel sozusagen den „Kern“ dieses Komplexes bilden, weil uns die Vorgeschichte dieser Region der Wirbelsäule bei den Vorfahren von *Balaena*

noch nicht bekannt war. Die Untersuchungen an *Balaenotus* und *Balaenula* haben erst jetzt gezeigt, daß der zweite, dritte, vierte und fünfte Halswirbel ursprünglich noch nicht mit dem Atlas einerseits und dem sechsten Halswirbel andererseits verwachsen waren, sondern daß erst im erwachsenen Zustand bei *Balaenula* die Verwachsung des Atlas mit dem Epistropheus erfolgte, ebenso wie die Verwachsung des fünften Halswirbels mit dem sechsten, was bei *Balaenotus* erst im Alter eintrat. Es erscheint außerordentlich wichtig, daß eine erst im Alter bei *Balaenotus* auftretende Verwachsung bei *Balaenula* schon im erwachsenen Zustand zu beobachten ist. Bei *Balaena* sind diese Verwachsungen des Atlas mit dem Vorderende und die des sechsten Halswirbels mit dem Hinterende des ursprünglichen Halswirbelkomplexes schon in früher Jugend, bereits vor der Geburt, vollzogen.

Gibt uns zunächst der Zeitpunkt der Verwachsung der Epiphysen mit dem Wirbelzentrum einen Anhaltspunkt zur sicheren Feststellung des Lebensalters des Individuums, so haben wir, wie bereits erwähnt, in dem je nach dem Lebensalter verschiedenen Dickenwachstum der Wirbelzentren der hinteren Halswirbel ein Kriterium für den Zeitpunkt der erfolgten Verwachsung je zweier aneinandergrenzender Wirbel. Wenn einmal die Epiphysen mit dem Zentrum verwachsen sind, ist ja eine weitere Dickenzunahme des Wirbelkörpers in der Achsenrichtung der Wirbelsäule unmöglich geworden und eine Größenzunahme solcher miteinander verwachsener Wirbel kann nur mehr nach der Peripherie des Wirbelkörpers hin erfolgen. Daher bleibt beispielsweise bei *Balaena mysticetus* die Dicke eines der mittleren Halswirbel das ganze Leben lang so groß, als sie es schon bei der Geburt gewesen ist.

Anders liegt der Fall bei den hinteren Halswirbeln und dem ersten Dorsalwirbel. Vergleichen wir z. B. bei einem erwachsenen Exemplar des Grönlandwals (*Balaena mysticetus* L.) die Dicken der Wirbelkörper des fünften, sechsten und siebenten Halswirbels, so zeigt sich, daß das Zentrum des sechsten Halswirbels zweimal so dick ist wie das des fünften. Das beweist uns, daß der sechste Halswirbel unbedingt zu einem späteren Zeitpunkt der ontogenetischen Entwicklung mit dem fünften verwachsen sein muß als der fünfte mit dem vierten oder der vierte mit dem dritten, da sonst dieser Unterschied in der Dicke der Zentren nicht möglich wäre. Das Zentrum des sechsten Wirbels im Halswirbelkomplex einer erwachsenen *Balaena mysticetus* ist aber nur etwa halb so dick wie das des siebenten Halswirbels, mit anderen Worten, das Zentrum des siebenten Halswirbels ist bei *Balaena mysticetus* fast viermal so dick als das des fünften. Obwohl auch dieser letzte Halswirbel schon bei der Geburt von *Balaena mysticetus* mit den vorhergehenden Halswirbeln fest verwachsen erscheint, so muß doch im Embryonalleben zuerst die Verwachsung des zweiten, dritten, vierten und fünften Halswirbels erfolgt sein,

Die phylogenetische Entwicklung der Halswirbel bei *Balaenotus*, *Balaenula* und *Balaena*.

Gattungen	Atlas	Epistropheus	3. Halswirbel	4. Halswirbel	5. Halswirbel	6. Halswirbel	7. Halswirbel	1. Dorsalwirbel
<i>Balaenotus</i> VAN BENEDEEN (Type: <i>B. insignis</i> V. B.). Scaudisien von Antwerpen (= Mittelpliozän).	frei von der Jugend bis zum Alter, erst dann mit dem 2. Halswirbel verwachsen. Der Neuralkanal bildet die Form einer Acht, die in der Regel zweimal höher als breit ist.	verwachsen schon in früher Jugend mit dem 3. Halswirbel. Processus transversi immer stark nach vorn gerichtet.	schon in früher Jugend mit dem 2. und dem 4. Halswirbel verwachsen.	schon in früher Jugend mit dem 3. und dem 5. Halswirbel verwachsen.	schon in früher Jugend mit dem 4. Halswirbel verwachsen, erst im Alter auch mit dem 6.	in der Jugend und auch noch im erwachsenen Zustand frei, erst im Alter Individuen nur unbedeutend dicker als das des 6. Halswirbels.	frei, Zentrum auch bei sehr alten Individuen nur unbedeutend dicker als das des 6. Halswirbels.	frei
<i>Balaenula</i> VAN BENEDEEN (Type: <i>B. balaenopsis</i> V. B.). Scaudisien von Antwerpen (= Mittelpliozän).	frei von der Jugend bis zum erwachsenen Zustand, die Verwachsung mit dem 2. Halswirbel eintritt. Der Neuralkanal bildet die Form einer Acht, die etwa ebenso hoch wie breit ist; die untere Hälfte dieser Acht ist aber immer breiter als die obere Hälfte.	verwachsen schon in früher Jugend mit dem 3. Halswirbel. Processus transversi in der Regel nach vorn, zuweilen gerade nach außen, aber in einigen Fällen auch nach hinten gerichtet.	schon in früher Jugend mit dem 2. und dem 4. Halswirbel verwachsen.	schon in früher Jugend mit dem 3. und dem 5. Halswirbel verwachsen.	in der Jugend nur mit dem 4. Halswirbel verwachsen, erst im erwachsenen Zustand auch mit dem 6.	in der Jugend frei, im erwachsenen Zustand mit dem 5., später auch mit dem 7. Halswirbel verwachsen. Die Dicke des Zentrums schwankt je nach dem Zeitpunkt des Verwachsens mit dem 5. Halswirbel; wenn frühzeitig, ist die Dicke geringer, wenn später, ist sie bis anderthalbmal so groß als die Dicke des Zentrums des 5. Halswirbels. Bei alten Individuen erreicht die Dicke des Zentrums des 6. Halswirbels nur ein Drittel der Dicke des 7. Halswirbels.	in der Jugend frei, aber im erwachsenen Zustand mit dem 6. Halswirbel verwachsen. Zentrum schwankt je nach dem Zeitpunkt des Verwachsens mit dem 5. Halswirbel, wenn frühzeitig, ist die Dicke geringer, wenn später, ist sie bis anderthalbmal so groß als die Dicke des Zentrums des 5. Halswirbels. Bei alten Individuen erreicht die Dicke des Zentrums des 6. Halswirbels nur ein Drittel der Dicke des 7. Halswirbels.	frei
<i>Balaena</i> L. (Type: <i>B. mysticetus</i> L.). Vom Mittelpliozän Scaudisien von Antwerpen bis zur Gegenwart.	verwachsen mit allen folgenden Halswirbeln schon bei der Geburt; bereits im Embryonalzustand mit den übrigen Halswirbeln eine einheitliche Knorpelmasse bildend. Der Neuralkanal bildet die Form eines mit der Spitze ventrad stehenden Dreiecks, dem als oberer Abschluß eine nach oben gewölbte Bogenlinie aufgesetzt ist.	verwachsen schon bei der Geburt mit dem Atlas und dem 3. Halswirbel. Processus transversi nur bei <i>B. etrusca</i> CAP. aus dem Oberpliozän Oberitaliens nach vorn, bei den rezenten Arten immer nach hinten gerichtet.	schon in früher Jugend mit dem 2. und dem 4. Halswirbel verwachsen.	schon in früher Jugend mit dem 3. und dem 5. Halswirbel verwachsen.	schon bei der Geburt mit dem 4. Halswirbel und dem 6. Halswirbel verwachsen (bei einem Exemplar der <i>B. australis</i> DESM. im Museum zur Leyden sind nur die vier vorderen Halswirbel verwachsen).	schon bei dem 5. und 7. Halswirbel fest verwachsen (bisher eine einzige Ausnahme bekannt). Zentrum zweimal so dick wie das des 5. Halswirbels, meist etwa halb so dick wie das des 7. Halswirbels.	schon bei der Geburt mit dem 6. Halswirbel verwachsen. Zentrum zweimal so dick wie das des 6. Halswirbels, in der Mitte der Flanke gemessen).	bei <i>B. belgica</i> ABEL (Mittelpliozän von Antwerpen) trotz des hohen Alters des Individuums noch frei; aber schon bei dem alten Individuum von <i>B. etrusca</i> CAP. (Oberpliozän von Toscana, Oberitalien) mit dem 7. Halswirbel fest verwachsen, ebenso wie bei alten Individuen der rezenten <i>B. mysticetus</i> L.

dann bei weiterem Wachstum des Embryos das Anwachsen des sechsten Halswirbels an die Hinterfläche des fünften und zuletzt, aber noch vor der Geburt, das Anwachsen des siebenten Halswirbels an die Hinterfläche des sechsten.

Daß diese Überlegungen richtig sein müssen, wird in schlagender Weise durch das Verhalten der hinteren Halswirbel bei *Balaenotus* und *Balaenula* bewiesen.

Wie die beigegebene Tabelle übersichtlich zeigt, ist bei der „Gattung“ *Balaenotus* der sechste Halswirbel in der Jugend und auch noch im erwachsenen Zustand frei, und erst im Alter tritt eine Verwachsung des sechsten Halswirbels mit der Hinterfläche des fünften ein. Das Dickenwachstum des sechsten Halswirbels ist ungefähr anderthalbmal so groß wie das des fünften gewesen und zwischen der Dicke des sechsten und der des siebenten Halswirbelzentrums gibt es überhaupt keinen nennenswerten Unterschied. Der siebente Halswirbel bleibt bei *Balaenotus* das ganze Leben lang frei.

Bei der „Gattung“ *Balaenula* erfolgt aber die Vereinigung des sechsten Halswirbels mit dem fünften nicht erst im Alter, sondern schon früher. Nicht immer tritt, wie die vergleichende Untersuchung der belgischen Mystacoceten erwiesen hat, diese Verwachsung in genau dem gleichen Lebensalter ein; sie erfolgt einmal ein wenig früher, einmal ein wenig später. Je nach dem früheren oder späteren Eintritt dieser Verwachsung ist nun auch die Dicke des Zentrums des sechsten Halswirbels bei *Balaenula* etwas verschieden; erfolgte sie früher, erreichte die Dicke des sechsten Halswirbelzentrums das Fünfvierfache der Dicke des fünften Halswirbelzentrums, erfolgte sie später, so konnte die Dicke des sechsten Halswirbelzentrums den anderthalbfachen Betrag der Dicke des fünften erreichen.

Während aber bei *Balaenotus* der siebente Halswirbel bis zum höchsten Lebensalter frei blieb, trat bei *Balaenula* schon im erwachsenen Zustand seine Verwachsung mit dem sechsten ein. Wenn die Verwachsung spät erfolgte, so erreichte das Zentrum eine Dicke, die dreimal so groß war wie die des sechsten Halswirbelzentrums. Der sechste Halswirbel wuchs ja bei *Balaenula* noch vor der Beendigung des individuellen Wachstums mit dem fünften Halswirbel und da die Verschmelzung der Wirbel-epiphysen im Laufe der Stammesgeschichte der Wale immer mehr retardiert wird, so konnte bei *Balaenula* der siebente Halswirbel eine so beträchtliche Zentrumsdicke erreichen.

Wenn wir diese drei „Gattungen“ *Balaenotus*, *Balaenula* und *Balaena* miteinander vergleichen, so drängt sich das gegenseitige genetische Verhältnis dieser drei Formen geradezu auf. In jeder Hinsicht erscheint *Balaenotus* als die primitivste, *Balaena* als die spezialisierteste Form, während *Balaenula* die Mitte hält.

Die unabweisbare Schlußfolgerung ist die, in *Balaenotus* den Ausgangspunkt und in *Balaena* den einstweiligen Endpunkt einer geschlossenen phylogenetischen Reihe zu sehen. Einer Reihe, die sich im Mittelpliozän entwickelt hat und seither nahezu stehen geblieben ist, soweit sich dies aus den bisherigen Vergleichen der *Balaena belgica* ABEL mit *Balaena mysticetus* sagen läßt. Freilich ist bei *Balaena belgica* der erste Dorsalwirbel trotz des sehr hohen Alters des untersuchten Individuums noch nicht mit dem siebenten Halswirbel verwachsen gewesen, was bei dem alten Individuum der *Balaena etrusca* aus dem Oberpliozän Oberitaliens und bei alten Individuen der lebenden *Balaena mysticetus* zu beobachten ist, aber das ist doch nur mehr ein sehr kleiner Schritt, allerdings in der gleichen, schon im Mittelpliozän eingeschlagenen Richtung gewesen.

Ich habe hier von den drei „Gattungen“ gesprochen und durch die Anführungszeichen hervorheben wollen, daß hier wieder einmal ein Fall vorliegt, in dem der Paläobiologe im Zweifel sein kann, ob und wo im Bereiche einer phylogenetischen Reihe solche Trennungsstriche gezogen werden sollen. Es ist klar, daß eine solche Trennungslinie in Gestalt einer „Gattungsgrenze“ in solchen Fällen sehr problematisch wird und werden muß, wo zahlreiche Übergänge zwischen genetisch aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen vorliegen, wie ich das schon wiederholt, am nachdrücklichsten in meinen „Stämmen der Wirbeltiere“ hervorgehoben habe. Das Merkwürdigste ist dabei sicherlich die Tatsache, daß im Scaldisien von Antwerpen alle drei „Gattungen“ oder „Stufen“ oder wie man diese drei Formen *Balaenotus*, *Balaenula* und *Balaena* nennen will, nebeneinander liegen, wenn die geologischen Fundortsangaben richtig sind. Im Bereiche des Scaldisien könnte ja vielleicht *Balaenotus* etwas tiefer, *Balaenula* etwas höher und *Balaena* am höchsten liegen; es ließe sich aber auch annehmen, daß *Balaenotus insignis* noch am Leben war, als bereits der höher spezialisierte Nachkomme *Balaena belgica* neben den Nachkommen der ersten Vertreter von *Balaenotus insignis* lebte. Das kann man derzeit nicht entscheiden und es kann auch vielleicht nie entschieden werden. Möglich und denkbar wäre es immerhin, bei neuerlichen Aufschlüssen im Mittelpliozän von Antwerpen mit größerer Sorgfalt Ausgrabungen zu veranstalten und dabei festzustellen, ob vertikale Unterschiede beobachtet werden können.

Aber diese Erwägungen sind es nicht, die mir für die hier in den Umrissen dargestellte Geschichte der Balaeniden während des Mittelpliozäns von Antwerpen so beachtenswert erscheinen. Was mir wichtig erscheint, ist, daß hier vielleicht zum ersten Male mit so überzeugender Deutlichkeit und eindringlicher Beweiskraft gezeigt werden kann, daß morphologische Veränderungen, die im Alter des Individuums auftreten, im nächsten phylogenetischen Stadium bereits in der Stufe des Erwach-

senen und weiter in der Stufe der Jugend und noch weiter sogar im Embryonalzustand erscheinen. Was bei *Balaenotus* erst im Alter eingetreten ist, das tritt bei *Balaena* schon im Embryonalleben ein. Und neben dieser Feststellung erscheint mir nicht unwichtig, daß man sich genötigt sieht, in diesem Falle das Alter vom Greisentum zu unterscheiden, vom Stadium der ausgesprochenen Senilität, die außerhalb jedes Einflusses auf die Gestaltung im Laufe phylogenetischer Vorgänge bleibt. Daß Altersstadien im Laufe der Stammesgeschichte in Jugendstadien vorverlegt worden sind und daß dies vielleicht nicht einmal eine ganz vereinzelt Erscheinung zu sein braucht, dürfte durch die Reihe *Balaenotus*—*Balaenula*—*Balaena* als erwiesen anzusehen sein.

Es erscheint aber in diesem Zusammenhang noch notwendig, mit einigen Worten auf die Ursache dieser eigenartigen Verwachsungsercheinungen im Bereiche der Halswirbelsäule der Balaeniden zu sprechen zu kommen. Bei den *Balaenopteridae* und bei den *Rhachianectidae* sind bekanntlich alle Halswirbel frei und das gleiche ist bei den mitteltertiären Bartenwalen der Fall, soweit sie nicht der Familie der *Balaenidae* oder der „Glattwale“ im Gegensatz zu den „Furchenwalen“ angehören.

Verschmelzungen im Bereiche des Halswirbelabschnittes der Wirbelsäule sind bei vielen rezenten und fossilen Zahnwalen beobachtet und beschrieben worden; O. RECHE hat die Form und Funktion der Halswirbelsäule der Wale (Jenaische Zeitschrift, 40. Bd., 1905, S. 149—252) zum Gegenstand einer eigenen Studie gemacht.

Abweichend von dem seinerzeit von O. RECHE gegebenen Lösungsversuch des Problems möchte ich auf die wahrscheinliche Ursache dieser eigentümlichen Verwachsungen der Halswirbel bei den Balaeniden im Gegensatz zu den Balaenopteriden und Rhachianectiden im folgenden aufmerksam machen.

Betrachtet man einen Schädel von *Balaena mysticetus* in der Profilansicht und vergleicht ihn mit einem Schädel einer *Balaenoptera* oder eines miozänen *Cetotherium*, so springt der große Gegensatz des Gesamtbaues sofort in die Augen. Während die Schädelachse bei *Balaenoptera*, *Cetotherium* usw. nahezu horizontal verläuft, stellt die Schädelachse von *Balaena* einen hoch nach oben gewölbten Bogen dar. Diese Bogenkrümmung ist bei jugendlichen Exemplaren eines Glattwals (z. B. *Balaena mysticetus*) bei weitem nicht so stark ausgeprägt wie bei alten Tieren.

Diese starke Bogenkrümmung der Schädelachse bei einer *Balaena* steht in Zusammenhang mit der weit nach außen gewölbten Krümmung der Unterkieferäste. Wir wissen, daß im Laufe der Stammesgeschichte der Bartenwale die ursprünglich vorhanden gewesenen Zähne infolge des Aufgebens der ichthyophagen Lebensweise und durch den Übergang zur rein planktonischen Ernährungsart verkümmerten und verloren gingen, so daß sie jetzt nur mehr als kleine Rudimente während einer

kurzen Zeit des Embryonallebens erscheinen und dann, noch vor der Geburt, wieder verschwinden. Als ein zum Durchsehen der planktonischen Nahrung dienender Seihapparat traten bei allen Mystacoceten die „Barten“ auf. Bei den Balaenopteriden sind diese Barten relativ kurz (daher die Bezeichnung dieser Familie als der „Cétacés à courts fanons“), während die Barten bei den Glattwalen oder Balaeniden eine außerordentliche Entwicklung erreichen. Deshalb sind auch die Unterkieferäste bei den Balaeniden so stark nach außen gekrümmt, was bei den Balaenopteriden nicht der Fall ist.

Die Funktion des Unterkiefers ist bei den Balaeniden von jener bei den Balaenopteriden sehr verschieden, was früher wenig beachtet worden ist.* Die Glattwale oder *Balaenidae* schwimmen fast immer mit weit geöffnetem Maul und pressen beim gelegentlichen Schließen desselben die große dicke Zunge gegen die vom Gaumen herabhängenden Barten, die als Seihapparat wirken. So gelangt die aus kleinen Tieren bestehende, durch die Barten festgehaltene Nahrung in den Schlund. Bei den Furchenwalen oder Balaenopteriden sind die Barten wesentlich kürzer und die seitliche Ausbiegung der Unterkieferäste bei weitem geringer als bei den Balaeniden.

Die Bezeichnungen „Glattwale“ und „Furchenwale“ beziehen sich auf das Fehlen oder Vorhandensein von langen Kehlfurchen, die mit der Erweiterung der Kehle und dem Anpressen der Zunge gegen die Barten in Verbindung stehen.

Ebenso ist aber auch die starke Achsenkrümmung des Schädels bei den Balaeniden eine Folge der enormen Entwicklung der Barten im Rachenraum bei den Angehörigen dieser Familie der Bartenwale.

Vergleichen wir die verschiedenen photographischen Aufnahmen von auf freier Wildbahn beobachteten oder frisch erlegten oder gestrandeten Bartenwalen, so werden wir sofort durch die enorme Größe des Kopfes, die tiefe Lage der Augen an den Körperseiten und die starke Krümmung der Maulspalte bei allen Angehörigen der Balaeniden beeindruckt werden. Wird das Skelett einer *Balaena* so montiert, wie es den wirklichen Lagebeziehungen der einzelnen Skeletteile entspricht, so tritt nicht nur das Verhältnis des riesigen Schädels zum übrigen Körper einer *Balaena* in Erscheinung, sondern auch die Krümmung der Schädelachse und damit auch die Art und Weise, in der das Gewicht des Schädels auf dem Halsabschnitt der Wirbelsäule einer *Balaena* aufruhet. Ganz anders sind diese Beziehungen zwischen Schädel und Wirbelsäule bei einem Balaenopteriden. Daraus erklärt sich nunmehr sehr einfach die Tatsache, daß in dem Maße, in dem sich bei den Balaeniden im Laufe der Stammesgeschichte der Schädel vergrößerte und sich dessen Achse nach oben

krümmte, auch die Gewichtsverteilung zwischen Schädel und Hals sich wesentlich änderte. Während bei den Balaenopteriden und überhaupt bei allen Bartenwalen mit Ausnahme der Balaeniden die Halswirbel ihre Selbständigkeit beibehielten, wurde durch den großen auf dem Hals lastenden Schädeldruck bei den Balaeniden zuerst der mittlere Teil des Halswirbelabschnittes betroffen, was zu der Verwachsung des zweiten, dritten, vierten und fünften Halswirbels führte; dann trat später die Verschmelzung mit dem ersten Halswirbel am Vorderende dieses Komplexes und die Verschmelzung zuerst mit dem sechsten, dann noch mit dem siebenten Halswirbel und endlich sogar noch mit dem ersten Dorsalwirbel am Hinterende des Wirbelkomplexes ein.

Der große stammesgeschichtliche Wert der Balaenidengattungen *Balaenotus* und *Balaenula* aus dem Mittelpliozän von Antwerpen liegt hauptsächlich darin, daß wir in der Lage sind, diese Verwachsungsprozesse im Bereiche der Wirbelsäule Schritt für Schritt zu verfolgen und festzustellen, daß ausgesprochene Alterszustände von *Balaenotus* bei *Balaenula* bereits im Zustande des Erwachsenseins und schließlich bei *Balaena* schon in frühester Jugend in Erscheinung treten, worauf noch einmal mit allem Nachdruck hingewiesen werden soll.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1942

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Abel Othenio

Artikel/Article: [Ein Beispiel für die Vorverlegung von Altersstadien in Jugendstadien im Laufe der Stammesgeschichte der Bartenwale. 237-248](#)