Die Evolutionsphasen Typogenese, Typostase und Typolyse im Lichte der neuesten Paläontologie

von

Oskar Kuhn, München

Mit 17 Abbildungen im Text

Etwa bis zum Jahre 1920 herrschte in der Paläontologie die Meinung vor, daß die Evolution fluktuierend, als Summierung kleinster Einzelschrittchen, abgelaufen sei. Der immer gravierender sich aufdrängende Befund, daß Zwischenglieder die Typen und Subtypen des verschiedensten Ranges nicht verbinden, forderte eine neue Interpretation des Ablaufs der Evolution. Hier ist nicht der Platz, zu theoretisieren, es soll nur an Hand der neuesten stammesgeschichtlichen paläontologischen Forschungen aufgezeigt werden, daß die Phasengliederung der Evolution zu den gesicherten Ergebnissen der Paläontologie gehört.

Als erster hat in Deutschland **E. Dacquè** mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß die von **Darwin** geforderten missing links von vornherein fehlen, ja nicht einmal gelebt haben können, da die Typenunterschiede viel zu groß sind, um sie durch allmähliche Umbildung erklären zu können. Er wies die Meinung zurück, daß man nur genügend Material im Laufe der Jahrzehnte in den Museen zusammentragen müsse, dann ergebe sich der postulierte, geschlossene Stammbaum von selbst. Im Jahre 1929 sagte mir einmal Prof. **Dacquè** scherzweise in einem in der damaligen „Alten Akademie" zu München (die samt ihren wertvollen Schätzen im Zweiten Weltkrieg zerstört, jetzt aber wieder aufgebaut und zugleich zweckentfremdet wurde) geführten Gespräch, die meisten seiner Kollegen erstrebten das Ziel, nachzuweisen, daß **Amoeba proteus** in die **Synonymik von Elephas primigenius** falle. Aber je mehr wir sammeln, so fügte er hinzu, um so mehr fallen unsere Stammbäume auseinander. Er verwies vor allem auf die ungeheueren Mengen von Ammoniten und anderen Wirbellosen, die in zuweilen mehrere 1000 m mächtigen kontinuierlichen marinen Gesteinsserien (ohne Sedimentationsunterbrechnung also!) aufgesammelt wurden und trotzdem keinen geschlossenen Stammbaum zuließen.

In den folgenden Jahren haben zwei weitere deutsch Paläontologen, **K. Beurlen** und **O. H. Schindewolf** das zuerst von **Dacquè** in aller Schärfe gesehene Problem weiter verfolgt und kamen zu denselben Folgerungen wie dieser, ohne allerdings, mit Ausnahme von **K.Beurlen**, gewisse metaphysische Folgerungen zu ziehen.

Schindewolf hat unter Hinweis auf das ungeheuere, systematisch aufgesammelte Material fossiler Wirbelloser in mächtigen Sedimentgesteinsfolgen, betont, daß das Fehlen der Übergänge ein primäres Faktum, nicht aber durch die Mangelhaftigkeit der Überlieferung, zu erklären sei. Seine Vorstellungen sind der Abb. 1 zu entnehmen. Er führte für die von ihm unterschiedenen drei Phasen der Evolution die Bezeichnung Typogenese (von anderer Seite wur-

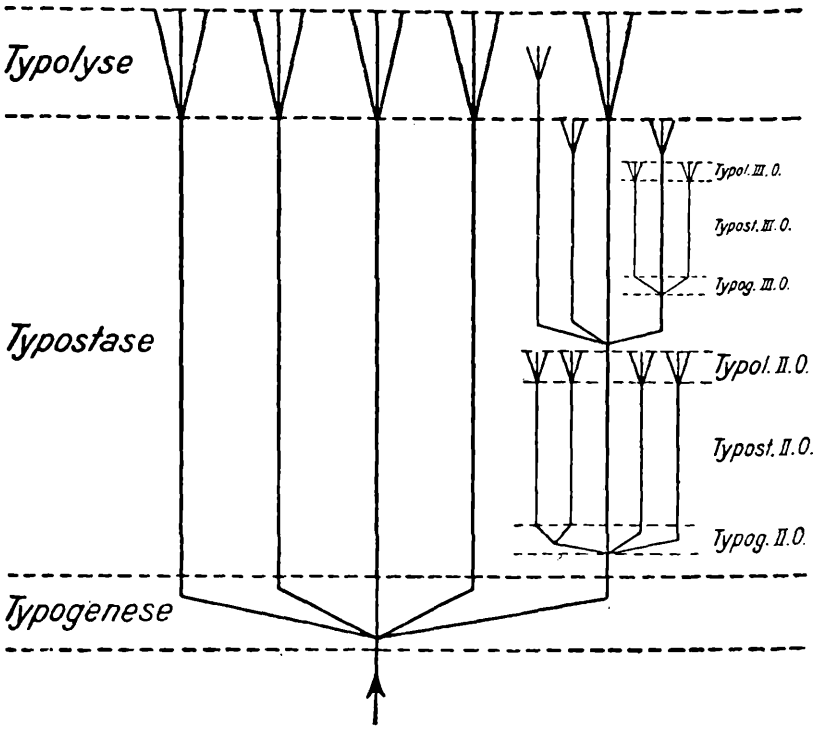


Abb. 1. Schema der stammesgeschichtlichen Phasengliederung.
Der Stamm zerfällt in einer kurzwährenden typogenetischen Phase sprunghaft in eine Anzahl von Unterstämmen oder Untertypen, deren Gefügemerkmale in der langgedehnten typostatischen Phase unverändert bleiben, in der kurzen typolytischen Endphase aber ihre feste Formbindung verlieren und mancherlei degenerative Absplitterungen zeitigen. Innerhalb der typostatischen Phase des umfassenden Typus treten, in der Abbildung nur bei dem rechten Unterstamme eingetragen, phyletische Zyklen niederen Ranges hervor mit Typogenesen, Typostasen und Typolysen II. Ordnung. Im Rahmen der Typostasen II. Ordnung gliedern sich weiterhin Typogenesen Typostasen und Typolysen III. Ordnung aus usf. Aus **Schindewolf** 1950.

den gleichbedeutende Begriffe wie Neomorphose, u. a. gebildet), Typostase (etwa dem Begriff der Orthogenese, d. h. der gleichgerichteten Abwandlung, nicht Umwandlung) und als dritte Phase die Typolyse (wie Hypertrophie des Geweihs oder der Stoßzähne, oder Aufgabe der Planspirale des Ammonitengehäuses) ein. Zu der aus **Schindewolf** übernommenen Darstellung (Abb. 1) ist nachzutragen, daß die zwischen den senkrecht stehenden Linien gezogenen schrägen Verbindungslinien der Typogenese, d. h. die explosiv vor sich gehende Neuformung von Typen und Untertypen verschiedensten Grades, darstellen, die in Wirklichkeit kein so großes Ausmaß hat, sondern besser als Punktreihe darzustellen wäre und nur eine gedachte Evolutionslinie darstellt.

Schindewolf hat an verschiedenen Beispielen dargetan, daß zu gewissen Zeiten weltweite sprunghafte Umformungen erfolgt sind. Er verweist vor allem auf den großen Faunenschnitt im Devon, der weltweit zu verfolgen ist. Hier treten plötzlich neue Formen auf, die alten erlöschen, wobei Übergänge zu den neuen Formen fehlen. Theoretisch kann man diese Tatsache nicht wegdiskutieren, man müßte denn annehmen, daß zu dieser Zeit weltweit der Meeresboden trockenlag, also keine Sedimentation erfolgen konnte, oder an anderen Stellen der Erde, die man noch nicht kennt, Übergangsserien mit Übergängen zu finden seien. Doch verbieten sich derartige Verlegenheitserklärungen von selbst.

Leider hat **Schindewolf** zu wenig Abbildungsmaterial seinen richtungsweisenden Werken, besonders dem Hauptwerk aus dem Jahre 1950, beigegeben. Ich habe daher (Kuhn 1966) versucht, eine große Anzahl Stammbäume zusammenzutragen, die eindeutig beweisen, daß die Stämme der Wirbellosen weder unter sich morphologisch zusammenhängen, noch daß innerhalb dieser zwischen den Typen und Subtypen, bis hinab zu den Familien, Übergänge vorhanden sind.

Beginnen wir mit einem Blick den Stammbaum der Pflanzen (Abb. 2) von dem bekannten Botaniker Axelrod aus dem Jahre 1959. Es ist geradezu niederschmetternd, zu sehen, auf welch' schwachen Füßen die Auffassung fluktuierender Entwicklung steht. Seither hat sich in den letzten 16 Jahren nichts durch neue Funde an dem von **Axelrod** gegebenen Bild geändert.

Bei den Wirbellosen (Evertebrata) kann ich mich in Hinblick auf meine soeben genannte Schrift kurz fassen. Wer weitere Belege sehen will, sei vor allem auf das große Werk von **Moore** und Mitarbeitern hingewiesen, in dem das ungeheuere Heer der Wirbellosen dargestellt wird, wobei der Text von zahllosen Abbildungen und Stammbäumen begleitet wird.

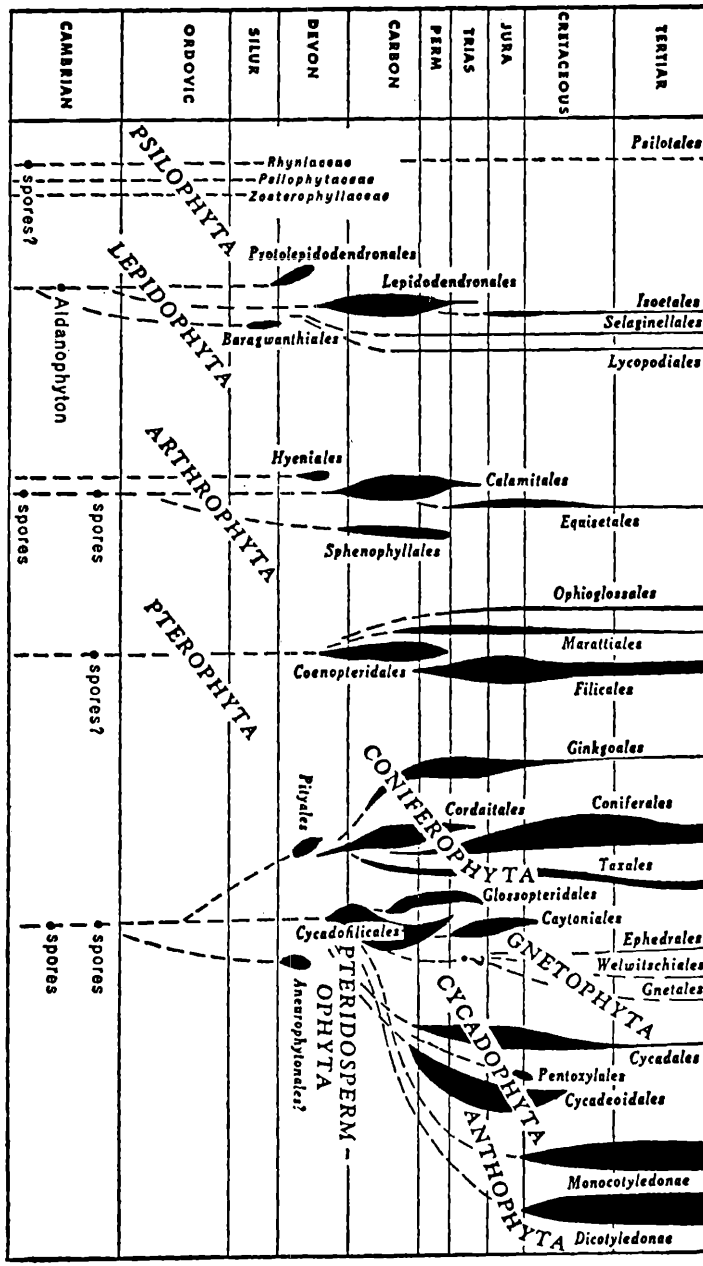
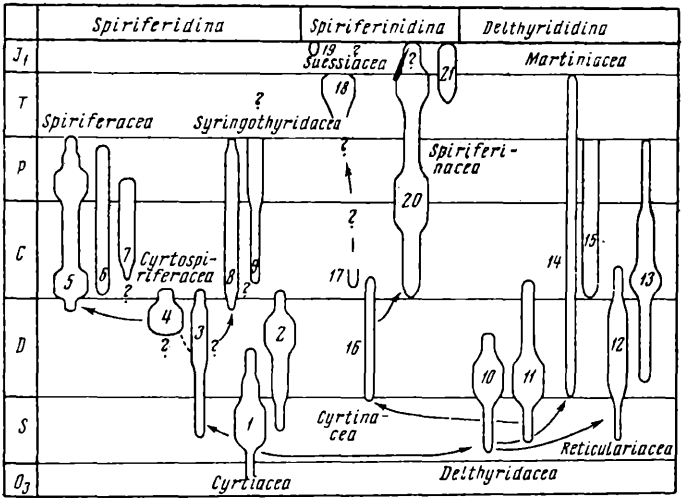


Abb. 2 Der Stammbaum der Pflanzen. Nach Axelrod 1959.



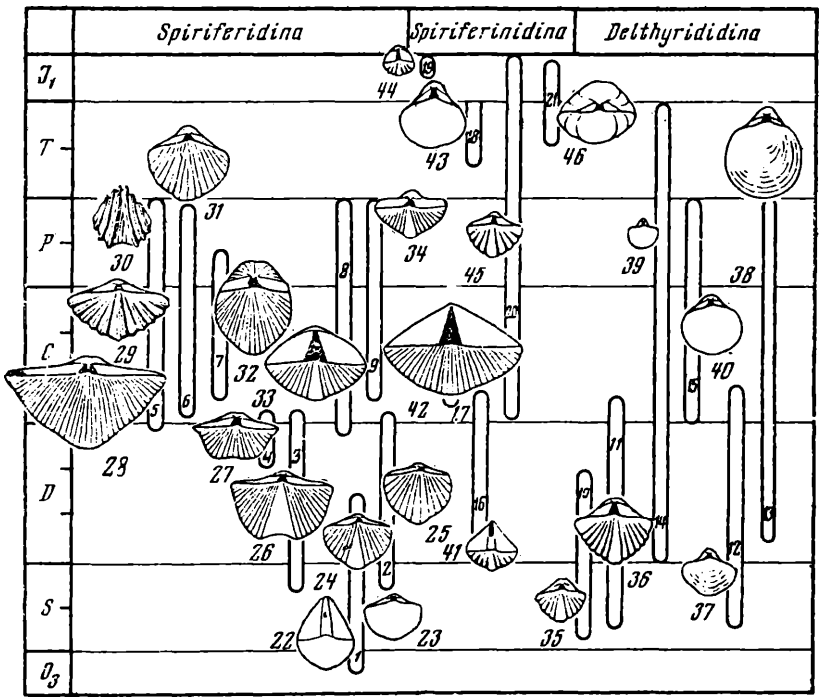


Abb. 3 Stammbaum einer Abteilung (Spiriferen) der Brachiopoden (Armfüsser). In der oberen Abbildung sind die stammesgeschichtlichen Beziehungen der einzelnen Gruppen dargestellt, in der unteren sind Abbildungen von typischen Vertretern dieser Gruppe eingezeichnet. Obere Abbildung mit

den folgenden Familien der Spiriferida: 1-Cyrtiidae, 2-Costispiriferidae, 3-Spinocyrtiidae, 4-Cyrtospiriferidae, 5-Spiriferidae, 6-Brachythyrididae, 7-Choristitidae, 8-Syringothyrididae, 9-Paeckelmanellidae, 10-Guerichellidae, 11-Delthyrididae, 12-Reticulariidae, 13-Elythidae, 14-Ambocoeliidae, 15-Martiniidae, 16-Cyrtinidae, 17-Davidsoninidae, 18-Laballidae, 19-Suessiidae, 20-Spiriferellinidae, 21-Spiriferinidae.

Unter Abbildung mit folgenden Gattungen der Spiriferida: 22-Cyrtia, 23-Eospirifer, 24-Striispirifer, 25-Costispirifer, 26-Spinocyrtia, 27-Cyrtospirifer, 28-Spirifer, 29-Neospirifer, 30-Spiriferella, 31-Brachythyris, 32-Choristites, 33-Syringothyris, 34-Pterospirifer, 35-Hewellella, 36-Delthyris, 37-Eoreticularia, 38-Permophricodothyris, 39-Ambocoelia, 40-Martinia, 41-Cyrtina, 42-Davidsonina, 43-Laballa, 44-Suessia, 45-Spiriferellina, 46-Spiriferina. Nach Ivanova (in Zhurn. Paeontol., Moskau) 1972.

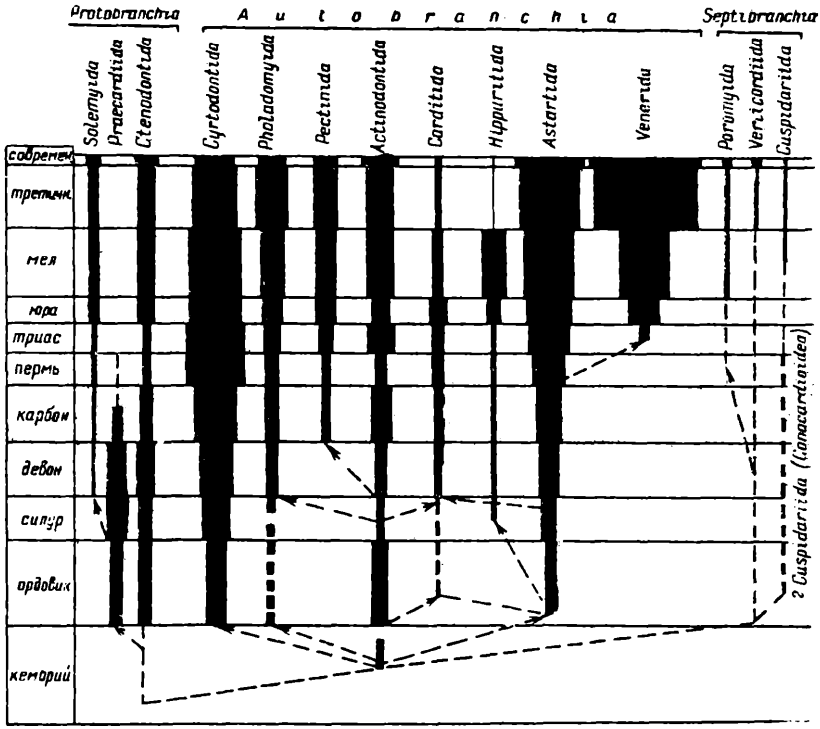


Abb. 4 Stammbaum der Muscheln, vom Kambrium bis Quartär reichend. Nach Zhurn. Paleont. Moskau, 1971,

Hier bringe ich zur Ergänzung zwei Stammbäume von Muscheln und Brachiopoden (Armfüßern) aus russischen Abhandlungen der jüngsten Jahre. Gerade aus der russischen Zeitschrift für Paläontologie (Zhurn. Paleontol., Moskau) ließen sich zahlreiche zu denselben Einsichten führende Stammbäume bringen, obwohl gerade in der UdSSR mehr die gegenteilige Meinung zu belegen versucht wird. (Abb. 3, 4).

Abb. 5 zeigt die Evolution der niederen Fische (bzw. Fischartigen) nach einem Stammbaum von dem kürzlich verstorbenen, lange Jahrzehnte führenden amerikanischen Wirbeltierpaläontologen **A. S. Romer,** der der Typologie ganz und gar abhold war. Um so bedeutsamer ist sein Stammbaum, der eigentlich eine Stammgarbe darstellt, da die verschiedenen Zweige nicht durch Verästelung aus einer Urform hervorgehen, sondern sich selbständig nebeneinander entwickeln, ohne daß man Übergänge kennen würde. Die beiden nächsten Abbildungen (6 und 7), dem bekannten russischen Handbuch der Paläontologie (Moskau 1964) entnommen, zeigen im Detail, wie die größeren, in Abb. 5 dargestellten Gruppen, sich im einzelnen in ganz abhängig voneinander existierenden Linien (auch hier trifft die Bezeichnung Stammgarbe, nicht Stammbaum zu) orthogenetisch abwandeln.

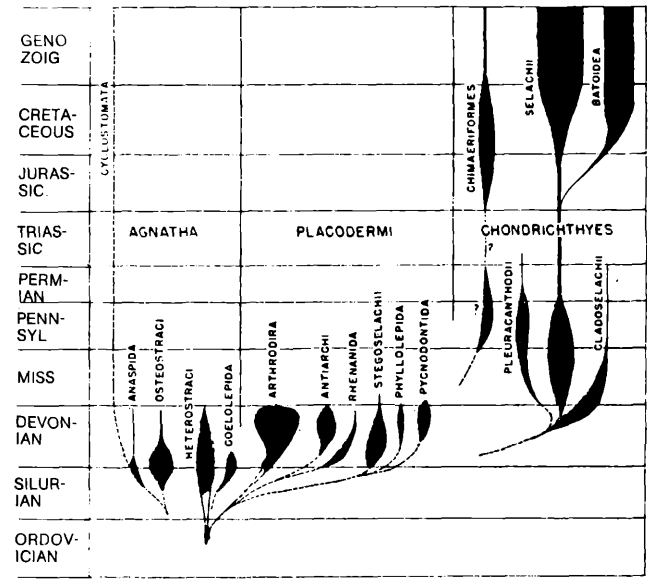


Abb. 5 Stammbaum der niederen Fische (Agnatha bis Haie). Nach A. S. Romer 1966.

Amphibien und Reptilien, die wir etwas näher betrachten wollen, lassen sich von Quastenflossern des Devon ableiten. Allerdings ist die Kluft zwischen beiden noch sehr groß, sie drückt sich vor allem im Extremitätenbau aus. Außerdem liegen noch schwierige, ungelöst gebliebene physiologische Probleme vor.

Ichthyostega, wohl aus jüngstem Devon Grönlands stammend, hat vor einigen Jahrzehnten großes Aufsehen erregt, da hier in der Schwanzflosse Radien, Reste des Kiemendeckelapparates, geteilte Gehirnkapsel und einige andere auf Fischahnen hinweisende Merkmale ausgebildet sind. Trotzdem ist die Kluft noch sehr groß. Ich kann Panchen nicht zustimen, der unlängst eine neue Amphibienordnung beschrieb und annahm, daß Formen dieser Art in der Mitte zwischen Fischen und Vierfüßern stehen. Abgesehen davon hat die beschriebene neue Ordnung keine Berechtigung.

Ichthyostega verhält sich zu den vermutlichen Fischahnen etwa wie der Urvogel Archaeopteryx zu den neuerdings als Ahnen angenommenen Coelurosauriern, Ichthyostega steht seinen Fischahnen sogar noch etwas ferner. Aber wir wollen festhalten, daß der Urvogel die Grenze Kriechtier - Vogel längst überschritten hat, ebenso wie Ichthyostega die Grenze Fisch - Amphib. Bei Archaeopteryx sind die Federn ein völliges Novum, deren Zustandekommen ungeklärt ist. Es handelt sich um einen höchst komplizierten Bau, der was seinen Komplikationsgrad anlangt, weit über dem der Reptilschuppe steht. Daneben ist das schwierige Problem zu losen, wie aus einem wechselwarmen ein warmblütiges Tier entsteht.

Bleiben wir kurz bei den Vogelfedern! Man weiss, daß das Vogelkleid oft eine überraschend anziehende Musterung hat, etwa beim Pfau. Doch liegen auch Muster vor, bei denen zahlreiche Federn zusammenwirken. Jede der an dem Muster beteiligten Federn hat eine an sich sinnlose, willkürlich erscheinende Färbung, oft nur ein kleiner randlicher Farbfleck. Aber in ihrer Gesamtheit bilden diese Federn mit ihren für sich genommenen willkürlich erscheinenden Mustern bzw. Farbflecken erstaunliche Gebilde, zuweilen direkte Prachtkleider. Man wird hier etwa an die aus der Zerschneidung eines Bildes entstandenen zahlreichen Stückchen erinnert, die auch keinen Sinn erkennen lassen, aber wieder zu einem Bild zusammengefügt sinnvolle, ästhetisch wohltuende Ganzheiten bilden. Mit Zufall ist hier sicher nicht zu rechnen.

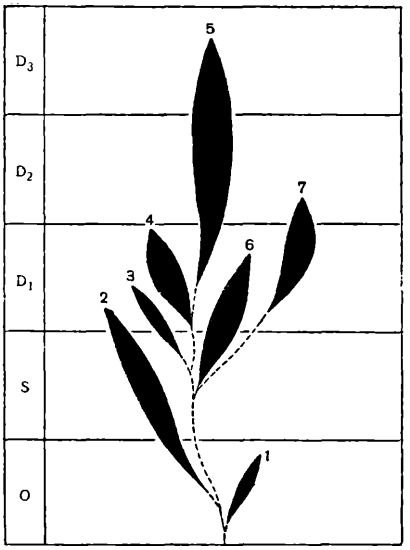


Abb. 6

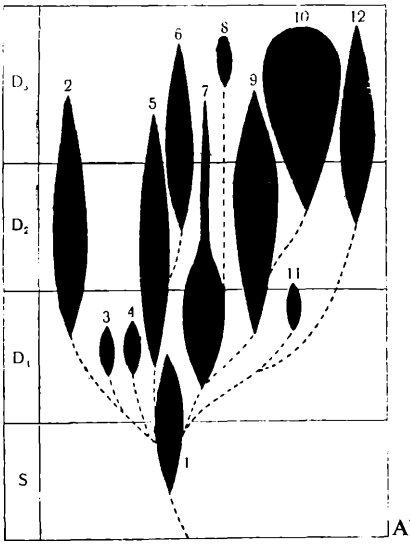


Abb. 7

Abb. 6 Stammbaum der Heterostraci, einer sehr primitiven gepanzerten Gruppe der Agnatha (Kieferlosen). Silur bis Devon. 1-Astraspidida, 2-Eriptychiida, 3-Traquairaspidida, 4-Pteraspidida, 5-Psammosteida, 6-Cyathaspidida, 7-Amphiaspidida. Aus Zhurn. Paleontol. Moskau 1964.

Abb. 7 Stammbaum der Placodermi, einer sehr primitiven Unterklasse der Fische, aus den die Haie hervorgingen. Silur - Devon. 1-Radotinida, 2-Gemuendinida, 3-Stensioeellida, 4-Palaeacanthaspidida, 5-Macropetalichthyida, 6-Ptyctodontida, 7-Arctolepidida, 8-Phyllolepidida, 9-Coccosteida, 10-Pachyosteida, 11-Kolymnaspidida, 12-Antiarchi. Aus Zhurn. Paleontol. Moskau 1964.

Das Problem der Entstehung der Tetrapoden sei hier nicht weiter verfolgt. Ich verweise auf den Stammbaum dieser Formen (Abb. 8), der zeigt, daß die sog. Hülsenwirbler (Lepospondylia), die ich in mehrere Unterklassen zerlegt habe, sehr selbständig einander gegenüber stehen. Am rätselhaftesten ist das Auftreten der schlangenförmigen Aistopoda im tiefen Karbon, die man eigentlich erst im Jura erwarten sollte. Ob Lepospondylia und die übrigen frühen Tetrapoden einen gemeinsamen Ursprung haben, möchte ich bezweifeln. Wahrscheinlich wurzeln sie in verschiedenen Gruppen der Quastenflosser. Fraglich ist die Berechtigung der Mixamphibia, aber die Tatsache, daß sie die einzigen Lepospondylia mit Doppelwirbeln sind (analog den Embolomeren), veranlaßte mich, sie zu einer Ordnung (Unterklasse) zu erheben. Auch auf das Problem

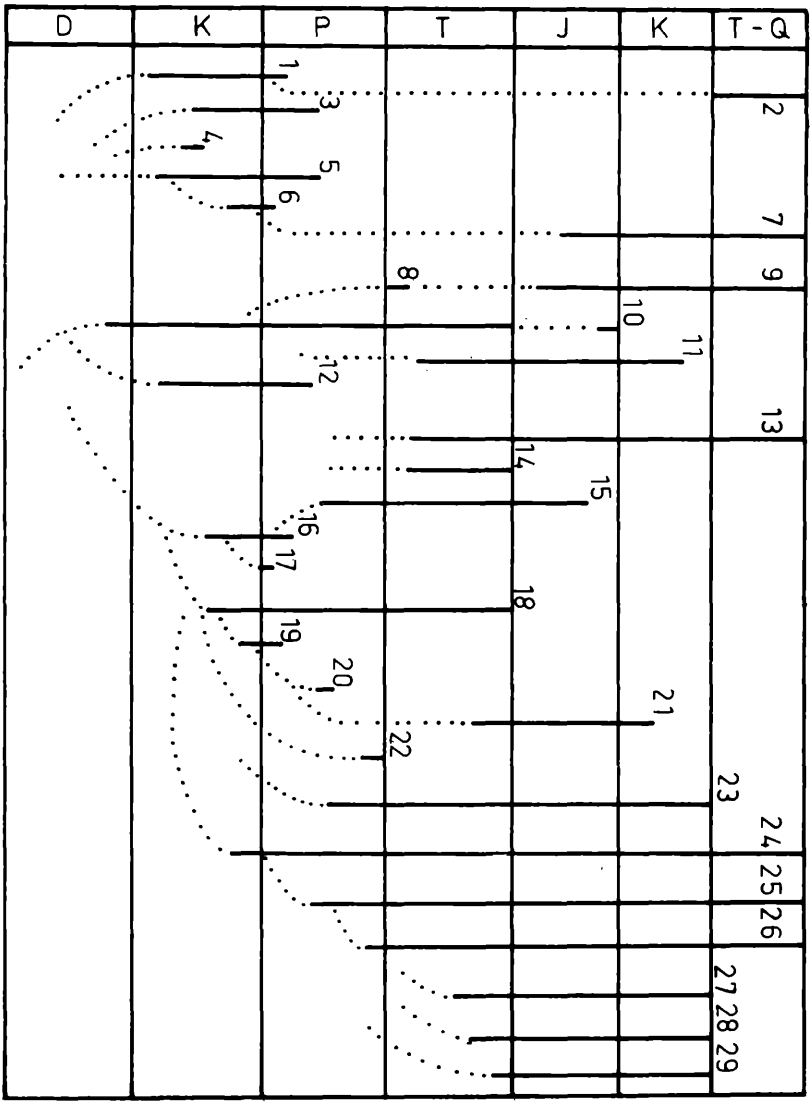


Abb. 8 Stammbaum der Amphibien und Reptilien. 1-Aistopoda, 2-Gymnophiona, 3-Nectridea, 4-Mixamphibia, 5-Microsauria, 6-Lysorophia, 7-Urodela, 8-Proanura, 9-Salientia, 10-Temnospondylia incl. Ichthyostegalia und Palaeostegalia?, 11-Ichthyosauria, 12-Amphibiosauria (Batrachosauria, Anthracosauria s. 1), 13-Testudines, 14-Placodontia, 15-Therapsida, 16-Pelycosauria, 17-Proganosauria (Mesosauria), 18-Cotylosauria (hier nicht in Ordnungen gegliedert), 19-Araeoscelidia, 20-Weigeltisauria, 21-Tri-

lophosauria, 22-Millerosauria, 23-Sauropterygia, 24-Rhynchocephalia, 25-Squamata, 26-Crocodylia, 27-Saurischia, 28-Ornithischia, 29-Pterosauria. Infolge der Zwischenschiebung verschiedener steriler kleinerer Ordnungen kommt der enge Zusammenhang zwischen Temnospondylia und Anthracosauria sowie zwischen diesen, Cotylosauria und Synapsida sowie Diapsida nicht recht zur Geltung. Original.

der Lissamphibia sei hier nicht weiter eingegangen, zumal die Tatsache, daß sich Froschlurche, Schwanzlurche und Gymnophionen selbständig gegenüber stehen und ganz verschiedenen Bau aufweisen (trotz gewisser, von **Romer** zusammengefaßter Gemeinsamkeiten, die man ja bei Vergleichen immer wieder finden kann), allgemein bekannt ist.

Die Unterklasse der Labyrinthodontia tritt früh im Karbon bzw. schon im Devon mit dem batrachomorphen Zweig der Temnospondylia und der Amphibiosauria (Anthrocosauria s. lat.; non Batrachosauria, präokk.), die zu den Reptilien hinführen, auf. Aus den Amphibiosauria dürften bereits im frühen Karbon die echten Reptilien hervorgegangen sein, die Unterklasse der Cotylosauria. Neuerdings setzt sich die von mir vertretene Meinung, daß die Cotylosauria (Stammreptilien) eine Unterklasse darstellen, die mit den Anapsida nicht übereinstimmt, immer mehr durch (vgl. **Demathieu & Haubold** 1974, Freiberger Forschungshefte, C 298, S. 51).

Die Unterklasse der Cotylosauromorpha ist schwer zu definieren. Die primitivste Ordnung sind die Captorhinomorpha, die im frühen Oberkarbon beginnen und nach neuesten Erkenntnissen in das hohe Perm reichen. Hierher gehören die Hylonomidae (Romeriidae) als primitivste Familie, die die eigentlichen „Stammreptilien" darstellen, aus denen sicher eine größere Anzahl Reptilienordnungen abzuleiten ist, aber mit Sicherheit nur die Synapsida, Araeoscelidia und wohl auch die Diapsida.

Über die Stellung der Diadectosauria **Case** 1911 ist noch keine abschließende Meinung möglich. Ihr postkraniales Skelett ist reptilhaft, der Schädelbau amphibienhaft. Die Ordnung der Diadectomorpha Watson ist heterogen und daher aufzulösen. Die Procolophonomorpha, bestehend aus Preiasaurida und Procolophonida, unterscheiden sich sehr stark im Bau des Hinterhaupts und haben wohl nur sehr entfernte Ahnen. Anthracosauria und Seymouriamorpha sind keine selbständigen Ordnungen, sie bilden vielmehr mit einigen recht spezialisierten Gruppen, wahrscheinlich unter Einschluß der Diadectosauria, die Ordnung Amphibiosauria (Anthracosauria s. str., Batrachosauria präokk). Es scheint heute festzustehen, daß aus den Gephyrostegida (ich erinnere an den neuerdings von Boy aus dem Namur beschriebenen Bruktererpeton) noch im Unterkarbon die primitivsten Reptilien, die Hylonomidae (Romeriidae) hervorgegangen sind. Auf das Problem der Aufgabe der Metamorphose in diesem Geschehen kann nicht eingegangen werden.

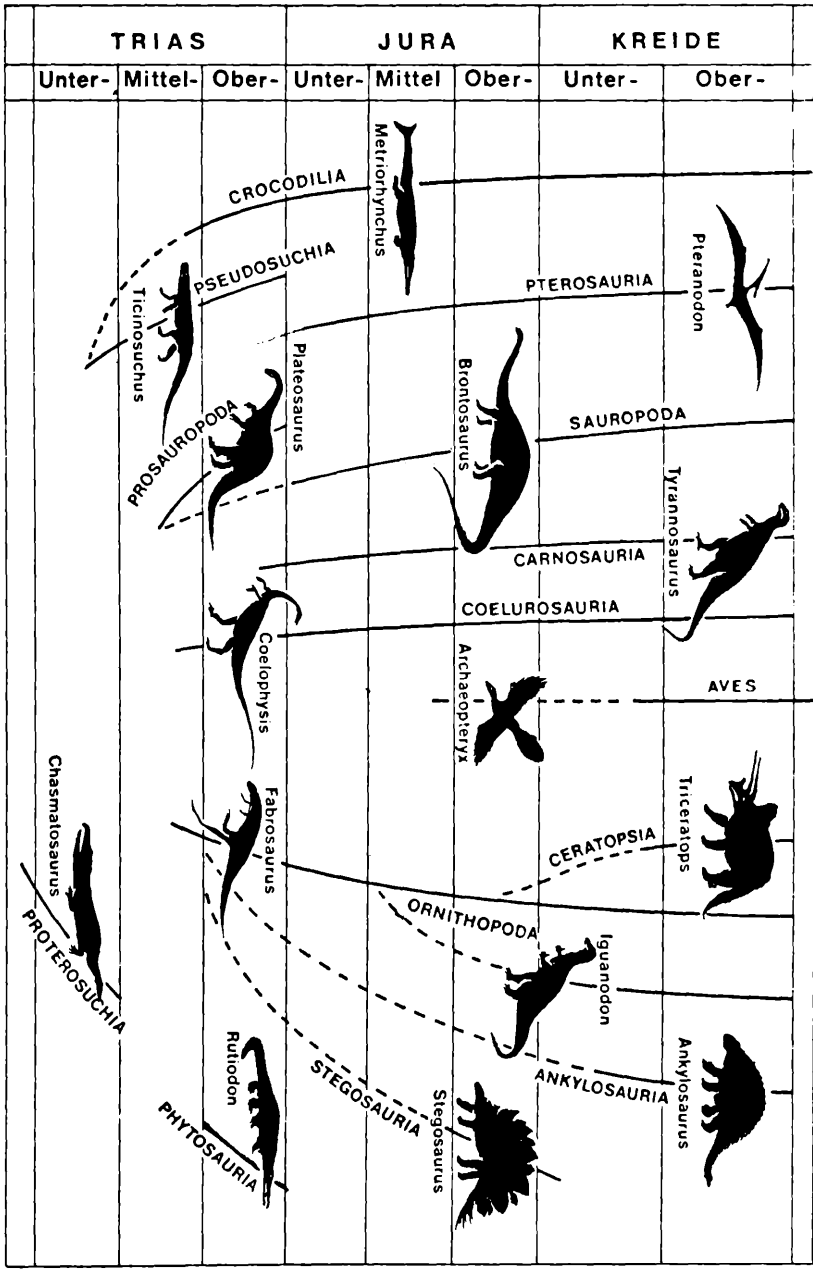

TRIAS
JURA
KREIDE
Unter-
Mittel-
Ober-
Unter-
Mittel
Ober-
Unter-
Ober-
CROCODILIA
Metriorhynchus
PSEUDOSUCHIA
Ticinosuchus
PTEROSAURIA
Pteranodon
Plateosaurus
PROSAUROPODA
Brontosaurus
SAUROPODA
Tyrannosaurus
CARNOSAURIA
COELUROSAURIA
Coelophysis
Archaeopteryx
AVES
Chasmatosaurus
Fabrosaurus
Triceratops
CERATOPSIA
ORNITHOPODA
PROTEROSUCHIA
Iguanodon
Rutiodon
STEGOSAURIA
ANKYLOSAURIA
Ankylosaurus
PHYTOSAURIA
Stegosaurus

Abb. 9

Abb. 9 Stammbaum der Archosauria. Nach **B. Krebs** 1974. Zu bemerken ist, daß die Vögel von den Coelurosauriern abstammen, die Phytosauria reichen in den Buntsandstein, die Stegosauria beginnen schon im Lias (Unterer Jura). Die Pterosauria sind neuerdings schon im Keuper (Nor) aufgefunden worden.

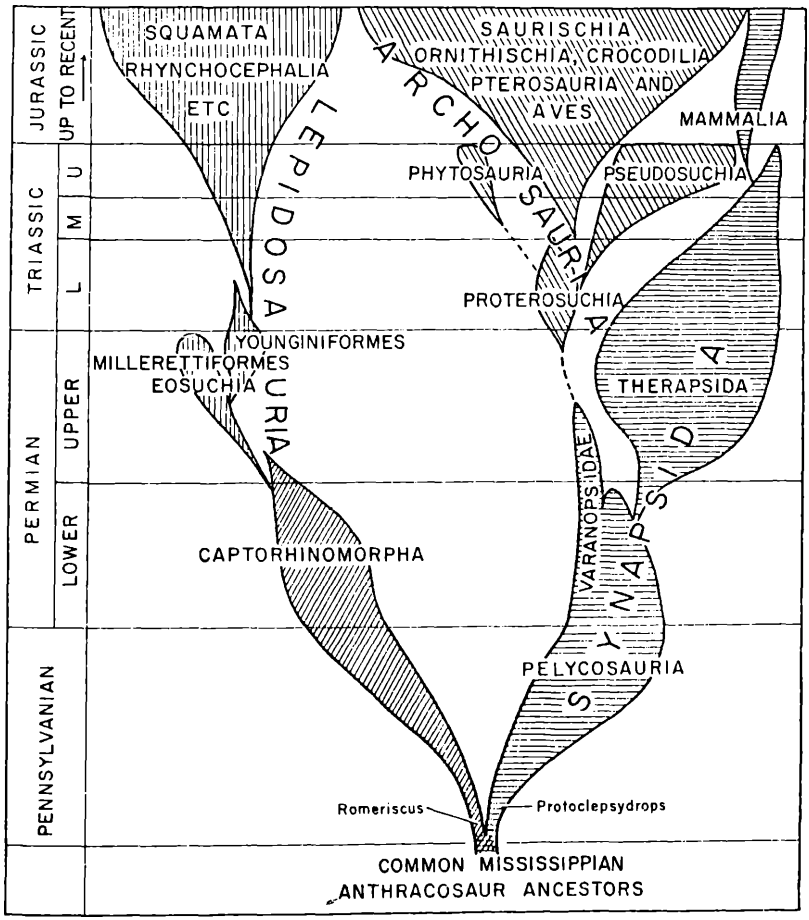


Abb. 10 Auffassung des verschiedenen Ursprungs der Archosauria und Lepidosauria. Heute aufgegeben. Nach O. Reig 1970.

Das Problem der Promillerosauria kann hier nicht verfolgt werden, doch steht fest, daß sie nicht mit den eigentlichen Millerosauria, die eine wohl ausgebildete untere Schläfengrube besitzen, vereinigt werden können. Letztere sind ein steriler Seitenzweig, der irgendwie mit den Lepidosauria zusammenhängen mag. Jeden-

falls kann man aus den Millerosauria keine weiteren Reptilgruppen ableiten, was vor allem **E. Kuhn-Schnyder** betont hat. In diesem Zusammenhang zeigt sich wieder einmal, wie recht **E. Dacquè** hatte, als er sagte, daß unsere Stammbäume immer mehr auseinanderfallen, je mehr Material aufgefunden wird. Er, als der führende Kopf der auch noch unter **F. Broili** rein morphologisch- deskriptiv eingestellten Zittelschen Schule, die ihren eigentlichen, genialen Begründer in **Albert Oppel** hat, gehört neben **Driesch, Wolff** und **Uexküll** zu den geistreichsten Vertretern der nichtmechanistischen Biologie.

Neuerdings ist die Frage aufgetaucht, ob nicht die von **Romer** so eingehend untersuchten und zu den Captorhinomorpha gestellten Limnosceliden Amphibiosauria seien. Doch ist diese Frage noch zu klären.

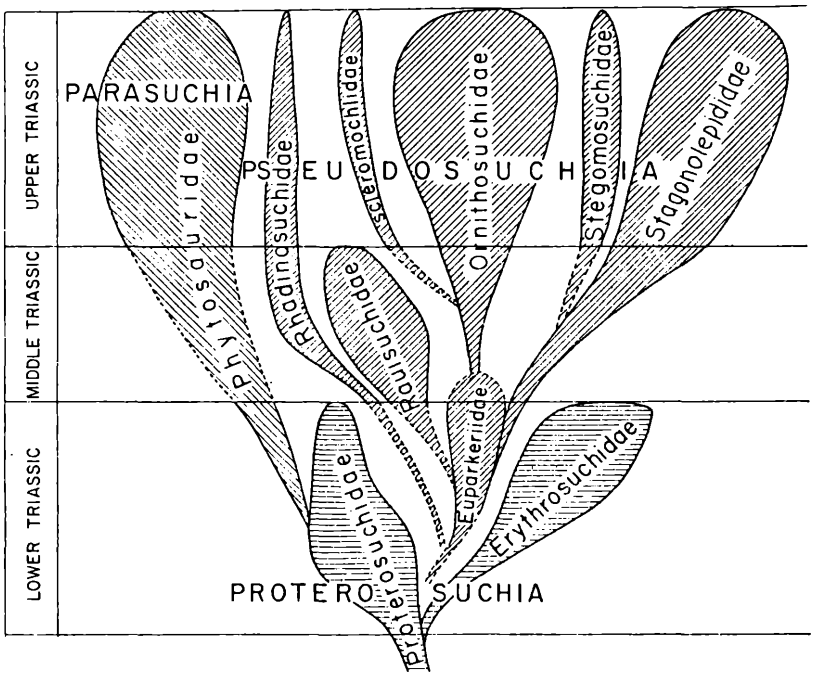


Abb. 11 Stammbaum der Pseudosuchia. Nach O. Reig 1970.

Was nun die Unterklasse Synapsida angeht, so steht wohl fest, daß sie sprunghaft aus den Hylonomiden hervorgegangen sind. Hervorzuheben ist, daß schon im Karbon alle 4 Gruppen der Pelycosauria nebeneinander bestehen. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß **F. v. Huene** (1940) die Lage richtig beurteilte, wenn

er die Proganosauria (Mesosauria) als aquatilen Seitenzweig der Pelycosauria betrachtete.

Zu entfallen haben die Bolosauria. Hier zeigt sich in geradezu klassischer Weise, wie man zu völligen Fehlbeurteilungen kommt, wenn man aus dem Fossilmaterial zuviel herauszulesen bzw. hineinzulegen versucht; **Watson**, ein genialer Wirbeltierpaläontologe, hat die kaum bestimmbaren Reste von **Bolosaurus** in einer Weise rekonstruiert, daß man geradezu gezwungen war, sie als eigene Ordnung und Unterklasse zu betrachten.

Werfen wir noch einen Blick auf die Pelycosauria, die zusammen mit den Therapsida die Unterklasse Synapsida bilden. Ich stimme der Ansicht bei, daß die Pelycosauria 4 Unterordnungen enthalten, nämlich Sphenacodontida, Ophiacodontida, Caseasaurida und Edaphosaurida.

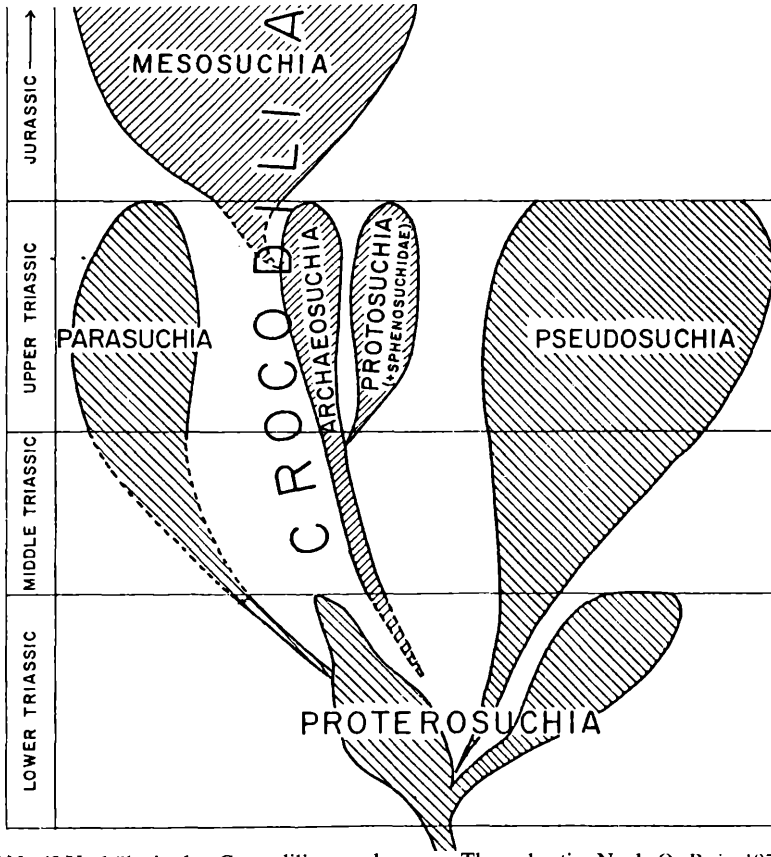


Abb. 12 Verhältnis der Crocodilier zu den sog. Thecodontia. Nach O. Reig 1970.

Völlig abzulehnen ist die Vereinigung der Cotylosauromorpha und Testudines zu einer einzigen Unterklasse Anapsida. Die Schildkröten sind eine so einmaliger Typ, wie etwa die Froschlurche, daß man sie nur als eine Unterklasse auffassen kann. Im übrigen ist keineswegs bewiesen, daß die Schildkröten von den Captorhinomorphen abstammen. Ihr Schädeldach neigt zu starken Einbuchtungen, das heißt zur Reduktion der Dermalknochen von caudal und ventral, so daß schließlich Formen entstehen konnten, bei denen eine Art Temporalbogen übrigbleiben konnte. Wer dächte da nicht an Goethes Verse aus der Metaporphose der Tiere (1806):
Zweck sein selbst ist jeglichs Tier, vollkommen entspringt es aus dem Schoß der Natur und zeugt vollkommene Kinder.
Alle Glieder bilden sich aus nach ewgen Gesetzen,
Und die seltenste Form bewahrt im Geheimen das Urbild.

Was den Ursprung der Testudines angeht, so herrscht keinerlei Sicherheit. Die Angabe von Bergounioux, daß bereits im Perm von Autun in Frankreich eine Schildkröte vorkomme, beruht auf einer Verkennung des Schildkrötenpanzers mit einer Geode.

Fährten aus dem deutschen Buntsandstein, die Haubold, der führende Erforscher vorzeitlicher Fährten beschrieben hat, werden zwar nicht allgemein als Schildkrötenfährten anerkannt, doch ist die Richtigkeit von Haubolds Deutung sehr viel wahrscheinlicher geworden, als neuerdings Wild Panzerreste zweifelloser Schildkröten aus dem oberen Muschelkalk von Kulmbach (Oberfranken) nachgewiesen hat.

M. Mlynarski hat soeben in seinem Beitrag Testudines (Handbuch der Paläoherpetol., i. Dr.) darauf hingewiesen, daß die über 20 bekannten Schildkrötenfamilien alle sehr selbständig einander gegenüber stehen und keine von der anderen abzuleiten ist. Echte Trionychia gibt es entgegen **Bergounioux** im Jura noch nicht.

Leider ist die Revision der deutschen Triasschildkröten (**Stegochelys** = **Triassochelys, Proterochersis, Proganochelys Psammochelys** = **Chelytherium**, **Saurischiocomes**, **Entoplastrites**; **Chelyzoon** ist als Synonym zu **Tanystropheus** zu streichen) immer noch nicht erfolgt.

Ich halte es für sehr unwahrscheinlich, daß **Triassochelys** und **Proganochelys** dieselbe Gattung darstellen, zumal die Schädelumrisse beider in den Rekontruktionen von **Jaekel** (die weitgehend verfehlt ist und z. B. die Opisthotica an ganz falscher Stelle einzeichnet) und **E. Kuhn- Schnyder** sehr verschiedene Proportionen aufweisen. Auch die Auffassung, daß diese Tiere schon Schwimmflossen statt der zu erwartenden Gehfüße hatten, lehne ich ab.

Eunotosaurus sollte endlich aus dem Kreise der Schildkröten verschwinden, es handelt sich um einen Captorhinomorphen, der sogar in einem großen Werk der Herpetologie neuerdings wieder als Vertreter der Chelonomorpha auftritt.

Die Arbeit von **B. Krebs** (Die Naturwiss., 1974) gibt Anlaß, auf die Archosauria etwas näher einzugehen. **Krebs** hat das große Verdienst, auf das einmalige Fußgelenk der Krokodile hingewiesen zu haben. Er hat es auch bei gewissen Vertretern der triassischen Reptilordnung Thecodontia, nachgewiesen und schlägt daher vor, Formen mit diesem Fußgelenk als Ordnung, die er Suchia nennt, zusammenzufassen. Das ist unmöglich; wenn die Ansicht von **Krebs** richtig wäre, müßte der alte Name Crocodylia beibehalten werden. Die

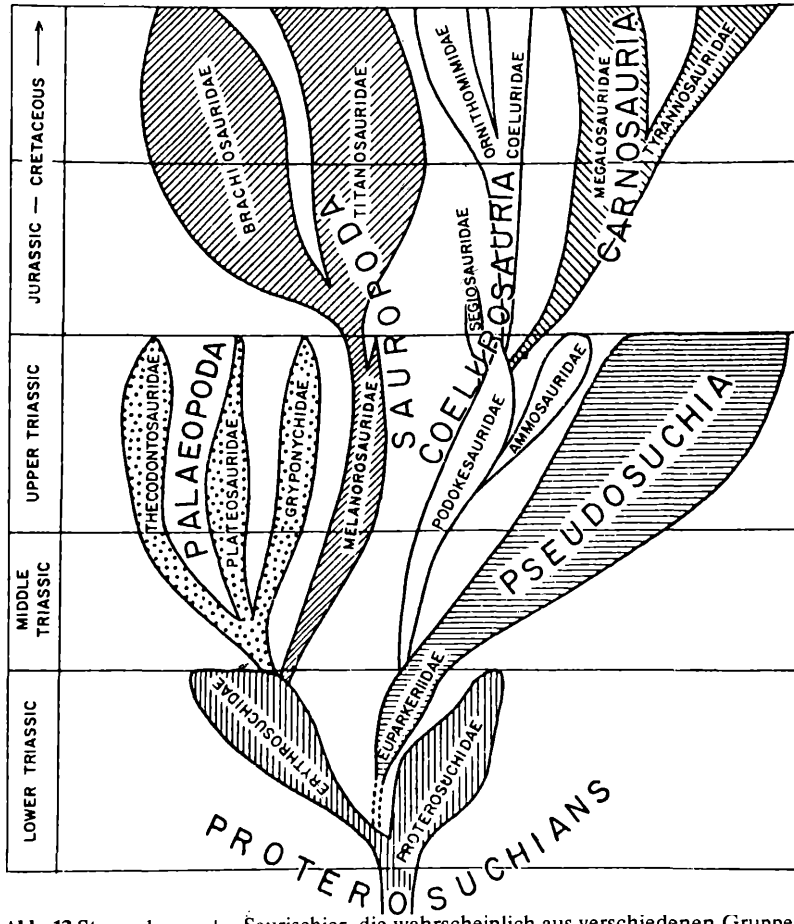


Abb. 13 Stammbaum der Saurischier, die wahrscheinlich aus verschiedenen Gruppen der Thecodontier hervorgegangen sind. Nach O. Reig 1970.

Auffassung von **Krebs** involviert die Konsequenz, die bisher zu den Theocodontia (Abb. 11 - 13) gestellten Proterosuchida und Parasuchida (Phytosaurida), wo dieses Fußgelenk noch nicht nachgewiesen ist, als eigene Ordnungen abzutrennen, wozu wegen der zu geringen Differenzen gegenüber den Thecodontia (die bekanntlich außer ihres triassischen Alters nicht viele Sondermerkmale aufweisen) keine Veranlassung besteht. Bei den Phytosaurida ist das Fußgelenk noch unbekannt, bei den Proterosuchia wohl noch unspezialisiert.

Ich schlage daher vor, innerhalb der Ordnung Crocodylia, die im obersten Perm einzusetzen scheint (falls die dort gefundenen Reste nicht, wie einige andere Proterosuchia Eosuchia sein sollten), eine Anzahl Unterordnungen zu unterscheiden, von denen die Parasuchida, Proterosuchida, Pseudosuchida (vielfach weiter aufgeteilt) und die Unterordnungen der bisherigen Crocodylia wie Eusuchida, Mesosuchida usw. allgemein anerkannt sein dürften.

Übrigens zeigt der von **Krebs** (1974 Abb. 9) entworfene Stammbaum der Archosauria, daß man Zwischenglieder nicht kennt. Zu dem Stammbaum von **Krebs** ist noch zu sagen, daß die Pterosauria bereits im Nor beginnen, die Stegosaurier reichen bis an das Ende der Kreide und beginnen früh im Lias, die Vögel haben ihren Ursprung bei den Coelurosauriern und die Phytosauria beginnen schon im Buntsandstein. Eine Durchsicht von **Jaekels** Beschreibung von **Mesorhinosuchus** (**Mesorhinus** präokk.) zeigt, daß nach eingehenden petrographischen Untersuchungen und Rücksprache mit **E. Fraas** das in Göttingen während des letzten Krieges zerstörte Original tatsächlich aus dem Buntsandstein von Bernburg in der DDR stammt, von wo auch **Trachelosaurus** und verschiedene Temnospondylier bekannt wurden. Wieso man auf die Idee kam, daß **Mesorhinosuchus** aus dem Keuper gar aus der Gegend von Bamberg stamme, ist mir völlig unklar, ebenso, wie dieser Fund dann seinen Weg ausgerechnet nach Göttingen genommen haben sollte.

Es kann heute als gesichert gelten, daß Archosauria und Lepidosauria gemeinsamen Ursprung haben und die Bezeichnung Diapsida wieder Berechtigung hat. Nur haben sich die Archosauria und Lepidosauria in so verschiedener Weise differenziert, daß man sie besser als eigene Subklassen auffaßt. Den Ursprung beider bilden die Eosuchida, die ältesten Diapsida, die man jetzt sogar schon aus dem Oberkarbon der USA kennt. Sie gehen übergangslos wohl aus den Hylonomiden (Romeriiden) hervor. Mit dem russischen Handbuch Osnŏvy Paleontologij (Moskau 1966) in Übereinstimmung zähle ich, da die Unterschiede zu gering sind, die Eosuchida als Unterordnung zu den Rhynchocephalia. Zweifellos stehen sich die

beiden sehr viel näher, als die auch in einer Ordnung Ornithischia zusammengefaßten Ceratopsia, Stegosauria, Ankylosauria und Ornithopoda (Abb. 9).
Die weitere Aufgliederung der Rhynchocephalida als der primitivsten Diapsida bzw. Lepidosauria ist noch kontrovers, nach meiner Auffassung hat man mindestens die Unterordnungen Eosuchida, Sphenodontida, Rhynchosaurida, Pleurosaurida und Champsosaurida auseinander zu halten. Sicher gehören auch die Thalattosaurida hierher (keine Squamata!).

Neben den Rhynchocephalia bilden die Squamata eine weitere Ordnung der Lepidosauria. Neuerdings werden hier die drei Ordnungen Lacertilia (Sauria), Ophidia (Serpentes) und Amphisbaenia unterschieden, doch liegen nur Subordines vor. Die Sauria beginnen schon sehr früh im Mittelperm mit der Infraordo Protorosurida bzw. Prolacertilida, denen dann die selbständigen „Giraffenhalsechsen" Tanysitrachelida, die Mosasaurida (Pythonomorphida, aus Varanen hervorgegangen) sowie 4 weitere, vorwiegend rezente Infraordines folgen, die man neuerdings alle schon im Jura nachweisen kann.

Broomia bildet eine Art Zwischenglied zwischen Eosuchida und echten Rhynchocephalen.

In der Aufgliederung der hier genannten Gruppen ging **R. Hoffstetter** (in **Piveteau**, Paris 1954) besonders weit, er hat z. B. Serpentes Clarazisauria, Choristodera (Champsosaurida), usw., für Ordnungen gehalten.

Als gesichert kann gelten, daß die Sauropterygia primär diapsid waren. Als erster hat der geniale **O. Jaekel** diese Auffassung vertreten. Später hat sie **E. Kuhn- Schnyder** bestätigt. Ob man sie mit den Diapsida, deren Berechtigung neuerdings wieder **Westphal** bestätigt hat, vereinigen kann, ist noch ungeklärt, solange die Herkunft der schon im Mittelperm existierenden Sauropterygia (hier **Nothosauravus Kuhn**), ungeklärt ist. Wahrscheinlich muß man die Sauropterygia auch weiterhin als selbständige Unterklasse Sauropterygiomorpha betrachten, die wohl unabhängig von den eigentlichen Diapsida entstanden ist.

Die Gliederung der Saurischia (Abb. 13), der Pseudosuchia (Abb. 11), der Crocodylia (Abb. 12) und der Ornithischia (Abb. 14) bietet noch mancherlei Probleme. Problematisch sind die Prosauropoda, da man den Eindruck hat, daß die Sauropoda primär quadruped sind und sich nicht von bipeden Prosauropoden ableiten lassen. So lebt wohl die alte Gruppe der Theropoden (Prosauropoden, Coelurosaurier und Carnosaurier) wieder auf.

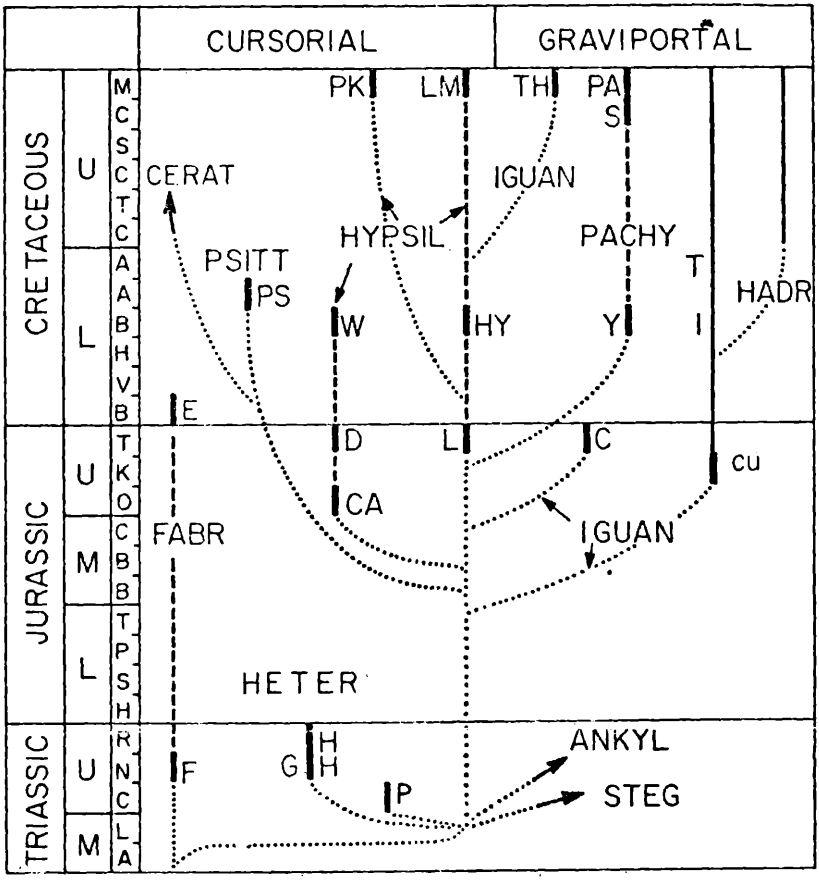


Abb. 14 Stammbaum der Ornithischier. Nach P. M. Galton 1974. Ankyl Ankylosauria, Cerat Ceratopsia, Fabr. Fabrosauridae, Hadr Hadrosauridea, Heter Heterodontosauridea, Hypsil Hypsilophodontidae, Iguan Iguanodontidae, Pachy Pachycephalosauridae, Psitt Psittacosauridae, Steg Stegosauria. Genera: C Camptosaurus, CU Cumnoria, D Dryosaurus und Dysalotosaurus, E Echinodon, F Fabrosaurus, G Geranosuarus und Lycorhinus, H Heterodontosaurus, HY Hypsilophodon, I Iguanodon, L Laosaurus, P Pisanosaurus, PA Pachycephalosaurus, PK Parksosaurus, PS Psittacosaurus, S Stegoceras, T Tenontosaurus, TH Thescelosaurus, W Hypsilophodontide aus dem Wealden, Y Yaverlandia. Durchgezogene Linien bedeuten durchgehend vorhandene Funde, Linie aus Strichen bedeutet nicht belegte, aber gesicherte Zusammenhänge, Punktreihen nehmen ungesicherte Zusammenhänge an.

Abb. 15 Die Zusammenhänge der Ordnungen der höheren Säugetiere (Placentalia). Nach A. S. Romer 1966.

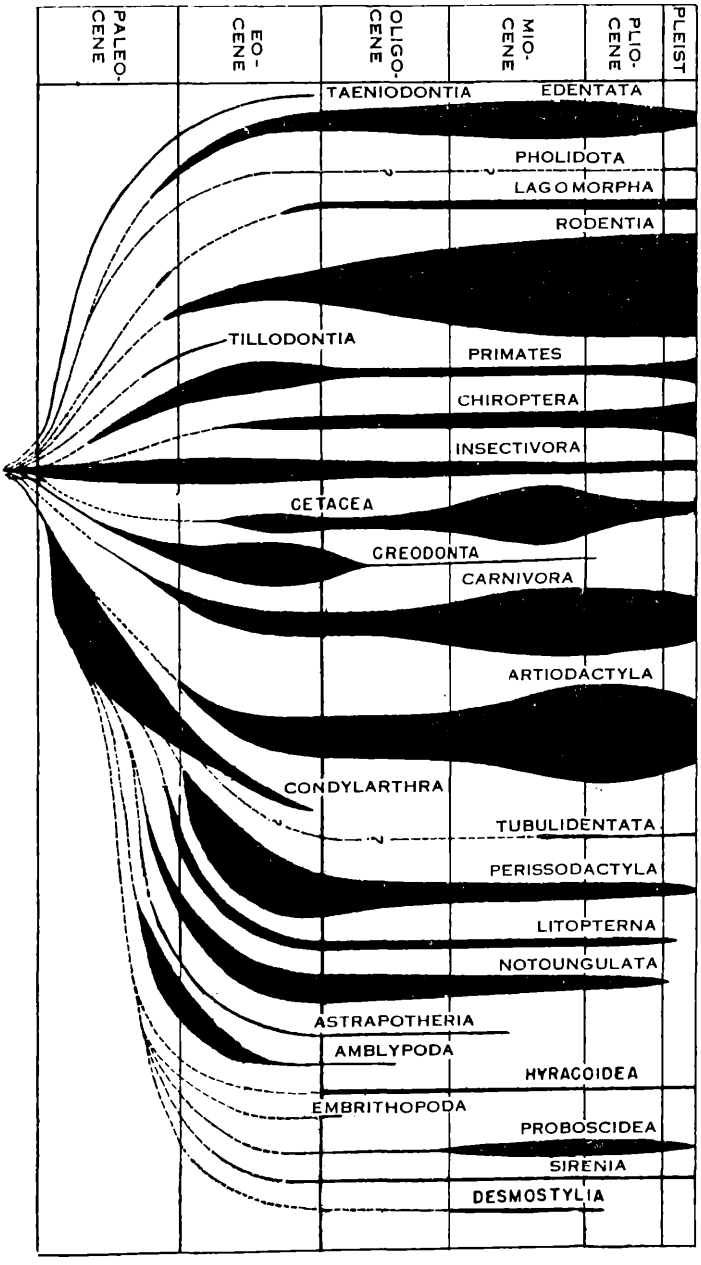

PALEO-CENE
EO-CENE
OLIGO-CENE
MIO-CENE
PLIO-CENE
PLEIST
TAENIODONTIA
EDENTATA
PHOLIDOTA
LAGOMORPHA
RODENTIA
TILLODONTIA
PRIMATES
CHIROPTERA
INSECTIVORA
CETACEA
CREODONTA
CARNIVORA
ARTIODACTYLA
CONDYLARTHRA
TUBULIDENTATA
PERISSODACTYLA
LITOPTERNA
NOTOUNGULATA
ASTRAPOTHERIA
AMBLYPODA
HYRACOIDEA
EMBRITHOPODA
PROBOSCIDEA
SIRENIA
DESMOSTYLIA

Abb. 15

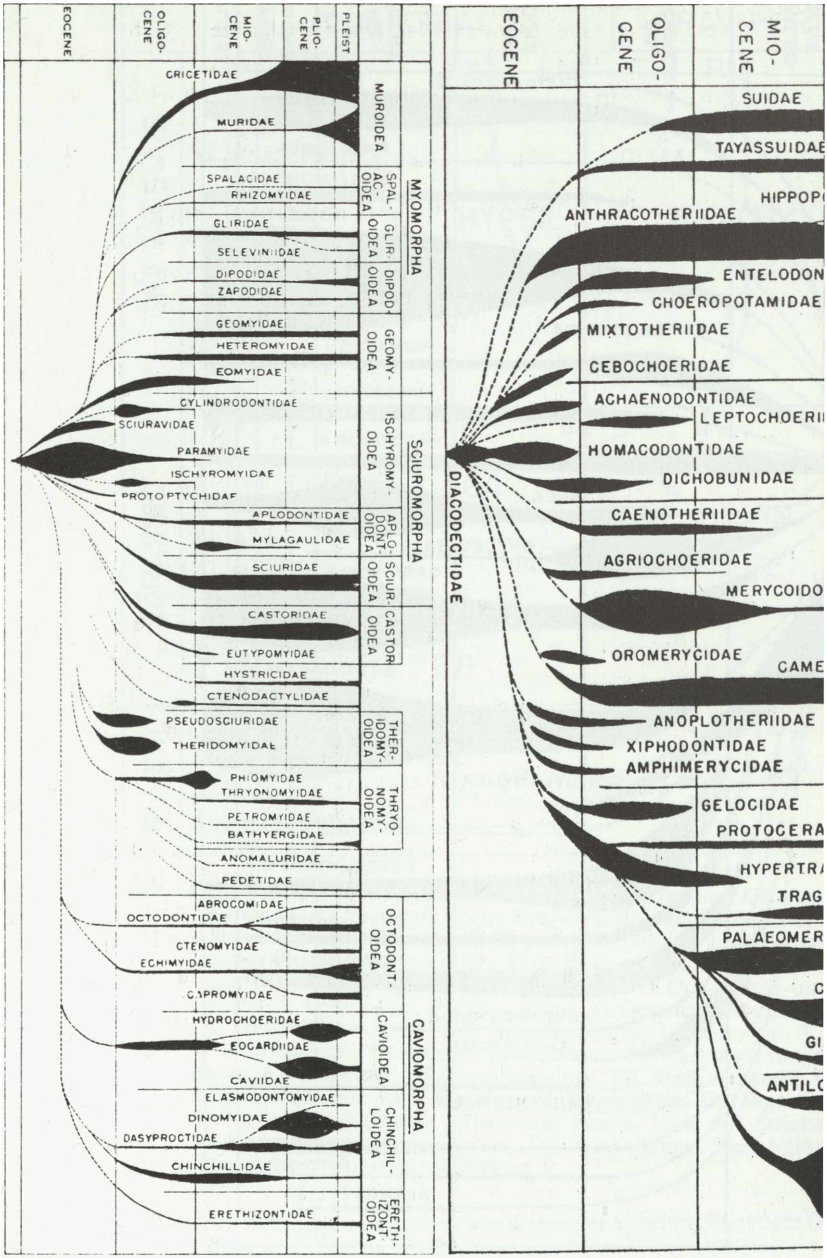

EOCENE
OLIGO-CENE
MIO-CENE
PLIO-CENE
PLEIST
MYOMORPHA
SCIUROMORPHA
CAVIOMORPHA
MURIOIDEA
SPALACIDEA
GLIRIDEA
DIPODIDEA
GEOMYIDEA
ISCHYROMYIDEA
APLODONTIDEA
SCIURIDEA
CASTORIDEA
THERIDOMYIDEA
THRYONOMYIDEA
OCTODONTIDEA
CAVIOIDEA
CHINCHILLOIDEA
ERETHIZONTIDEA
CRICETIDAE
MURIDAE
SPALACIDAE
RHIZOMYIDAE
GLIRIDAE
SELEVINIIDAE
DIPODIDAE
ZAPODIDAE
GEOMYIDAE
HETEROMYIDAE
EOMYIDAE
CYLINDRODONTIDAE
SCIURAVIDAE
PARAMYIDAE
ISCHYROMYIDAE
PROTOPTYCHIDAE
APLODONTIDAE
MYLAGAULIDAE
SCIURIDAE
CASTORIDAE
EUTYPOMYIDAE
HYSTRICIDAE
CTENODACTYLIDAE
PSEUDOSCIURIDAE
THERIDOMYIDAE
PHIOMYIDAE
THRYONOMYIDAE
PETROMYIDAE
BATHYERGIDAE
ANOMALURIDAE
PEDETIDAE
ABROCOMIDAE
OCTODONTIDAE
CTENOMYIDAE
ECHIMYIDAE
CAPROMYIDAE
HYDROCHOERIDAE
EOCARDIIDAE
CAVIIDAE
ELASMODONTOMYIDAE
DINOMYIDAE
DASYPROCTIDAE
CHINCHILLIDAE
ERETHIZONTIDAE
EOCENE
OLIGO-CENE
MIO-CENE
SUIDAE
TAYASSUIDAE
HIPPOP
ANTHRACOTHERIIDAE
ENTELODON
CHOEROPOTAMIDAE
MIXTOTHERIIDAE
CEBOCHOERIDAE
ACHAENODONTIDAE
LEPTOCHOERI
HOMACODONTIDAE
DICHOBUNIDAE
DIACODECTIDAE
CAENOTHERIIDAE
AGRIOCHOERIDAE
MERYCOIDO
OROMERYCIDAE
CAME
ANOPLOTHERIIDAE
XIPHODONTIDAE
AMPHIMERYCIDAE
GELOCIDAE
PROTOCERA
HYPERTR
TRAG
PALAEOMER
C
GI
ANTILO

Abb. 16

Abb. 16 Zusammenhänge der verschiedenen Gruppen der Nagetiere (Rodentia), Paleocän bis Jetztzeit. Nach A. S. Romer 1966.
Abb. 17 Zusammenhänge der Paarhufer (Artiodactyla), Eocän bis Jetztzeit. Nach A. S. Romer 1966.

Völlig selbständig stehen sich die 4 Unterordnungen der Ornithischia (Abb. 14) gegenüber, es sind die Ornithopoda, Ankylosaurida, Stegosaurida und Ceratopsida, Übergänge sind nicht bekannt. Es ist ein wesentlicher Fortschritt der Paläontologie, erkannt zu haben, daß die Ornithischia sehr viel früher als man bislang geglaubt hat, nämlich schon in der Mitteltrias auftreten, dasselbe gilt für die Saurischia. Als größte Sensation ist in diesem Zusammenhang zu verzeichnen, daß die Pterosauria bereits in der Norstufe des Keupers (Obertrias) auftreten; die noch zu bearbeitende, ausgezeichnet erhaltene Gattung aus dem Keuper Italiens steht **Dimorphodon** aus dem Lias sehr nahe. Wann innerhalb der Pterosauria das Haarkleid und die Warmblütigkeit erworben wurden (auch bei Saurischia?), ist noch ungeklärt. Es handelt sich hier um eine offenbar mehrfach aufgetretene fundamentale Umstellung, die auch bei Entstehung der Säugetiere aus den Therapsida und der Vögel aus den Dinosauriern, und zwar den Coelurosauriern, erfolgt ist.

Auch die Ordnungen der Vögel stehen übergangslos nebeneinander (vgl. **Kuhn,** Neue Brehmbücherei). Würde man bei der Aufstellung der Vogelordnungen denselben Maßstab aufstellen wie bei den übrigen Wirbeltierklassen, dann würden höchstens 4-5 Vogelordnungen Berechtigung haben. So haben leider Spezialisten aus den ungeheueren Heer der in sich geschlossenen, in erster Linie durch Federn gekennzeichneten Wirbeltiergruppe weit über 20 Ordnungen geschaffen, die sicher meist nur Unterordnungen oder noch kleinere systematische Einheiten darstellen.

Eine wichtige neue Erkenntnis ist, daß die Vögel nicht von den Pseudosuchia, sondern von den Coelurosauria, einer Gruppe der theropoden Dinosaurier (Saurischier) abstammen. Die Argumente für diese neue Auffassung hat vor allem **Ostrom** geliefert, **Wellnhofer** hat sie anläßlich der Beschreibung des neuesten Urvogelskelettes bestätigt (1974).

Kurz sei noch auf die Säugetiere eingegangen, die in der oberen Trias aus den Therapsiden hervorgegangen sind (Abb. 10). Ich übernehme hier einen Stammbaum von **A. S. Romer** (Abb. 15), aus dem einwandfrei hervorgeht, daß die Ordnungen der höheren Säugetiere (Placentalia) nicht durch allmähliche Übergänge verbunden sind.

Zwei weitere Stammbäume, ebenfalls von **A. S. Romer,** zeigen, daß auch die Ordnungen der Nagetiere (Abb. 16) und der Paarhufer (Abb. 17) eine große Anzahl von Familien enthalten, die alle sprunghaft auftreten.

Als Schlußfolgerung halten wir mit **O. H. Schindewolf** (1950) fest: „Die stammesgeschichtliche Entfaltung verläuft nicht in gleichmäßigem, langsamem Tempo. Sie zeigt vielmehr eine ausgesprochene Periodizität, eine Gliederung in die drei nach Entwicklungsgeschwindigkeit, -vermögen und -verlauf verschiedenen Phasen der Typogenese, Typostase und Typolyse.

Die ausschlaggebende Periode von entscheidendem Einfluß auf die späteren Entwicklungsschicksale ist die der Typogenese. Mit hochgesteigerter Entwicklungsgeschwindigkeit und schlagartiger Vermehrung der Formenmannigfaltigkeit, ohne lange Ketten verbindender Übergangsformen werden in ihr durch tiefgreifende Umgestaltung der typenbestimmenden Merkmale neue Organisationsgefüge hervorgebracht. Der Klassentypus zerfällt in dieser typogenetischen Periode unmittelbar nach seinem Erscheinen sprunghaft in die Untertypen der in ihm enthaltenen Ordnungen, diese wiederum zerlegen sich alsbald in die der Unterordnungen bzw. Familien usf.

Die ältere Vorstellung allmählich, gleitender Merkmals- und Artumprägung ist also auf diese stammesgeschichtliche Phase nicht anwendbar. **Das eigentliche Problem der Stammesentwicklung verschiebt sich damit von der bisher in den Vordergrund gerückten „Entstehung der Arten" auf die Herausgestaltung der durchgreifenden, unvermittelten Typen-Unterschiede,** die es zu verstehen und aufzuklären gilt".

Literatur

Kuhn, O.: Die vorzeitlichen Wirbellosen. 123 S., 65 Abb., Krailling bei München 1966.

Moore, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. - Ab 1964 25 Vol.

Romer, A. S.: Osteology of the reptiles. 772 S., 248 Abb., Chicago 1956.
Vertebrate Paleontology, ed. 3, 468 S., 443 Abb., Chicago-London 1966.

Schindewolf, O. H.: Grundfragen der Paläontologie. 506 S., Stuttgart 1950.

Zoller, H.: Die Befreiung vom wissenschaftlichen Glauben. 144 S., Freiburg (Herderbücherei) 1974.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bericht der naturforschenden Gesellschaft Bamberg

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: 49

Autor(en)/Author(s): Kuhn Oskar

Artikel/Article: Die Evolutionsphasen Typogenese, Typostase und lypolyse im Lichte der neuesten Paläontologie 49-72