LVI. Bericht Naturf. Gesellschaft Bamberg, S. 110 181, 1981

Vom Panzerfisch zum Menschen, Evolutionszyklen in der Geschichte der Wirbeltiere

von Oskar KUHN, München

Es geht vorüber, eh' ich's gewahr werde,
Und verwandelt sich, eh' ich's merke.

Goethe 1830 (aus Hiob)

Die Evolution des Menschen wurde schon in so vielen Arbeiten erörtert, daß die Frage auftauchen muß, ob denn eine erneute Darstellung unserer Stammesgeschichte am Platze ist. Ich glaube ja! Fast alle Schriften über unsere Evolution beginnen bei den frühtertiären Primaten, nur selten blickt man weiter, nur ganz ausnahmsweise einmal sieht man sich auch nach den entferntesten Verwandten des Menschen im Reiche der Wirbeltiere um. Ich beginne als Paläontologe damit, die ältesten Dokumente der Wirbeltiere, es sind das die Panzerfische aus dem Ordovizium bis Devon, daraufhin zu prüfen, ob sie in unsere Evolution passen. Wenn man schon eine alle Wesen umfassende Evolution annimmt, muß man natürlich so weit wie möglich zurückgehen, auch wenn die ältesten Zeugnisse uralten Wirbeltierlebens - man gibt heute ihr Alter mit rund 450 Millionen Jahren an - noch sehr spärlich sind und uns höchst fremdartig erscheinen müssen, wie die kleinen, seltsamen Anaspida. Von hier geht es dann weiter zu den Acanthodi und Crossopterygiern, wo wir erstmals sicheren Boden betreten, und weiter zu den Uramphibien, Reptilien und Säugetierahnen.

Die Lehre von den Evolutionszyklen bestätigt sich, alle zum Menschen führenden Glieder dieser langen Kette stellen in sich geschlossene, deutlich abgesetzte Einheiten dar. Aus der deutschsprachigen Literatur kenne ich keine derartige Arbeit. Vor 40 Jahren hat der bekannte Tübinger Paläontologe F. v. HUENE mehrmals Stammbäume der Wirbeltiere publiziert, die von den ersten Anfängen bis hin zum Menschen führen. Diesen betrachtete F. v. HUENE, ein bibelfester Protestant, als Krone der

Schöpfung. Darin stimmte er mit anderen Naturforschern, von L. OKEN bis hin zu E. DACQUÉ, überein, wenn er auch die Seitenzweige des Stammbaums nicht ausdrücklich als Nebenprodukte, als Hobelspäne der Menschwerdung bezeichnete. Eine Auffassung, die übrigens nicht so einfach übernommen werden kann, wenn man bedenkt, daß das Pflanzenreich nicht sehr viel weniger Formenreichtum hervorgebracht hat, wofür die Tatsache verantwortlich ist, daß sich bei den Pflanzen, im Gegensatz zu den Tieren, alle Organe vorwiegend nach außen ausbreiten und entfalten. Man denke nur an Blätter und Blüten und die bei Tieren verborgenen, "eingefalteten", nicht ausgefalteten Organe der Fortpflanzung und Ernährung.

F. v. HUENE, den ich als meinen Freund bezeichnen darf (ich habe wochenlang in seinem Tübinger Haus Gastfreundschaft genossen und konnte uneingeschränkt seine reiche Bibliothek benutzen), achte leider einen Fehler, er hat in seinen Stammbäumen nicht hervorgehoben, wie lange eine Gruppe tatsächlich lebte und wieweit Verwandtschaftsbeziehungen sicher nachgewiesen oder nur wahrscheinlich sind. Doch das alles ändert an seinen einmaligen Verdiensten für die Paläoherpetologie nicht das geringste. Noch mit 80 Jahren schrieb er ein ausgezeichnetes, dickes Buch über die fossilen Saurier.

W.K. GREGORY, ein genialer amerikanischer Wirbeltierpaläontologe hat einige umfassende Werke zu unserem Thema veröffentlicht, sie liegen schon z.T. 50 Jahre zurück. GREGORY war Darwinist, er glaubte an einen kontinuierlichen Evolutionsvorgang, während ich als Typologe die "Lücken" im Stammbaum nicht verniedliche, sondern als primär bedingt ansehe und sie geradezu hervorhebe. Die Evolution verlief in großen Evolutionszyklen, jeder Zyklus ist vom anderen abgegrenzt, baut jedoch auf dem vorausgehenden auf. Jeder, der unvoreingenommen die Evolutionszeugen, die Fossilien betrachtet, muß zugeben, daß die großen Überlieferungslücken primäre sind, nicht sekundär bedingt durch Zufälle bei der Einbettung der vorzeitlichen Wesen in das Sediment oder durch noch unzureichendes Aufsammeln der Fossilien im Gelände. K. BEURLEN hat das erst vor wenigen Jahren im 53. Bericht der Naturf. Gesellschaft (Bamberg 1978) überzeugend dargelegt. Gerade er war es, der in der Paläontologie eine Wende herbeigeführt hat. Er erkannte, daß die Evolution nicht kontinuierlich von den primitivsten zu den höchst entwickelten Formen hin, sondern

deutlich gegliedert, in Form von Evolutionszyklen, verlief. Jeder neue Zyklus beginnt unvermittelt, abrupt, er bezeichnet diesen Vorgang als Neomorphose, identisch mit Typogenese. Die neuen, verjugendlichten stets klein beginnenden Formenreihen schließen an ältere, mit großen, hochspezialisierten Endgliedern an, wobei jeweils die Spezialisationen frühontogenetisch zurückgenommen werden. Die Schwierigkeiten, die bisher immer die Spezialisationskreuzungen der Vorstellung eines kontinuierlichen Evolutionsablaufs boten, fallen somit weg. Jede neue Reihe ist ein völliger Neubeginn. Das kann ich bei der hier vorgelegten Studie über die Evolution des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere bestätigen.

Wie ich unlängst lesen konnte, hat jetzt auch ein bekannter ungarischer Biologe (M. MONOSTERI 1979) festgestellt, "alle Tierstämme sind von Anfang an getrennt und eine Rückführung der Stämme auf gemeinsame Vorfahren ist durch keine einzige Tatsache belegt".

Den Wert der Vergleichenden Anatomie, ich meine hier vor allem die Typologie im Sinne TROLLS, und der Embryologie erkenne ich durchaus an, aber die Paläontologie muß entscheiden. Nur glaube kein Paläontologe, daß mit der Aneinanderreihung der Formen schon alles geklärt ist! Das Knochengerüst ist ja nur ein Teil des Ganzen, die moderne Biologie hat Tatsachen uns Licht gebracht, etwa die lange, besonders von PORTMANN betonte Foetalzeit des Menschen, die ebenso wie das Faktorenproblem schon außerhalb des Rahmens der Paläontologie liegt. Letztere stellt in erster Linie Tatsachen fest, Fakten: es ist formal so, die Evolution verlief wirklich, aber nicht so, wie man lange glaubte, indem man ans Wunderbare grenzende Formenreihen nach dem Schema Alopex (lateinisch Fuchs) - Pix - Pax - Pux - Fuchs konstruierte.

Aus der Embryonalgeschichte (Ontogenese) des menschlichen Keimlings seine Stammesgeschichte abzulesen ist unmöglich, das "Biogenetische Grundgesetz" Ernst HAECKELS trifft nicht zu. Es werden in der Ontogenese niemals geschlechtsreife Volltierstadien wiederholt, es besteht nur Ähnlichkeit zwischen noch nicht geschlechtsreifen Embryonalstadien! Die Embryonalentwicklung wiederholt also keineswegs die ganze Geschichte der Tierwelt bzw. der menschlichen Phylogenese. E. BLECHSCHMIDT (Vom Ei zum Embryo, Rororo 1970) hat nachgewiesen, daß das Menschsein schon vom Tag der Befruchtung an beginnt.

Würde die menschliche Ontogenese tierische Formen aus der Stammesgeschichte wiederholen, dann müßte unser Embryo eine l a n g e Schnauzenpartie aufweisen, das ist aber nicht der Fall. Er hat vielmehr einen gerundeten Schädel, der bei uns zeitlebens erhalten bleibt, bei den Affen hingegen baut sich an den auch dort rundlichen Embryonalschädel erst allmählich die tierische Schnauze an, Der Mensch ist also eine e m b r y o n a l e F o r m, vor allem was den Schädel betrifft; auch sonst bleibt er auf sehr primitiver, d.h. der idealen Ausgangsform sehr nahestehender Stufe stehen. So hat er im Gegensatz zu vielen Säugetieren noch alle 4 Zahnsorten, die Knochen des Unterarms und Unterschenkels sind noch getrennt, das Schlüsselbein ist noch vorhanden, die beiden Extremitätenpaare sind noch 5-fingerig, usw.

Den Rundschädel unseres Embryos weisen alle Wirbeltiere mehr oder weniger auf (Abb. 20, in KUHN, Evolution 1981), bei den Säugetieren ist sie als Anpassung an den Geburtsvorgang aufzufassen, sie steht in scharfem Gegensatz zu HAECKELS biogenetischem Grundgesetz, denn die Ahnen der Säugetiere waren langschnauzige Insektenfresser bzw. Proinsectivora.

Die Vergleichende Anatomie, die lange auf die Paläontologie keine Rücksicht nahm bzw. nehmen konnte (erst neuerdings hat A.S. ROMER eine entscheidende Wende herbeigeführt), stellte sich die Evolution des Menschen durch die Wirbeltierreihe hindurch folgendermaßen vor:

Evolutionszyklen auf dem Wege von den Agnathen zum Menschen

A. Nach Auffassung der Vergleichenden Anatomie	B. Nach Erkenntnissen der Paläontologie
Affen	Affen
Halbaffen	Halbaffen
Insektenfresser	Insektenfresser
	Pantotheria
	Ictidosauria
	Bauriamorpha
	Therocephalia
Reptilien	Eotheriodontia ?
	Sphenacodontia
	Captorhinomorpha (Hylonomiden)
Amphibien	Anthracosauria
Lungenfische	Crossopterygier (Rhipidistia)
Ganoiden	Acanthodier ?
Haie	
Cyclostomen	Anaspida
Acranier (Amphioxus)	

W.F. GUTMANN, aus dessen Publikantionen ich einige Abbildungen hier gebe (Abb. 2 - 4 part.), bringt neuerdings wieder eine physikalistische Evolutionstheorie ins Spiele, die bereits J. ILLIES (Schöpfung oder Evolution, Zürich 1979, S. 52, 53) in seiner souveränen Art abgewiesen hat. GUTMANN's Position geht sehr klar auch aus seinen Abbildungen und den beigegebenen Erläuterungen, die ich z.T. wörtlich hier wiedergebe, hervor. Er vertritt eine durchaus funktionalistische Auffassung, er spricht von einem hydrodynamischen Minimum, er sucht eine biomechanische und funktionelle Begründung der Evolution. Er spricht auch von konstruktiven Zwängen bei der Extremitätengliederung. Hingegen mißt er den paläontologischen Dokumenten nicht den Stellenwert bei, wie ich. Ich lehne diese Funktionalisierung der Form ab, wie W. TROLL sehe ich in der Morphologie eine a k a u s a l e W i s s e n s c h a f t, der Bauplan geht nicht in Funktion, nicht in Physiologie auf. Morphologie ist nicht das, was sich physiologisch noch nicht erklären läßt, sondern das, was sich physiologisch überhaupt nicht erklären läßt. Typus ist etwas ganz willkürliches, einer Melodie vergleichbar, die fertig auftritt und nun Abwandlungen, nicht Umwandlungen erfährt. Wäre GUTMANN's von DARWIN übernommene Auffassung richtig, dann hätten sich bestenfalls funktionelle, adaptive Einheitsformen bilden können, das kriechende, das laufende, das schwimmende, das fliegende Tier; ja, ich glaube, mit Hilfe von Darwins Prinzipien wäre bestenfalls Amöben entstanden. Wer könnte nicht aufs höchste erstaunt sein, wenn er sieht, wie etwa die Wirbeltiere auf verschiedenen Evolutionsstufen dieselben Funktionstypen ausgebildet haben:

	Reptilien	Säugetiere
Fischform	Ichthyosaurier	Wale, Sirenen
Flugform	Flugsaurier	Fledermäuse
Wolfsform	Synapsida u.a.	Raubtiere u.a.
Gürteltierform	Schildkröten	Gürteltiere
bipede Laufform	viele Dinosaurier	Känguruhs
plumpe Walroßform	Huftiere und Notoungulata z.T.	viele Anomodontier
Robbenform	Robben	viele Sauropterygier

Darüber hinaus haben die Flugform nicht nur die Fledermäuse und Flugsaurier, sondern auch die Vögel und Insekten angenommen. Wir sehen, der Typus ist etwas Autonomes, ich möchte sagen "Irrationales", der sich nach Möglichkeit der in ihm liegenden Grundverfassung in alle Lagen von Lebensmöglichkeiten, von Milieus hinein entfaltet. Anpassung tritt hier erst ganz sekundär in Erscheinung.

Die Dauer der Evolution

Es gilt heute als ausgemacht, daß die von der radiometrischen (früher radioaktiven) Altersbestimmungsmethode gelieferten Werte der Weisheit letzter Schluß sind. Wohin man sieht, überall findet man die Dauer der einzelnen Formationen in Jahrmillionen angegeben. Wenn man aber die Werte, die man für die Dauer einer Formation oder einzelnen Schicht auf Grund geologisch-sedimentologischer Überlegungen erzielt, mit den allgemein anerkannten Millionenwerten vergleicht, dann stößt man auf ganz überraschende Unterschiede der angegebenen Zeitdauer. Ich will ein Beispiel geben: der Jura in Franken, den ich seit 55 Jahren sehr intensiv untersuche, hat rund 1000 m Mächtigkeit, mögen es auch 2000 oder 3000 m sein, am Ergebnis ändert sich nichts! Nehmen wir also an, der Jura habe

rund 50 Millionen Jahre gedauert (auch heute noch findet man schwankende Angaben), dann hätten sich, wie eine einfache Rechnung zeigt, also 1.000.000 mm Sediment in 50.000.000 Jahren gebildet, also 0,02 mm Sediment pro Jahr. Zieht man nun organogene Ablagerungen, wie Schwamm- oder Korallenriffe heran, die pro Jahr, wie mir gesagt wurde, kaum um mehr als 1 - 2 mm gewachsen sein dürften, dann kommt man ebenfalls zu sehr kurzer Bildungsdauer, wenn sich auch keine "exakten" Werte erzielen lassen. Andere, rhythmisch oder zyklisch (Sedimentationszyklen!) entstandene Sedimente führen wieder zu sehr kleinen Werten. So berechnete A. ROTHPLETZ (1909) für den Solnhofener Schiefer (durchschnittlich 30 m Mächtigkeit) 500 Jahre Bildungsdauer, pro Jahr 5 cm Sediment, wozu ich besonders betonen möchte, daß über einer zu Boden gesunkenen, Verwesungsgase abgebenden Tierleiche die Sedimenthülle mehrere cm hoch aufgewölbt sein kann! Auch Verwesungsgase durchschlugen mehrere cm dickes Sediment (ABEL's Spratzgänge). Man hat Einwände gemacht, aber am Grundgedanken ist nicht zu zweifeln. J.F. POMPECKJ (1914) gab die Bildungsdauer des Werkkalks (Malm beta) mit 3000 Jahren an, er legte jeder Werkkalkbank eine Brücknersche Periode von 35 Jahren zugrunde. Ganz geringe Werte lieferten auch jahreszeitlich geschichtete Sedimente, Warwen, Salzringe usw. (vgl. E. DACQUÉ, Grundlagen und Methoden der Paläogeographie, 1915, S. 281, sowie meine Ausführungen in diesen Berichten, 52, 1978, S. 107-112). Ich beabsichtige über diese Dinge demnächst in einer anderen Arbeit eingehend zu berichten. Da hier ein insbesondere für die "Zufallsevolution" sehr akutes Problem vorliegt, fragte ich bei dem bekannten Basler Vertreter der Physikalischen Chemie, Prof. Max THÜRKAUF an, der mir am 10.10.1981 mitteilte, daß die radiometrischen Altersbestimmungen sehr problematisch und keineswegs gesichert sind, "es wird nur so getan, als ob Er vertritt auch wie schon POINCARE und W. HEITLER, die Möglichkeit einer Evolution der physikalischchemischen Gesetze. "Besonders die 14 C-Altersbestimmung hängt deshalb in der Luft, weil vorausgesetzt werden muß, daß der Neutronenfluß aus dem Weltraum, der heute auf der Erde gemessen wird, seit Jahrtausenden konstant sei. Alle radiometrischen Altersbestimmungen stehen und fallen mit dem Postulat von der unbedingten Konstanz der Halbwertszeiten, das aber ist wie vieles andere eine Glaubensfrage"!

Das System der Wirbeltiere

Bei meinem Versuch, die Wirbeltierreihe durchzugehen, um festzustellen, was in die Stammesreihe des Menschen passen könnte, mußte ich immer wieder systematische Begriffe erwähnen, die nicht allgemein bekannt sind, die Paläozoologie wird ja immer noch von den Neozoologen (das sind jene Zoologen, die im Gegensatz zu den Paläozoologen, die heute noch lebenden, rezenten Tiere untersuchen; beide zusammen sind die Zoologen) sehr vernachlässigt. Daher bespreche ich das Gesamtsystem der Wirbeltiere, ein Stammbaum (Abb. 1) aller heute bekannten Unterklassen zeigt die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge.

In der Vergleichenden Anatomie galten die Cyclostomen, neuerdings erstmals fossil im Karbon nachgewiesen, lange als sehr primitiv, was heute wieder bestritten wird. Seit fast 60 Jahren vereinigt man die Cyclostomen fast allgemein mit den gepanzerten bzw. doch wenigstens beschuppten, neuerdings auch nackthäutig nachgewiesenen Ostracodermen aus Ordovizium bis Devon als Agnathi. Die Cyclostomen gelten als Reduktionsformen, die aus den Ostracodermen durch Verlust der Paarflossen, des Knochengewebes, des Exoskeletts usw., entstanden sein sollen. Mit den Placodermen faßt man die Ostracodermen als "Panzerfische zusammen.

Doch vorher ein kurzes Wort zu Amphioxus, meist als Vertreter des selbständigen Tierstammes Acrania betrachtet. Wegen des Peribranchialraums hat Amphioxus als höchst spezialisierte Form definitiv aus der Geschichte der Wirbeltiere auszuscheiden!

Unter den Agnathi (System siehe S. 121) kommen nur die bis fingerlangen Anaspida als unsere Ahnen in Frage. Das soll später noch näher bei Besprechung der Anaspida als Ausgangspunkt unserer Evolution besprochen werden.

Die Placodermen sind eine selbständige Klasse der Wirbeltiere, die man mit den echten Fischen (Pisces) vereinigen sollte; im übrigen werden heute allgemein die Fische in die zwei selbständigen Klassen Osteichthyes und Chondrichthyes aufgelöst. DENISON (1978) hat kürzlich die Placodermen für das Handbuch der Paläoichthyologie (Verlag G. Fischer, Stuttgart) bearbeitet, ebenso die Acanthodi. Er unterscheidet 9 Ordnungen

der Placodermen, was ich für richtig halte, eine Zusammenfassung dieser Ordnungen, die z.T. sicher als Unterklassen aufzufassen sind, zu höheren Einheiten ist nicht durchgeführt und wohl z.Z. auch noch unmöglich. Die Stegoselachii finden sich bei DENISON nicht, auch die lange als primitive Gnathostomen betrachteten Conodonti werden nicht hierhergestellt, sie sind nach S. RIETSCHEL (1973) höchstwahrscheinlich Chaetognathen.

Auffallend ist, daß man für die Placodermen nur sehr wenige Merkmale in die Diagnose aufnehmen kann. Auf dem Wege zum Menschen hin bilden sie keine Etappe, die Evolution führt an ihnen vorbei. Doch stellen m.E. gewisse Placodermen die Ahnen der Knorpelfische dar, wenngleich die Rochenform nach DENISON auf Konvergenz beruht. Die Haie könnten aus Placodermen durch Abbau des Exoskeletts entstanden sein, analog der Abstammung der Rundmäuler aus gepanzerten Agnathen (bei Verlust des Hartgewebes) * Das Kopf-Rumpfpanzer-Gelenk der Placodermen ist nach DENISON mindestens viermal unabhängig erworben worden. Die aberrantesten Placodermen sind die Antiarchi, die sicher den Rang einer Unterklasse einnehmen. Das Muster der Deckknochen bei den Placodermen ist nicht einheitlich, es besteht nicht die geringste Möglichkeit einer Homologisierung mit den Hautknochen der Osteichthyes oder Tetrapoden. Wie die Agnathi stellen auch die Placodermi ein Musterbeispiel für explosive Entwicklung dar.

Zum System der Amphibien sind einige Bemerkungen nötig! ZITTEL unterschied noch in seinem klassischen Handbuch der Paläontologie vor bald 100 Jahren die lebenden Coeciliae, Urdodela und Anura und daneben die Stegocephali. Letztere sind längst aufgelöst, teils sind sie urodelomorph, teils batrachomorph. Ich unterscheide innerhalb der Stegocephali (Dachschädler) mindestens 6 Unterklassen. Die rezenten, bisher als Ordnungen betrachteten Gruppen faßt man oft noch heute als Lissamphibia zusammen. Das ist wohl der unglücklichste Begriff, der je in der

Anm.: * Auch schwer gepanzerte "Uramphibien", die man lange als Stegocephalia, d.h. Dachschädler (wegen ihres fest und lückenlos verknöcherten Schädeldaches mit seiner kräftigen Skulptur) bezeichnete, bilden die Urform der Amphibien, deren moderne Vertreter durch Abbau des Schädeldaches (außer bei den Gymnophionen) entstanden sind.

Systematik vorkam. Ich habe mich schon immer gegen diesen Unsinn gewehrt und an ihre Stelle drei Unterklassen gesetzt, die teilweise schon Verwendung finden, so die Anuromorpha in MÜLLER's Lehrbuch der Paläozoologie. Die pedicillaten Zähne der Lissamphibien rechtfertigen diese künstliche Gruppe nicht, man muß die Argumentation, dieses Merkmal könne nicht durch Zufall mehrmals unabhängig erworben worden sein, daher sei diese Gruppe natürlich, das heißt einheitlichen Ursprungs, ablehnen. Als wäre in der Evolution je ein Merkmal "zufällig" entstanden! Neuerdings haben CARROLL & HOLMES (1980) ausgeführt, daß die Anura in den Labyrinthodontia wurzeln (von mir längst vertreten), die Urodela aber in den Microsauria, aus denen auch die Coeciliae entstanden sein sollen. Die Aistopoden werden jetzt allgemein als Ahnen der Blindwühlen abgelehnt (lange von MARCUS gelehrt). Die Microsaurier sind nach den beiden oben genannten Forschern sehr wahrscheinlich n i c h t als natürliche Einheit aufzufassen.

Eine ganz abweichende Amphibienform hat CARROLL aus dem britischen Karbon beschrieben (Acherontiscus), hier sind lepospondyler Schädelbau und embolomere Wirbel miteinander kombiniert! Dann wäre eine neue Unterklasse anzunehmen.

Das System der R e p t i l i e n ist geklärt. Es geht in seiner heutigen Form auf S.W. WILLISTON zurück, der seinem System die Ausbildung der Schläfengruben zugrundelegte. Seine Anapsida sind zu umfangreich, ich habe daher die Schildkröten als Unterklasse Chelonomorpha abgetrennt und den Rest als Cotylosauromorpha (mit verschiedenen Ordnungen, aber o h n e die Seymouriamorpha, die noch Labyrinthodontia sind) bezeichnet. Die S y n a p s i d a (etwa den älteren Theromorpha entsprechend) sind valid (Pelycosauria und Therapsida umfassend). Die Namen Synaptosauria, Theropsida, Euryapsida und viele andere sind zu tilgen. Valid bleiben die Diapsida, man kann sie als einzige Unterklasse auffassen, kann aber auch Lepidosauria und Archosauria als selbständige Unterklassen beibehalten; letzteres halte ich wegen des enormen Umfangs beider Gruppen für besser. Die Sauropterygia bilden eine eigene Unterklasse, obwohl sie von diapsiden Formen abzuleiten sind. Auch die Ichthyopterygia sind eine eigene Unterklasse, dazu einige kleinere Gruppen wie die Araeoscelomorpha, Millerosauria, Proganosauromorpha (Mesosauria) oder Weigeltisauromorpha, die sich z.T. an die Lepidosauria anlehnen. Es ist bei den vorhandenen Unterschieden unmöglich, die genann-

ten Unterklassen in eine einzige zusammenzufassen. Es ist immer besser, in der Systematik einstweilen "zuviele" Gruppen zu unterscheiden, diese kann man später vereinigen, als heterogene Gruppen zusammenzufassen; ihre Trennung ist wesentlich schwieriger, zumal wenn sich einmal ihre Namen eingebürgert haben. A.S. ROMER warf mir einmal vor, ich hätte zuviele neue Namen geschaffen. So schlug ich für die Urodelen (Samalander) als Unterklasse die Bezeichnung Salamandromorpha vor. Nun bilden die Urodelen eine selbständige Unterklasse innerhalb der Klasse Amphibia, so wie die Froschlurche und Blindwühlen auch. Es läge also nahe, die alten Namen Urodelomorpha oder Urodelidia zu verwenden. Aber dieser Name wurde lange in ganz anderem Sinne gebraucht, also kann er heute nicht mehr für die Salamander allein verwendet werden.

Es ist übrigens bezeichnend, wie wenig wir noch über den Ursprung der Salamander wissen. Heute faßt man sie noch fast allgemein mit den übrigen lebenden Amphibien als Lissamphibia zusammen, zweifellos ein Mißgriff. Vor 60 Jahren sah man einen gewaltigen Fortschritt darin, daß man die Sonderstellung der Urodelomorphen erkannte, fernab stehend von den batrachomorphen, nichtleposondylen Amphibien. W. HERRE nahm sogar gesonderten Ursprung der Salamander bei den Dipnoern an. Heute ist das alles vergessen, CARROLL nahm neuerdings Abstammung von den Microsauriern an.

Die Klassen und Unterklassen der Wirbeltiere

I. Klasse Acrania, nicht fossil bekannt, zumeist als selbständiger Tierstamm betrachtet.

II. Klasse Agnathi

1. Unterklasse Cyclostomi, Karbon jetzt
2. Anaspida, Silur-Devon
3. Heterostraci, Ordovizium-Devon
4. Osteostraci, Silur-Devon
5. Thelodonti (Coelolepida), Silur-Devon
6. ? Palaeospondyli, Devon

III. Klasse Placodermi, fast nur im Devon, selten im untersten Karbon
7. Unterklasse (bzw. Ordnung) Stensioeellida
8. Pseudopetalichthyida
9. Rhenanida
10. Ptyctodontida
11. Acanthothoraci
12. Petalichthyida
13. Phyllolepida
14. Arthrodira
15. Antiarchi

IV. Klasse Acanthodi, Silur-Perm

V. Klasse Chondrichthyes
16. Unterklasse Elasmobranchii (Haiartige), Silur - jetzt
17. Holocephali (Chimärenartige), Devon - jetzt

VI. Klasse Osteichthyes (Teleostomi), Devon - jetzt
18. Unterklasse Dipnoi, Unt. Devon - jetzt
19. Crossopterygii, Unt. Devon - jetzt
20. Actinopterygii, Unt. Devon - jetzt

VI. Klasse Amphibia
21. Unterklasse Labyrinthodontia, Ob. Devon-Trias (Jura ?)
22. Salamandromorpha, Ob. Jura - jetzt
23. Caeciliomorpha, Alttertiär - jetzt
24. Anuromorpha, Unt. Trias - jetzt
25. Microsauria, Karbon-Perm
26. Aistopoda, Karbon-Perm
27. Nectridia, Karbon-Perm
28. Lysorophia, Karbon-Perm
29. ? Acherontiscus Carroll

VII. Klasse Reptilia
30. Unterklasse Cotylosauromorpha, Karbon-Trias
31. Chelonomorpha, Trias - jetzt
32. Ichthyopterygia, Trias-Kreide
33. Placodontomorpha, Trias
34. Araeoscelomorpha, Perm-Kreide

35. Unterklasse Diapsida, Ob. Karbon jetzt
36. Sauropterygiomorpha, Ob. Perm jetzt
37. Weigeltisauria, Perm
38. Millerosauria, Perm
39. Synapsida, Mittl. Oberkarbon-Jura
40. Mesosauria (Proganosauria), Perm

VIII. Klasse Aves
41. Unterklasse Sauriurae, Ob. Jura
42. Odontoholcae, Kreide
43. Ornithurae, Kreide - jetzt

IX. Klasse Mammalia
44. Unterklasse Eotheria (Docodonta), Ob. Trias - Ob. Jura
45. Triconodonta, Mittl. Jura - Unt. Kreide
46. Symmetrodonta, Ob. Trias - Unt. Kreide
47. Multituberculata (Allotheria), Ob. Trias Alttertiär
48. Monotremata, Tertiär - jetzt
49. Pantotheria, Mittl. Jura - Unt. Kreide
50. Marsupialia (Metatheria), Ob. Kreide - jetzt
51. Placentalia (Eutheria), Ob. Kreide - jetzt

Die ältesten Wirbeltierfunde

Dokumente aus der ältesten Geschichte der Wirbeltiere sind äußerst spärlich, man kennt solche aus dem Ordovizium (früher Untersilur genannt, im Gegensatz zum Obersilur oder Ordovizium, jetzt kurz Silur genannt), das der radiometrischen Altersbestimmungsmethode zufolge 70 Millionen Jahre dauerte und vor 500 Millionen Jahren begann. Ich nenne als älteste Dokumente zunächst kleine, Knochenstruktur zeigende Schuppen aus dem Süßwasserablagerungen des Ordoviziums von Colorado. Ihre systematische Stellung ist unsicher, man nimmt Zugehörigkeit zu den Agnathi an. Weiter weise ich kleine zähnchenartige Gebilde hin, die in ZITTEL's "Grundzügen der Paläontologie" von M. SCHLOSSER aus dem Baltikum genannt werden. Diese Reste sind sehr problematisch. In seiner Übersicht über die fossilen "Fische" des Altpaläozoikums nennt der bedeutende Fischspezialist

W. GROSS (1950) aus dem Ordovizium nur zwei Fischreste, beides Agnathi, und zwar Heterostraci. Im Silur schnellt dann die Zahl der "Fische" auf 122, davon sind 95 Agnathi; aus dem Unterdevon waren 1950 313 "Fisch"-Arten bekannt, davon 196 Agnathi; im Mittleren Devon nur mehr insgesamt 196 Arten, demnach hier ein Artenrückgang.

Man führt das Fehlen von Fischen im Ordovizium gerne auf eine große Überlieferungslücke zurück. Es gibt aber viele Sedimente aus dem Ordovizium und noch früheren Zeiten (Burgess-Schiefer aus Nordamerika mit sehr reicher Fauna aus Mittelkambrium, darunter so die zarten Abdrücke von Medusen, Ringelwürmern usw.; ferner die zarthäutige Fauna aus den präkambrischen, sehr feinkörnigen Ediacara-Schichten Australiens usw.), in denen sich sicher Reste von "Fischen" erhalten hätten, wenn sie damals überhaupt oder doch etwas häufiger gelebt hätten. Der bekannte Satz "Suchet, so werdet ihr finden" gilt in diesem Zusammenhang ganz bestimmt nicht! Sieht man in ZITTEL's Handbuch der Paläontologie, das vor bald 100 Jahren herauskam,nach, dann findet man, daß alle heute bekannten "Fischgruppen" wie die Anaspida oder andere "Panzerfische", schon damals bekannt waren. Der Fortschritt besteht gegenüber ZITTEL eigentlich nur in Nuancen, mehr Funde desselben Untertypus und besser erhaltene Exemplare. Das ist alles! Der einzige neuere Fund, der eine wesentliche Bereicherung unseres Wissens bringt, ist Jamoytius von E.I. WHITE vor 15 Jahren aus dem Silur Englands beschrieben. Der Abdruck ist schwer zu deuten (Abb. 3), die Chorda peristiert, an den Seiten verliefen wohl lange paarige Flossen, was die Seitenfaltentheorie GEGENBAUR's stützen würde. Ähnlich Amphioxus waren Muskelsegmente vorhanden, Schuppen fehlen bestimmt Das führt immerhin zu einer grundsätzlichen Überlegung! Ist die Nackthäutigkeit von Jamoytius primär, dann müssen die Schuppen, wenn man ihn in die Ahnenreihe des Menschen und somit aller Vierfüßer stellt, erst noch entstanden sein. Ist die Nackthäutigkeit aber sekundär, denn liegt kein Ahne vor, denn die Beschuppung müßte nochmals erworben worden sein, was dem Dolloschen Gesetz (Irreversibilitätsgesetz) widerspricht.

Ich habe in meiner Schrift über Evolution (1981, S. 61) das erste Auftreten der Wirbeltiere im Ordovizium besprochen. Es handelt sich da um

ein schlagartiges Einsetzen und es wurde mit dem ebenso schlagartigen Auftreten der Stämme der Wirbellosen verglichen, wo die Subtypen (Unterstämme) explosiv auftreten, so bei den Mollusken, Gliedertieren, Echinodermen, usw.

Bei den wenigen Resten von Fischen aus dem Ordovizium ist noch nicht völlig geklärt, ob es sich dabei um Meeres- oder Süßwassertiere handelt. A.S. ROMER nahm 1935 an, daß die Heterostraci im Süßwasser entstanden seien. Im Jahre 1950 nahm W. GROSS an, daß im Silur 64 % aller "Fische" im Meere lebten. Wir betreten hier ein sehr unsicheres Gebiet, das für die Entstehung der ersten Wirbeltiere auch recht gleichgültig ist, handelt es sich doch bei der Entstehung der Wirbeltiere um ein U r p h ä n o m e n im Sinne Goethes. Der Physiker W. HEITLER hat sich in seinen naturphilosophischen Büchern diesem Standpunkt voll und ganz angeschlossen. Über die Entstehung der Wirbeltiere wissen wir einfach nichts, wir können als Faktum nur zur Kenntnis nehmen, keine Gruppe der Wirbellosen kommt als Ahnengruppe in Frage.

Hier ist noch eine kurze Betrachtung zur Umwelt dieser ältesten Wirbeltiere einzuschieben, speziell der auf dem devonischen Old-Red-Kontinent (Altrotsandstein-Kontinent) lebenden Wirbeltiere. Es sollen damals "amphibische" Sedimentationsbedingungen geherrscht haben, vergleichbar der amphibischen Lebensweise bei Entstehung der Uramphibien aus Quastenflossern. Doch waren damals sicher limnisch-fluviatile und marine Bezirke nicht so scharf zu trennen wie heute. Man weiß heute, daß die Kontinente noch einen einzigen Urkontinent bildeten, der Atlantik existierte noch nicht.

Das erste Auftreten der Wirbeltiere im Ordovizium, der radiometrischen Altersbestimmung zufolge vor ca. 500 Mio Jahren erfolgt, ist ein so einschneidendes, fundamentales Ereignis der Evolution, daß wir noch kurz bei ihm verweilen müssen! Es verliert sich nicht etwa im Dunkeln, wie das erste Auftreten der Stämme der Wirbellosen (Mollusken, Gliederfüßer, Stachelhäuter u.a.), nein, die ersten Wirbeltiere treten stratigraphisch ganz klar überschaubar zu einer Zeit auf, als die Wirbellosen schon längst in ihre Untertypen aufgespalten waren und teilweise schon ihr Entwicklungsoptimum hinter sich hatten. Diese ältesten Wirbeltiere treten in der Erdgeschichte auf i n m i t t e n zahlloser anderer Tiere.

Deren Geschichte ist zum Teil sehr klar überliefert, man denke nur an die wunderbar erhaltenen Abdrücke weichhäutiger Gliedertiere, Würmer, Medusen u.a. in den feinkörnigen Sedimenten der Burgess-Schiefer des Mittel-Kambriums der USA, die vor 80 Jahren WALCOTT beschrieben hat, oder an die so eindrucksvolle faunistische Dokumentation in der Ediacara-Fauna, die erst neueren Datums ist. M.F. GLAESSNER (1958, 1971) hat als erster die Bedeutung dieser Funde von Adelaide in Südaustralien erkannt, er beschrieb an Hand von über 1600 Einzelfunden über 30 Tierarten, nämlich Coelenteraten (Cnidarier), Anneliden, Arthropoden und andere, teils nicht sicher in das System einzureihender Formen. 67 % der von GLAESSNER beschriebenen Fossilien sind Cnidarier, nämlich 9 Medusen-, 3 Hydrozoen- (Chondrophoren-) Arten, eine Conularien-Art, weiter 2 Scyphozoen-, 4 Anthozoen-(Pennatulacea-) Arten. Sodann 25 % Anneliden mit 1 Polychaeten-Art, 5 % Arthropoden mit 1 Trilobitomorphen- oder Cheliceraten-Art, und 1 Crustaceen-Art. 3 % gehören zu Tribranchidium, inc. sed. Eine weitere Ediacara-Fauna wurde in SW-Afrika entdeckt.

Ich habe schon dargelegt, daß die Dokumentation der Agnathi im Ordovizium sehr sehr spärlich ist. Aber man kann immerhin sagen, daß es sich um die Unterklasse Heterostraci der Klasse Agnathi handelt, diese Heterostraci sind durch die Astraspidia und Eriptychiida vertreten. Zu diesen gesellen wenig später, im Silur, schon sehr viel artenreicher auftretend drei weitere Unterklassen der Agnathi, nämlich die Anaspida, Osteostraci und Coelolepida. Im Silur tritt auch schon eine weitere Klasse der Wirbeltiere auf, die Acanthodi. Erst im Devon treten schlagartig die 9 Ordnungen (teilweise sicher Unterklassen) der Klasse Placodermi (180 Genera) auf, die ganz auf das Devon beschränkt sind. Hier liegt eine paläontologische Erkenntnis vor, deren lebensgeschichtlicher Aspekt uns immer von neuem fasziniert. In unserem Zusammenhang, bei der Frage nach den frühesten Ahnen des Menschen, ist von besonderer Bedeutung, daß alle die Gruppen, die in der Stammesgeschichte der Menschen den Anfang machen oder doch erste Etappen dieser Reihe darstellen könnten, die Anaspida, Placodermen und Acanthodi während des ganzen Devons nebeneinander lebten. Was aber gleichzeitig miteinander lebt, kann doch nicht gut voneinander abstammen. Ich lasse die Entwicklungsreihe des Menschan mit den Anaspida beginnen, diese kommen jedoch im

Ordovizium nach heutigem Wissen noch nicht vor, hingegen lebten damals schon als älteste Wirbeltiere die Heterostraci, die kaum in unserer Geschichte eine Rolle spielen, dazu sind sie zu aberrant.

Wir stehen also, wenn wir, diese Fakten berücksichtigend, Evolutionsforschung treiben wollen, vor g r ö ß t e n R ä t s e l n . Die Herkunft der Fische bzw. Fischartigen ist für einen Darwinisten ein ebenso unlösbares Problem wie die Quadratur des Kreises. Er steht vor einer geradezu niederschmetternden Tatsache.

Im Laufe der letzten 100 Jahre hat man die Spinnen, Limulus, Sagitta, die Ringelwürmer, Eichelwürmer, Tunicaten, Nemertinen und Cystoideen als Ahnen der Wirbeltiere in Betracht gezogen. Keine der genannten Gruppen hielt einer gründlichen Kritik stand. Wollte man etwa aus Ringelwürmern die Wirbeltiere ableiten, so müßte man annehmen, daß sich diese um 180^{0} gedreht haben, dann wäre das Bauchmark zum Rückenmark geworden; so etwas zu glauben ist natürlich lächerlich. Es erinnert an den von O. ABEL in einem seiner zahlreichen Bücher erwähnten Versuch, aus Alopex, dem lateinischen Wort für Fuchs, das Wort Fuchs abzuleiten: Alopex - Pix - Pax - Pux - Fuchs!

Wir können uns also zur Zeit nur entweder resignierend in Schweigen hüllen oder an ein Wort des bedeutenden Vertreters der theoretischen Physik denken (W. HEITLER 1976, S. 105), der ausführt: "Wenn etwas entsteht, das vorher nicht da war und aus dem, was war, in keiner Weise abgeleitet werden kann, dann ist dafür in der Sprache nur das Wort "Schöpfung" anwendbar, vielleicht deutlicher "Neuschöpfung". W. HEITLER hat am entschiedensten unter den modernen Physikern dem Materialismus und den Absolutheitsanspruch der modernen exakten Naturwissenschaften abgelehnt.

Anaspida

Doch zurück zu den Agnathi und Anaspida! Um sich eine Vorstellung von deren Formenreichtum zu machen, nenne ich die Zahl der Arten nach W. GROSS (1950), die vor 30 Jahren bekannt waren:

1. Unterklasse	Pteraspida	150 Arten
2.	Cephalaspida	137 Arten
3.	Anaspida	9 Arten
4.	Thelodonti	30 Arten
5.	Palaeospondyloidea	1 Art

Die zuletzt genannte Unterklasse ist sehr rätselhaft, die Ausbildung von Wirbeln ist als höchst befremdend zu bezeichnen, zunächst ist das Rätsel dieser Gruppe unlösbar (ob Placodermen?)

Soll man nun entscheiden, welche der 5 Unterklassen in die Ahnenreihe des Menschen gehören könnte, dann kann man sich eigentlich nur für die Anaspida entscheiden; sie haben noch am ehesten Fischhabitus und machen einen relativ wenig spezialisierten Eindruck, typische "Panzerfische" sind sie bestimmt nicht. Die Anaspida sind kleine, kaum fingerlange, selten 20 cm Länge erreichende Tiere, die ganz auf Silur und Devon beschränkt sind, aus dem Ordovizium, wo schon erste Wirbeltiere auftreten, kennt man sie noch nicht. Heute sind ca. 12 Genera bekannt. Die Anaspida sind die fischähnlichsten Ostracodermen bzw. Agnathen, ihr Körper ist von regelmäßigen Schuppenreihen bedeckt, wobei die Einzelschuppen oft die Gestalt hoher, rechteckiger Plättchen besitzen. Das sie bildende Hartgewebe nennt man Aspidin, es kommen weder Knochenzellen noch Dentinröhrchen vor, die spongiöse Mittelschicht ist sehr umfangreich. Dorsal beobachtete man häufig eine Reihe gekielter Schuppen, auch der Kopf ist von zahlreichen Plättchen wechselnder Form bedeckt. Die Nasenöffnung liegt zwischen den Augenhöhlen, dahinter liegt ein Pinealforamen, das ein unpaares Lichtsinnesorgan aufnahm. Zu beiden Seiten des Kopfes liegen bis zu 15 Kiemenöffnungen in Form kleiner runder Löcher, die eine schräg nach hinten abfallende Reihe bilden. Die Schwanzflosse ist hypozerk, der größere Lappen ist der untere, ein wesentlicher Gegensatz zu den Acanthodi und Fischen (letztere haben vielfach eine äußerlich symmetrische Schwanzflosse). Es ist anzunehmen, daß Brustflossen fehlen und diese durch Stacheln vertreten werden. Man kennt einige Anaspida recht gut, so die Gattungen Birkenia, Endeiolepis, Pharyngolepis und neuerdings Jamoytia.

Es ist zu hoffen, daß die Neubearbeitung der Agnathi durch HALSTEAD (TARLO)

für das Handbuch der Paläoichthyologie neues Licht auf die Bedeutung der Anaspida für die Phylogenie wirft.

Hier noch ein Wort zu den Cyclostomen, Formen ohne Extremitäten, Gürtel,,Hartgewebe, Exoskelett usw.! Sie gelten als Reduktionsformen, aber dennoch keineswegs als primitiv. Alle sind monorhin, bei den Myxinen sind Nares und Pharynx miteinander durch einen Gang verbunden, also gibt es hier schon Vorläufer der Choanen! Es ist nicht unbedingt abzulehnen, daß Cyclostomen in unsere Ahnenreihe gehören könnten.

Sind nun die Anaspida die Ahnen der Acanthodi? Sicher entscheiden können wir das nicht, aber es ist durchaus möglich. Dann müßten zahlreiche neue Merkmale, mithin ein neuer Unterbauplan erworben worden sein!

1. Das Achsenskelett (Chorda dorsalis) erstarkte, es bildeten sich wohl schon erste Arcualia um die Chorda herum
2. Am Schädel verschwanden die vielen kleinen Plättchen, es entstanden erste größere Gebilde aus Knochengewebe
3. Der erste Kiemenbogen wurde stark vergrößert und bildete einen Kieferbogen; erste Entstehung von Zähnen
4. Der zweite Kiemenbogen wurde verstärkt und bildete den ein kräftiges (ungegliedertes?) Hyomandibulare, das aber noch nicht zum Suspensorium wurde. Vor ihm lag noch eine normale Kiemenöffnung
5. Die Zahl der Kiemenbogen wurde hinter dem Hyomandibulare auf 4 oder 5 reduziert, die Kiemenbogen wurden aufgerichtet, die rundlichen Kiemenlöcher spaltförmig
6. An die Kiemenbogen bildeten sich (nur von den Acanthodi bekannte) Einzelopercula, gestützt von radienartigen Gebilden
7. Die Paarflossen wurden verstärkt, vor der häutigen Flosse entstand ein kräftiger Stachel, der als Wasserscheider und einzige Flossenstütze diente; weitere Flossenstützen klein und akzessorisch. Die Zahl der Flossenpaare wurde auf 2 reduziert
8. Die hypozerke Schwanzflosse wurde heterozerk
9. Die Schienenschuppen wurden rhombisch, das Aspidin wich echtem Knochengewebe usw.

Acanthodi

Vom Silur bis Perm lebten die Acanthodier vorwiegend oder sogar ganz im Süßwasser. Über den Agnathi repräsentieren sie eine neue, höhere Organisationsstufe, denn sie besitzen schon einen K i e f e r b o g e n , d.h. aus dem ersten Schlundbogen (Kiemenbogen) ist ein Kieferbogen hervorgegangen, der schon Zähne trägt. Gleiches gilt auch für die Placodermen, sie besitzen ebenfalls einen Kieferbogen und Zähne. Aber mit den Acanthodi haben die Placodermen gemeinsam, daß der zweite Kiemenbogen, der Schlundbogen, n o c h n i c h t als Aufhängeapparat für den Kieferbogen dient. Aus diesem Grunde hat der bekannte englische Wirbeltierpaläontologe D.M.S. WATSON die beiden Gruppen als Aphetohyoidea zusammengefaßt, eine sehr h e t e r o g e n e Gruppe, von denen man heute auch kaum mehr spricht.

Bei den Acanthodi ist ein stark vergrößerter Oberkiefer, dem Palatoquadratum entsprechend, vorhanden; ihm steht eine starke Mandibula mit Zähnen gegenüber. Dahinter folgt der Hyoidbogen, sein oberer Teil, das Hyomandibabulare war vergrößert. Dieser Hyoidbogen war noch ein echter Kiemenbogen, vor ihm lag ein normales Kiemenloch, das bei Haien zum Spritzloch wurde, oder sonst ganz verschwindet. Dieser noch sehr primitive Zustand bei den Acanthodi stellt die erste Stufe in der Evolution der K i e f e r m ü n d e r (Gnathostomen) dar. Als sehr urtümlicher Acanthodier gilt C l i m a t i u s Zwischen Brust- und Beckenflossen stehen 5 kleinere Flossenpaare entlang den Seiten des ventralen Körperabschnitts. Die Zahl dieser zusätzlichen Flossen schwankt bei den Acanthodi, sie sollen Überbleibsel einer primär kontinuierlichen seitlichen Flossenfalte sein, doch glaubt man heute kaum mehr, daß dies der Fall ist und verwirft jetzt wohl allgemein die Gegenbaursche Seitenfaltentheorie (Abb. 2,3). Der Körper von C l i m a t i u s ist von zahlreichen, kleinen, rhombischen Schuppen bedeckt, die in die Kopfregion reichen, wo sich zwar kleinere Platten, aber niemals größere Knochenelemente, denen vieler Placodermen oder Osteichthyes vergleichbar, vorfinden. Überhaupt sind die Schädelknochen der Placodermen und Acanthodi denen der Osteichthyes nicht homolog, die Chondrichthyes besitzen überhaupt kein Exoskelett am Schädel. Die Orbita der Acanthodi ist groß,

liegt weit vorne und ist von einem Knochenring umgeben. Der Oberkiefer ist dreiteilig verknöchert, aber zumeist zahnlos.

Sind die Acanthodi also in Hinblick auf den Kieferbau und die Ausbildung einer unreduzierten Kiemenspalte dahinter noch sehr primitiv, so sind sie andererseits schon sehr spezialisiert, wie die einmalige Ausbildung der Opercula (es existiert kein einheitliches Operculum wie bei echten Fischen) und die akzessorischen Flossenstachelpaare zeigen.

Ungelöst ist die Frage, ob man zwischen Agnathi und Crossopterygiern nun diese Acanthodi einschieben soll oder nicht. Ein Blick auf Abb. 1 zeigt, daß Anaspida, Acanthodi und Crossopterygier während des ganzen Devon n e b e n e i n a n d e r lebten!! Heute nimmt man an, daß die Acanthodi mit echtem Knochengewebe im Endo- und Exoskelett die Ahnen der Osteichthyes und somit der Tetrapoden sind. Demnach wären drei große sich ablösende Evolutionszyklen anzunehmen: Anapsida - Acanthodi - Crossopterygii, wobei die Kluft zwischen den genannten Stationen kaum kleiner ist als die zwischen Anaspida und Crossopterygiern. Wie wir auch immer uns entscheiden mögen, riesenhaft ist der morphologische Abstand zwischen den genannten drei Gruppen immer, wir müssen das unter allen Umständen festhalten. Die Evolution der Fische im weitesten Sinn des Wortes führt die landläufige, darwinistisch orientierte Abstammungslehre ad absurdum wie kaum ein anderes Beispiel aus der Gesamtevolution.

Crossopterygier (Rhipidistia)

Die Quastenflosser (Crossoperygia) bestehen aus zwei großen Gruppen, die vom ersten Auftreten im Devon an getrennt waren, die R h i p i d i s t i a , die Choanen besitzen und nach allgemeiner Überzeugung die Ahnen der Vierfüßer darstellen, und die A c t i n i s t i a (Coelacanthi), die lange als ausgestorben galten, bis 1938 ein lebender Vertreter, die Gattung L a t i m e r i a an der Ostküste Afrikas gefangen wurde. Diesem damals größtes Aufsehen erregenden Fang sind weitere gefolgt. Rhipidistia und Actinistia sind, wie erst SCHULTZE (1980) betonte, nicht näher miteinander verwandt, die Stellung der Actinistia im System ist noch umstritten.

Der Übergang der Rhipidistia (Osteolepida, Unt. Devon - Unt. Perm; Coelacanthi hingegen Unt. Devon - jetzt) zum Landleben erforderte eine alle Teile des Körpers erfassende Umorganisation (Abb. 2, 4), die an Hand der fossilen Dokumente zu erörtern ist. Am auffallendsten ist der Ersatz der Flossen durch zum Gehen taugliche Beine (Abb. 4), die erste Form dieser Fortbewegung am Lande kann man mit O. ABEL als ein Schiebkriechen bezeichnen; der Rumpf lag zunächst noch ganz dem Boden auf, der kräftige Schwanz spielte bei der Lokomotion sicher eine große Rolle.

Die ältesten Crossopterygier, etwa die gut bekannte Gattung Osteolepis, besaß einen fusiformen Körper, kräftige heterozerke Caudalis, blattförmige, an den Bau eines Archipterygiums sich anlehnende Paarflossen, zwei Dorsalflossen, schwere Kosmoidschuppen von rhombischem Umriß. Die Chorda dorsalis war noch sehr stark entwickelt und stellte das eigentliche Achsenskelett dar, Wirbelbildungen um die Chorda herum traten in meist noch geringem Umfang auf, knorpelige, z.T. schon verknöcherte spangenförmige Knochenelemente (Abb. 2, 4) traten bei den Osteolepiden auf. Im Gegensatz zu den Dipnoern bestand bei diesen Crossopterygiern keine Tendenz zum Abbau des Innenskeletts. Schädel und Unterkiefer dieser Crossopterygier waren völlig verknöchert, Osteolepis (Vertreter der Osteolepidae, zu denen aber der viel zitierte Eusthenopteron nicht gehört) zeigt hinter dem Parietale eine deutliche Gelenkpartie, hier bestand eine Beweglichkeit, hier konnte die vordere Schädelpartie gegenüber der hinteren gehoben oder gesenkt werden. Das ging bei den Amphibien völlig verloren. Hier kommen auch nicht mehr so zahlreiche Knochen in der rostralen, zirkumorbitalen, temporalen und opercularen Region vor wie bei den Crossopterygiern (vgl. Tabelle S. 136). Im Devon hatten, soweit paläontologisch belegt, die Crossopterygier eine völlig ossifizierte Gehirnkapsel, die allerdings, ebenso wie das Schädeldach, aus zwei gelenkigen Partien bestand, was bei Amphibien völlig fehlt. Das Schädeldach wurde schon erwähnt, die Proportionen sind fundamental verschieden von den Verhältnissen bei den ältesten Amphibien (Abb. 5, 6), zwischen den Orbitae liegen große Parietalia mit dem Foramen parietale und davor eine kurze Präorbitalregion. Bei Ichthyostega liegen völlig andere Proportionen vor. Das darf man nicht ver-

niedlichen! Der Gaumen war noch bezahnt, große und spitzige Zähne trugen aber nur die Kieferränder. Diese Zähne trugen wie die Labyrinthodontia noch dieselbe labyrinthodonte Struktur, die Choanen lagen seitlich vom Vomer. Die Rhipidistia lebten primär im Süßwasser, die Actinistia hingegen waren marin, wie heute noch L a t i m e r i a Ihre Schwimmblase war noch, im Gegensatz zu den Knochenfischen, mit dem Darmtractus durch einen Ductus verbunden; es handelt sich p r i m ä r u m e i n e L u n g e (Präadaption genannt), die hier auch diese Funktion beibehielt, aber bei den marinen Osteichthyes die Funktion der Schwimmblase annahm. Latimeria, deren Weichteile genauestens studiert wurden, interessiert hier nicht weiter, da es sich um einen marinen, ziemlich aberranten Seitenzweig handelt. Doch zurück zur Umbildung der Rhipidistia!

Die einen distalen Saum an den Flossen bildenden Radien fielen mit der Umbildung der Flosse zu einem Bein weg, sie wären nur hinderlich gewesen. Ebenso entfielen die unpaarigen Flossensäume. Bei Ichthyostega hat sich noch eine schwach ausgebildete Schwanzflosse mit Radien erhalten, die offenbar sehr bald völlig verschwand. Die unpaarigen Flossensäume der rezenten Salamander und der Froschlarven (Kaulquappen) stellen Neubildungen dar (Abb. 2). Diese Ruderschwänze im Wasser lebender Salamander besitzen niemals auch nur Spuren von Radien. Eine Homologisierung der proximalen Knochenelemente in den Extremitäten der Crossopterygier und primitivsten Labyrinthodonten (Ichthyostegalia) ist m.E. gesichert, wurde aber neuerdings wieder angezweifelt.

Beim Übergang zum Landleben fiel der Auftrieb weg, der Körper brauchte also eine vielseitige Verstärkung des Skeletts, die die Wirbelsäule, die Beine und die sie tragenden Gürtel betraf. Diese Umbildung und Anpassung an die neuen Verhältnisse auf dem Festland, zunächst noch in küstennahen, wasserreichen Senken, wie sie der Old-Red-Kontinent darbot, erfolgte nun keineswegs kontinuierlich, die alte Form wurde abrupt durch die neue ersetzt, das zeigen die Abb. 2 und 4 sehr deutlich.

Bei den Rhipidistia ist das Becken nur ein recht schwach entwickelter Knochenstab ohne Verbindung mit der Wirbelsäule. Das hat sich bei den ersten Tetrapoden g r u n d l e g e n d geändert, wenn auch der optimale Zustand noch nicht erreicht wurde. I c h t h y o s t e g a hatte schon ein sehr großes, flächenhaft ausgebildetes Becken, wie die ältesten

Anthracosaurier auch. Sicher war zunächst die Verbindung mit anfangs nur einem Sacralwirbel noch nicht so fest, wie im Laufe der späteren Entwicklung, wo Becken und Sacrum eine feste Einheit von Knochen bilden.

Im Gegensatz zum Becken war der Schultergürtel bei den Rhipidistia sehr kräftig entwickelt, er bestand aus großen Elementen, stets einem Cleithrum, Clavicula und Interclavicula, die fest mit den Opercula des Schädelhinterrands verbunden waren. Die Opercula gingen bei Ichthyostega bis auf einem kleinen Opercularrest verloren. Der Schultergürtel wurde frei und erst dadurch wurde die Entstehung eines freien Halsabschnitts ermöglicht, der für landbewohnenden Vierfüßer von größter Bedeutung war. Der Halsabschnitt hat sich zunehmend verlängert, die Ergreifung lebender Beute war ermöglicht.

Gleichzeitig verschwanden die Gularia zwischen den Unterkieferästen und die Kiemenbogen erfuhren einen durchgreifenden Umbau. Der Schädel der Rhipidistia war nämlich noch hyostyl, d.h. der Palatoquadratknorpel war noch nicht fest mit dem Neuralcranium verschmolzen, wie wir das erst bei den Lungenfischen und allen Tetrapoden sehen. So verlor das Hyomandibulare seine Funktion als Aufhängeapparat für den Kieferbogen und wurde zum Stapes (Abb. 13a).

Der nunmehr autostyle (nicht mehr hyostyle) Schädel der Tetraopoden weist gegenüber den Crossopterygiern eine weitere, sehr wichtige Neuerwerbung auf: die beiden zunächst noch gelenkig miteinander verbundenen Teile der Gehirnkapsel (Neuralcranium) sind zu einer festen einheitlichen Kapsel verschmolzen, der Dachknick entfiel ebenso. Am Schädelhinterrand der Ichthyostegalia finden wir bereits einen deutlichen Ohrschlitz zwischen Tabulare und Squamosum, der bei manchen Labyrinthodonten zu einem Loch wird (Cyclotosaurus, u.a.), aber bei den Reptilien wieder verschwindet. In dem erwähnten Ohrschlitz am Hinterrand des Schädeldaches war das Trommelfell ausgespannt, das gegenüber den Fischen eine Neuerwerbung darstellt. Leider sind die genannten Umbildungen noch nicht so klar wie wünschenswert, bei den Crossoperygiern mit ihrem recht leichten Schädelbau zu rekonstruieren; bei den frühesten Vierfüßern mit ihrem sehr viel festeren, massigen Schädelbau ist das plötzlich ganz anders! Die feste knöcherne Verbin-

dung von Endocranium (Neuralcarnium) mit dem Viszeralskelett ist aber sehr viel später erfolgt, erst bei den Reptilien (Therapsida).

Die Verfestigung des Schädels, vor allem des dermalen Schädeldaches erfolgte zugleich mit dem Verlust verschiedener Knochenelemente, der Mosaikcharakter des Knochendaches ging zugunsten der Verfestigung mehr und mehr verloren. Doch erhielt sich am Schädeldach ein bezeichnendes Knochenmuster, das wir durch die ganze Wirbeltierreihe verfolgen können. Wir stellen eine Homologie fest, die aber bei außer bei Crossoperygiern und Teleostomen bei anderen Fischen nicht nachweisbar ist. Zunächst muß aber noch festgestellt werden, daß sich diese Homologie auf die gebundene Lage der homologen Knochenelemente bezieht, nicht auf deren Form und Skulptur. Man denke an die gewaltigen Unterschiede zwischen einem Parietale des Menschen und eines Labyrinthodonten.

Die nachstehende Tabelle nach W.K. GREGORY zeigt, daß im Laufe der Stammesgeschichte die Zahl der Einzelknochen im Schädel der Wirbeltiere abgenommen hat.

	Schädelknochen
Esox (Hecht)	165
Eusthenopteron, ein devonischer Quastenflosser	143
Palaeogyrinus, ein karbonisches Amphib	90
Eryops, ein permisches Amphib	93
Rana (Frosch)	36
Triturus (Salamander)	41
Diadectes, permisches Reptil	62
Sphenodon, die lebende Brückenechse	52
Boa (Riesenschlange)	43
Homo (Mensch)	27

Die Homologie der Schädelknochen ist aber z.T. noch problematisch, man braucht nur das Frontale von Eusthenopteron mit dem von Ichthyostega vergleichen, es sind dort sehr kleine Platten, die durch unpaarige mediane Knochenplatten getrennt sind. Noch schwieriger

ist es, ein Nasale zu identifizieren, denn vor den weit vorne gelagerten Orbitae liegt noch ein Knochenmosaik, in das erst die Ordnung des Tetrapodenmusters kommen mußte.

Bei Entstehung der Crossopterygier aus den Acanthodi mußten zahlreiche Umbildungen erfolgen, es entstanden:

1. Wirbelkörper, bestehend aus Pleurozentrum und Interzentrum
2. Völliger Umbau der auf zwei Paare reduzierten Paarflossen, es entstand ein verkürztes Archipterygium, sowie distale Radien
3. Bildung eines Knochenmosaiks auf dem Schädeldach nach Art des Tetrapodenmusters, doch noch viele akzessorische paarige und unpaarige Elemente
4. Entstehung eines verknöcherten, aus zwei gelenkig miteinander verbundenen Teilen bestehenden Endocraniums
5. Neuentstehung einer als Lunge dienenden Schwimmblase
6. Völliger Umbau des Schuppenkleids und der primär heterozerken Caudalis
7. Neuentstehung eines einheitlich die Kiemenregion schützenden Opercularapparates usw.

Der Übergang vom Wasser- zum Landleben, also von den Crossopterygiern zu den Uramphibien bzw. Ichthyostegalia erforderte tiefgreifende Umbildungen. Mit dem Verlust der Kiemenplättchen wurden auch deren Träger, die Kiemenbogen funktionslos. Sie wurden zurückgebildet, schon in der Embryologie ist ihr starker Abbau bei den Tetrapoden zu erkennen. Bei den Säugetieren sind aus den ehemaligen Kiemenbogen wichtige Teile des Kehlkopfs, die Cartilago hyoidea, C. thyreoidea, C. cricoidea u.a., hervorgegangen. Auch die Gehörknöchelchen der Tetrapoden stammen von Kiemenbogen ab. Es ist von großem Interesse zu sehen, daß neuerdings die als Ruhmestat der Vgl. Anatomie geltende Reichert-Gauppsche Theorie abgelehnt wurde.

Hier noch ein Wort zu den "Kiemenbogen", die in der Ontogenese der Säugetiere und auch des Menschen auftreten sollen. Man täte besser, von S c h l u n d b o g e n zu sprechen, denn die Schlundbogen sind

k a t e g o r i a l e Organe der Wirbeltiere, die nur bei den Fischen zu Kiemenbogen werden; bei den Tetrapoden bilden sich aber schon insoferne nie echte Kiemenbogen heraus, als hier auch keine Kiemenblättchen auftreten. Vielmehr läuft die Ontogenese der Schlundbogen der Tetrapoden am Kiemenbogenstadium vorbei, wiederholt dieses aber nicht. Bei höheren Tetrapoden sind auch ontogenetisch keine Kiemenspalten mehr vorhanden, ihr Fehlen beim Menschen wurde schon lange von dem Leipziger Anatomen W. HIS bestätigt, die kleine hier liegende Membran reißt nur sehr leicht ein und täuscht Kiemenöffnungen vor. Bei Vögeln allerdings sind, soweit ich mich hier auf Literaturangaben verlassen kann, Kiemenöffnungen vorhanden, aber niemals Kiemenblättchen.

Die devonischen Rhipidistia haben neben den noch voll funktionierenden Kiemen bereits - erstmals in der Geschichte der Wirbeltiere - eine S c h w i m m b l a s e, die den Agnathi und allen Chondrichthyes fehlt. Sie stellt also eine völlige N e u b i l d u n g dar. Diese "Schwimmblase", nach Ansicht vieler Paläontologen, besonders A.S. ROMERS, war primär eine L u n g e im Hinblick auf die Tetrapoden stellt sie ein p r ä a d a p t i v e s O r g a n dar, das zunächst gar nicht nötig war! Damit wird eine frühere Meinung der Vgl. Anatomie auf den Kopf gestellt. Die rein wasserlebenden oder marinen Osteichthyes brauchten diese ursprüngliche Lunge nach dieser Theorie erst sekundär (was ich nicht glaube) als Schwimmblase, also als hydrostatisches Organ. Daß bei Dipnoern die Schwimmblase noch respiratorische Funktionen übernehmen kann ist allgemein bekannt. Es muß hier auch betont werden, daß bei den Amphibien die Hautatmung zunächst noch sehr wichtig ist, man kann das leicht experimentell an Fröschen nachweisen, die auch nach Verlust der Lunge noch leben können, bei Ausschaltung der Hauptatmung durch Bestreichen der Haut mit luftundurchlässigem Leim jedoch ersticken.

Die lebenden Amphibien, mit Ausnahme der Gymnophionen, die z.T. noch Knochenschuppen in der geringelten Haut haben, sind n a c k t h ä u t i g doch ist dieser Zustand s e k u n d ä r. Die ältesten Tetrapoden waren wohl ausnahmslos beschuppt, doch sind zwischen diesen Schuppen und denen der Crossopterygier mancherlei Unterschiede vorhanden, vor allem entfiel die teilweise Überdeckung der Schuppenreihen, die nur bei den wasserbewohnenden Fischen sinnvoll war. Übrigens wurde dieser Fischzustand der Beschuppung sogar bei einem rezenten Tintenfisch nachgewiesen.

Die Kiemen der Amphibienlarven sind völlige Neubildungen und haben mit den Fischkiemen nur den Namen gemeinsam, sie stellen larvale Gebilde dar, die nur in der Metamorphose auftreten. Die Meinung, daß gewisse oder gar alle Lepospondyli keine Metamorphose besessen haben, muß noch geklärt werden.

Beim Übergang vom Wasser- und Landleben fiel der Auftrieb weg und die Tetrapoden brauchten ein kräftiges Achsenskelett, wo Gürtel und Extremitäten Halt finden konnten. Das Achsenskelett wurde, nachdem lange die Chorda dorsalis eine exklusive Rolle gespielt hatte, zur Wirbelsäule. Wir müssen hier die Wirbelbildungen der Crossopterygier und frühen Tetrapoden genauer betrachten, im 50. dieser Berichte (Bamberg 1976, Ber. 50, für 1975, S. 25 - 58, 18 Abb.) habe ich schon unter Zusammenstellung aller einschlägigen Abbildungen eingehend hierüber berichtet und die Auffassung von A.S. ROMER modifiziert. Die Wirbelkörper bestehen bei den frühen Tetrapoden nur aus zwei Elementen, Interzentrum und Pleurozentrum, alle anderen Namen, wie sie vor allem durch O. ABEL (seit 1919) und F. v. HUENE in die Paläontologie eingeführt wurden (im Anschluß an die unrichtige Bogentheorie GADOWS, wonach 4 Elemente anzunehmen seien), müssen entfallen, sie haben keine Berechtigung. Bei den zu den Reptilien hinführenden Labyrinthodonten, den sog. Anthracosauria, ist als primärer Wirbel ein echt embolomerer Doppelwirbel anzunehmen, der in der zu C r i c o t u s führenden Reihe beibehalten wurde, bei der anderen jedoch nimmt das Interzentrum, getreu seinem Namen, immer mehr an Größe ab und bildet schließlich nur noch ein kleines Element vorne zwischen den Pleurozentren. Fast alle Reptilien und alle Säugetiere haben einen nur aus dem Pleurozentrum bestehenden Wirbelkörper (Wirbelzentrum), bei wenigen primitiven Eidechsen und Therapsida kommt noch das keilförmige Interzentrum vor, bei Säugetieren fehlt es immer.

Vergleichen wir nun die Wirbel von Reptilien mit denen von I c h t h y o s t e g a und E u s t h e n o p t e r o n, dann sehen wir ganz konträre Zustände, das Hauptgewicht liegt auf dem Interzentrum, das Pleurozentrum ist ein ganz kleines Element, das abnorm hoch zwischen den Oberen Bögen liegt. Wir erkennen, daß zwar die batrachomorphen Labyrinthodonten von E u s t h e n o p t e r o n abstammen, aber nicht die reptilomorphen. Für letztere stellt I c h t h y o s t e g a keinen Ahnen dar, dieser muß erst noch nachgewiesen werden.

Amphibien (Labyrinthodontia bzw. Anthracosauria)

Gleich zu Beginn der paläontologischen Überlieferung der Amphibien bringt uns diese in größte Verwirrung! Es treten nämlich schon früh im Karbon schlangenförmige, beinlose, an die Blindwühlen erinnernde Amphibien, die Aistopoda, auf. Ein näheres Eingehen auf diese Tatsache, die A.S. ROMER als das größte Rätsel in der Wirbeltiergeschichte bezeichnete, ist in diesem Zusammenhang nicht nötig; ich stimme aber neueren Stimmen zu, die die Polyphylie der Amphibien vertreten. Das braucht sich aber keineswegs im System niederzuschlagen, etwa gar durch Auflösung der Amphibien.

Wie bei den Fischen fehlen bei den Amphibien die Embryonalhüllen, man faßt diese aber als Anamnia zusammen und stellt sie den Amniota (Reptilien bis Säugetiere und Vögel) gegenüber. Doch kann die Paläontologie hier nicht mitreden, ihr liegen ja nur Skelette (und die unmittelbar aus ihnen abzuleitenden Schlüsse) vor. Jedenfalls besteht zwischen Crossopterygiern und Anthracosauriern - Ichthyostega hat hier auszuscheiden - noch eine große Kluft. Abb. 4 ff. zeigt Skelett und Schädel von Anthracosauriern, die man schon lange als reptiliomorph, im Gegensatz zu den batrachomorphen Temnospondylia, bezeichnet. F. v. HUENE hat auf die frühe Trennung beider Zweige großen Wert gelegt. Rein äußerlich, ohne daß man das überbewerten sollte, sind beide Reihen dadurch unterschieden, daß bei den batrachomorphen Formen das Tabulare nicht an das Parietale stößt.

In der Phylogenie der Wirbeltiere spielte früher die Gattung Seymouria (Ordnung Seymouriamorpha WATSON 1917) aus dem Unt. Perm der USA eine große Rolle, heute ist diese Form auf ein Nebengleis geschoben. Die nahe Verwandtschaft mit Discosauriscus, wo larvale Kiemen nachgewiesen sind, beweist, daß Seymouria noch ein echtes Amphib ist. Ich will hier Seymouria und seine Verwandten nicht im Detail besprechen und verweise auf meine ausführliche Würdigung an anderer Stelle (KUHN, Die Amphibien, 1965, S. 73 ff). Dort sind auch die 18 Amphibienmerkmale den 11 Reptilmerkmalen gegenübergestellt. Als erster hat WATSON auf diese eigenartigen Verhältnisse hingewiesen und von einer Mosaikentwicklung gesprochen. Er versteht darunter die phylogenetische Umbildung von Grossbauplänen der Wirbeltiere in mosaikähn-

licher Form, d.h., viele Merkmale wurden relativ unabhängig und nicht ganz synchron in verschiedenen Reihen verschieden rasch umgebildet. Bei Seymouria wurden demnach in der Übergangszone Amphib-Reptil, bzw. Anthracosauria - Cotylosauria, ein Merkmalsmosaik aus bereits fortgeschrittenen und noch zurückgebliebenen, primitiven Merkmalszuständen herausgebildet. Ähnliches treffen wir bei Archaeopteryx und anderen Gruppen. In der Regel bildet sich dieses Mosaik am deutlichsten im Schädelbau heraus. Ich habe den Seymouria-Schädel hier (Abb. 6) abgebildet, um Vergleiche mit Verwandten zu ermöglichen. Im übrigen ist Seymouria schon deswegen nicht in die Ahnenreihe der Säugetiere aufzunehmen, weil diese Gattung viel später auftritt, als die schon aus tiefem Oberkarbon bekannten Cotylosaurier, nämlich erst im frühen Perm. Als Seymouria lebte, hatte sich der Sprung von den Anthracosauriern zu den Stammreptilien schon längst vollzogen. Mein Lehrer, F. BROILI in München, ein bedeutender Paläontologe, der aber allen allgemeinen Fragen in der Paläontologie aus dem Wege ging, vor allem die Evolutionsfrage völlig mied, sah in Seymouria noch ein Stammreptil. Zu eigentlichen Stammreptilien erklärte er die Paterosauriden, identisch mit den Lysorophiden, altpermische, lepospondyle Amphibien mit stark abgebauter Schläfenregion, ein Irrtum, der heute ganz unverständlich erscheinen muß.

Reptilien

a. Cotylosauria (Hylonomidae)

b. Synapsida (Pelycosauria, Therapsida)

Auf dem Weg vom Panzerfisch zum Menschen werden zwei Unterklassen der Reptilien durchlaufen, die Cotylosauria und die Synapsida, bei erstere nur die Ordnung Captorhinomorpha (Fam. Hylonomidae = Romeriidae), bei den Synapsida die Ordnungen Pelycosauria und Therapsida.

Cotylosauria

Bei den Captorhinomorpha, den primitivsten Cotylosauriern, handelt es sich um gegenüber den Anthracosauriern sehr fortschrittliche Formen, der Ohrschlitz ist meist schon ganz geschlossen, das Foramen parietale

ist sehr klein geworden, das Schädeldach ist jetzt kürzer, die Tabularereihe verkleinert. Diese Tiere sind meist klein, von Eidechsengestalt, 23 - 28 Präsakralwirbel, 2 Sakralwirbel, normale Extremitäten, diese stehen seitwärts vom Körper noch ab, der Fuß wird meist ganz auf den Boden aufgesetzt. Schwanz noch lang, mit ca. 50 Wirbeln. Das Supratemporale ist stark reduziert, das Intertemporale fehlt schon ganz.

Obwohl die Limnoscelidae noch primitiver als die Hylonomidae sind, kommen nur letztere als Ahnen wohl aller Reptilordnungen (wenigstens nimmt A.S. ROMER das an, auch für die Ichthyosaurier!) in Frage. An dem hinten kaum eingebuchteten Schädeldach ist der Ohrschlitz nahezu ganz geschlossen, er kommt aber gelegentlich sogar noch bei primitiven Pelycosauriern vor. Über das Trommelfell ist nichts sicheres bekannt, es muß hinter dem Schädelrand gelegen sein, der Stapes erreichte das Quadratum. Durch die Schließung des Ohrschlitzes war eine festere Verbindung der Wangenregion mit dem Schädel ermöglicht. Die Hylonomidae wurden schon sehr früh von A. FRIC aus dem Mittl. Oberkarbon Böhmens beschrieben, aber erst in den letzten Jahren hat sie CARROLL genauer bekannt gemacht und ihre phylogenetische Bedeutung herausgestellt. Aus diesen Stammreptilien müssen nun geradezu explosiv die anderen Reptilordnungen hervorgegangen sein, man findet nämlich schon Araeoscelomorpha gegen Ende des Karbons, erste Diapsiden ebenfalls schon im Oberkarbon und die Pelycosaurier sind mit ihren drei Unterordnungen ebenfalls schon im Mittl. Oberkarbon vertreten. Das ist eine unglaublich rasche, ganz unerwartete Aufspaltung in der Frühgeschichte der Reptilien! Erst relativ spät sind die Therapsida hinzugekommen, bisher sind solche erst im Mittl. Perm nachgewiesen, sie stammen von der Sphenacodontia, einer Unterordnung der Pelycosauria ab. Eigentlich wären Therapsida schon im Ob. Karbon zu erwarten!

Aus dem unteren Perm von Texas kennt man bereits echte Reptileier ihre Länge schwankt um 6 cm, die Oberfläche ist leicht punktiert bzw. mit Grübchen versehen. Somit ist nachgewiesen, daß es spätestens im Unt. Perm Amnioten gab, bei denen eine innere Befruchtung des Eies erfolgte. Die Embryonalentwicklung erfolgte demnach direkt, ohne die von Amphibien bekannte Metamorphose. Die Abhängigkeit vom Wasser war damit beseitigt und die Besiedlung neuer, kontinentaler Räume ermöglicht. Wann und wie im einzelnen diese Umstellung von höchster Tragweite erfolgte,

ist nicht festzustellen, doch ist anzunehmen, daß die Hylonomiden schon Amnioten waren. Die oft als Urreptilien gedeuteten Seymouriamorpha sind keine Reptilien, sondern müssen noch als Amphibien gelten, das geht daraus hervor, daß bei dem nahestehenden Discosauriscus (Discosaurus präokk.) echte Kiemen bei Larvenformen aus dem böhmischen Unt. Perm nachgewiesen sind.

Pelycosauria (Sphenacodontia)

Als die primitivsten Synapsida stehen sie zwischen Cotylosauria und Therapsida. Die Pelycosauria haben als erste Reptilordnung Schläfengruben, und zwar die unteren, die sich im Laufe der Evolution stark nach oben erweiterten. Primär liegen sie unter Postorbitale-Squamosum. Das Squamosum ist bei den Romeriiden noch ein sehr großes Element, das von jetzt an zunehmend kleiner wird. Es wurde angenommen, daß die Schläfengruben aus kleinen Nahterweiterungen hervorgegangen sind, das ist nicht richtig (Angaben dieser Art bei gewissen "Millerosauriern" stimmen nicht), die Schläfengruben treten spontan auf. Ihre Form ist von grundlegender Bedeutung für die Systematik der Reptilien. Man unterscheidet:

1. Anapsider Zustand, bei Cotylosauriern, Schildkröten; ohne Schläfengruben
2. Synapsider Zustand, nur die Infratemporalgrube, oben von Postorbitale und Squamosum begrenzt, bei Synapsida, Proganosauromorpha (Mesosauria), Millerosauria.
3. Parapsider Zustand, nur die Supratemporalgrube, unten von Postfrontale und Supratemporale begrenzt, Ichthyosauria. "Parapid" sind auch Placodontia und Araeoscelidia.
4. Holapsider Zustand, große einheitliche Temporalgrube zwischen Jugale und Parietale, Weigeltisauria.
5. Diapsider Zustand, zwei Temporalgruben, durch den Postorbitale-Squamosum-Bogen getrennt, hierher alle Diapsida, auch die primär diapsiden Sauropterygia. Erstes Auftreten schon im Oberkarbon.

Abzulehnen sind die Euryapsida (Synaptosauria), mit den Protorosauriern, Sauropterygiern und Placodontiern. Letztere haben nur eine Supratemporalgrube, oberhalb Postorbitale und Squamosum, wohl verwandte der Sauropterygia. Gruppen mit nur oberer Schläfengrube sind mehrmals entstanden, die Araeoscelidia, Ichthyosauria und Placodontia. Man kann sie aber nicht als Unterklasse vereinigen. Auch die Gruppen mit nur unterer Schläfengrube, wie Synapsida, Mesosauria und Millerosauria, bilden keine einheitliche Gruppe. Wie man neuerdings weiß, entstanden aber auch schon bei den Anthracosauria Schläfengruben und Präorbitalgruben.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die Pelycosauria schon sehr früh, bald nach dem ersten Auftreten der Cotylosaurier entstanden sind, fast zugleich mit den Diapsida noch im Ob. Karbon. Erst sehr viel später traten die ersten Therapsida auf, im Mittleren Perm, die Überlieferung ist hier sehr spärlich, vor allem in der sonst so reichen Karruformation.

Über 70 % aller Reptilgattungen des unteres Perm sind Pelycosauria, im Oberperm treten an ihre Stelle die Therapsida, die hier 85 % aller Gattungen der Reptilien bilden. Neben dem plötzlichen Auftreten der Infratemporalgrube ist von Bedeutung, daß sich bei den Sphenacodontia die Fazialregion ganz leicht abgebogen hat. Die Nasenlöcher liegen getrennt und stets seitlich, das Foramen parietale ist noch groß (fehlt bei Säugetieren ganz), das Quadratum ist noch fixiert, meist 27 Präsakralwirbel, 2 - 3 Sacralwirbel; die Beine sind schlanker als bei den Stammreptilien und meist zu rascherem Laufen geeignet. Phalangenformel 2.3.4.5.3(4). Die Wirbelkörper sind noch notochordal, d.h. von der Chorda leicht zentral durchbohrt. Interzentra noch vorhanden.

Die zu den Therapsida überleitenden Sphenacodontia haben einen hinten breiten Schädel, mit mäßig bis stark verlängerter Fazialregion. Der dorsale Ast des Prämaxillare ist nicht verlängert, Postorbitale mit Verlängerung hinter der Orbita, Unterkiefergelenk hinter dem Condylus occipitalis gelegen, die Schädeloberseite ist in der Orbitalregion gut von den Seiten abgesetzt. Zähne spitz und zurückgekrümmt, Caninen meist groß, Gaumenbezahnung noch vorhanden, Zähne auf dem Pterygoid-Flansch. Die Familie Varanopsidae leitet zu den Therapsiden über, sie besitzt noch viele primitive Züge auch der Ophiacodontia, sie haben noch einen niederen Schädel, Fazialregion mäßig verlängert, nur aus

Unt.-Mittl. Perm der USA bekannt. Ob man die Phthinosuchia bzw. Eotheriodontia in den großen Evolutionsgang zu den Säugetieren hin einschalten kann, bedarf noch der Prüfung, auffallend ist die Höhe ihres Schädels, was sie wohl aus der Reihe ausscheiden läßt.

Therapsida

Die Entdeckung der Therapsida ist eine der bekanntesten und wichtigsten Leistungen der Paläontologie. Sie ist im wesentlichen das Werk von ROBERT BROOM, einem in Südafrika tätigen Arzt, der einen Großteil der vielen Gattungen und Arten (400 Gattungen, weit über 1000 Arten) entdeckt und publiziert hat. BROOM ist auch bei der Entdeckung der südafrikanischen Australopithecinen, die man heute vielfach als Ahnen des Menschen betrachtet, bekannt geworden. Auffallend ist, daß man von den Wurzeln der Therapsiden erst sehr wenig weiß, in Südafrika beginnt die Lieferung erst relativ spät, in der zum mittleren Oberperm zu stellenden Tapinocephalus-Zone; etwas älter sind verschiedene Funde aus Nordamerika und der UdSSR. Somit ist festzustellen, daß die Therapsida noch kaum in das Unt. Perm hinabreichen. Wann sie entstanden ist nicht sicher, aber anzunehmen ist, gegen Ende des Unt. Perm, wo aber recht plumpe Therapsiden zu dominieren scheinen. Erst mit den Therocephalia aus dem Mitt. Oberperm haben wir zweifelsfreie Ahnen der Mammalia vor uns.

Die Therapsida sind ungemein vielgestaltig, einige erreichen sogar die Größe eines Nilpferds und stehen hinter diesen auch nicht an Schwere und massigem Körperbau zurück. Die Nasenlöcher liegen oben auf dem Schädel, nahe am Schädelvorderrand, sie werden niemals weit nach hinten verlagert. Die Augenhöhle ist meist nahe der Schädelmitte gelegen; erst bei den Bauriamorpha verschwindet der Postorbitalsteg, Orbita und die sich im Laufe der Evolution stark erweiternde untere Schläfengrube verfließen dann miteinander. Beim Menschen sind beide Schädelgruben wieder durch einen knöchernen Steg getrennt. Am Schädel ist das Supratemporale ganz verschwunden, weitere Knochen im Umkreis der Orbita werden kleiner, das Postfrontale (Hinterstirnbein) fehlt meist schon ganz. Auch das Foramen parietale ist bei den fortgeschrittenen Formen geschlossen. Die Schläfengrube ist eine untere und wird primär oben von Postorbitale und Squamosum begrenzt, doch verschwindet bald die Vereinigung beider Knochen und die

Infratemporalgrube hat oben keine feste Begrenzung mehr. Die Choanen liegen primär vorne am Gaumen, getrennt durch den Vomer. Schon bald bildet sich ein sekundärer Gaumen, indem Maxillen und Palatina horizontale Platten entwickeln, die median zusammenstoßen. Damit mündet der Nasenrachengang viel weiter hinten. Zum ersten Male in der Geschichte der Wirbeltiere verwachsen Gehirnkapsel und Gaumenknochen fest miteinander, zunächst betrifft das aber nur die Pterygoide. Zugleich erweitert sich die Gehirnkapsel immer mehr, sie ist primär noch klein und nicht einheitlich knöchern, sondern noch teilweise membranös begrenzt. Das Epipteryoid der niederen Tetrapoden wird zum Alisphenoid und beteiligt sich zunehmend am Aufbau der knöchernen Gehirnkapsel (Abb. 11, 12). Am Unterkiefer nimmt das Dentale immer mehr an Größe zu und verdrängt die hinter ihm liegenden Knochen. Das Articulare wird zu einem Gehörknöchelchen und das ebenfalls am primären Unterkiefergelenk noch beteiligte Quadratum wird bei den Säugetieren ebenfalls zu einem Gehörknöchelchen, dem Incus. Neuerdings wird diese als Ruhmestat der Biologie geltende Homologisierung der Gehörknöchelchen mit den Knochen des primären Unterkiefergelenks bestritten! Es sind Formen bekannt geworden, wie D i a r t h r o g n a t h u s , wo beide Gelenke noch vorhanden sind. Dieser Zustand wurde sogar in mehreren Linien erreicht, Man entnehme die noch bestehenden Unterschiede bzw. Angleichungen der Tabelle auf S. 150.

Therocephalia

Das ist die erste Gruppe der Therapsida, die mit Sicherheit zu den Mammalia hinführt. Man kann folgende Merkmale als für die Therocephalia charakteristisch angeben: Schädel meist lang und niedrig bei den etwa 60 Gattungen (ca. 7 Familien, zumeist aus Südafrika, auch aus UdSSR und China, nur im Oberperm), lange breite Schnauze, Jochbogen nie breit ausladend, Schläfengruben vorwiegend nach oben gerichtet, schmaler von den Parietalia gebildeter Kamm zwischen den Schläfengruben, große Gaumenfenster, Phalangenformel wie den Säugetieren schon vielfach 2.3.3.3.3. Große Eckzähne vorhanden, keine molarisierten Zähne.

Bauriamorpha

Die Bauriamorpha, die etwa gleichzeitig mit ihren Ahnen, den Therocephalia auftreten, aber erst an der Grenze Perm-Trias häufiger werden und noch in der Untertrias aussterben, gehen wohl polyphyletisch aus den Therocephalia hervor. Sie sind schon viel fortschrittlicher als ihre Ahnen, sie haben einen sekundären Gaumen, die Schläfengruben sind kurz, Scheitelbeinregion flach und schmal, meist keine Parietalformen mehr, auch kein Postfrontale mehr vorhanden. Jochbogen zart, Augenhöhle hinten nicht mehr knöchern abgeschlossen (Ausnahmen sind bekannt), Gaumen meist mit großen Fenstern und Interpterygoidlücke, Phalangenformel wohl stets 2.3.3.3.3. Man kenntgegen 50 Gattungen in 9 Familien.

Die Scaloposauriden sind eine Familie der Bauriamorpha, die zu den Säugetieren über die Ictidosauria hinführen. Die Scaloposauriden sind kleine Raubtiere mit breitem, nicht hohem Schädel, Schnauze meist lang, Schläfengrube kurz, meist noch mit Postorbitalspange, doch ist sie nicht mehr völlig entwickelt, pro Kieferast 20 - 30 Zähne. Man kennt diese Familie nur aus dem Ob. Perm, es klafft also zwischen ihnen und den Ictiodosauria aus der Obertrias eine große zeitliche Lücke, die man noch nicht recht überbrücken kann.

Ictidosauria (Diarthrognathoidea)

Sie stammen von den Bauriamorpha ab, höchst wahrscheinlich von Scaloposauriden oder doch einer ähnlichen Familie. Bekannt sind sie erst seit 1929, R. BROOM hat sie als erster beschrieben. Leider sind sie noch sehr ungenügend bekannt (Abb. 7, 9), sie besitzen ein doppeltes Kiefergelenk, die Gehirnkapsel hat sich weiter vergrößert. Es wurde festgestellt, daß neben 7 Säugetiermerkmalen noch 12 Reptilmerkmale am Schädel vorhanden sind. Aus den Ictiodosauria sind die Pantotheria abzuleiten. Erstere kennt man bisher nur aus der Obertrias Südafrikas, letztere erst aus dem Mittl. Jura (hier die Familie Amphitheriidae). Zeitliche Zwischenglieder kennt man nicht, doch sind aus diesem zeitlichen Hiatus andere Säugetiere bekannt, wie die Triconodonta und die mit ihnen nach unten zusammenlaufenden Docodonta (vgl. den angeblichen Triconodonten Sinoconodon Abb. 8). Dazu kommt als dritte Gruppe die der Multituberculata (in der

Trias die Haramiyidae, Rhät Württembergs); entgegen THENIUS stellt neuderings KREBS diese Familie zu den Multituberculata. Vielleicht haben die Multituberculata einen anderen Ursprung als alle übrigen Unterklassen der Säugetiere.

Zusammenfassend läßt sich zeigen, daß innerhalb der Therapsida auf verschiedenen Linien eine starke Annäherung an die Säugetiere erfolgt, aber nach heutigem Wissen kann man nur die Ictidosauria als deren Ahnen betrachten. Die Umwandlund der Reptilien in Therapsiden erfolgte schon im Stadium der Pelycosaurier. Aber hier findet sich noch keine Gebißdifferenzierung, erst bei carnivoren Therapsiden bildet sich ein Eckzahn heraus, vor ihm liegen dann schon die Schneidezähne, dahinter die Backenzähne, doch ist dann noch nicht sofort die Ausbildung mehrspitziger Backenzähne erfolgt; noch später kam deren Verbreiterung und die Bildung von Kauflächen zustande. Mit dieser Umbildung entstand auch die Mehrwurzeligkeit der Zähne und der bei Reptilien im ganzen Leben bestehende Zahnersatz wich dem diphyodonten Zahnwechsel. Die Bildung von Zahnlücken (Diastemen) stellte sich wohl noch später ein, sie führt aber vom Weg zum Menschen, der eine geschlossene Zahnreihe besitzt wie die meisten Primaten auch, ab. Nach THENIUS sind bei den mesozoischen Säugetieren zwischen 52 und 68 Einzelzähne ausgebildet, bei den Reptilien sind es oft noch viel mehr. Eine für alle Säugetiere typische Z a h n f o r m e l kommt auch schon bei Reptilien vor, aber ist hier doch noch kein Kriterium von großer Bedeutung. Die meisten Reptilien, auch noch die Pelycosaurier und die primitiven Therapsiden, haben haplodonte Zähne, die nicht zum Zerkauen der Nahrung geeignet waren. Erst später wurde das Gebiß differenziert und ermöglichte ein Kauen. Zugleich erfolgte die Erwerbung der Homoiothermie und des Haarkleides. Daß es bei den Therapsiden schon homoiotherme Formen gab, ist erwiesen, es sind zwar nicht, wie bei Flugsauriern, körperlich erhaltene Haare nachgewiesen, aber Hinweise auf deren Vorhandensein (WATSON, BROILI 1941). Die Annahme der Homoiothermie wird auch gestützt durch den Nachweis von Ethmoturbinalia, die Erwärmung der Atemluft bei gewissen Therapsiden ermöglichten. Den Nachweis eines Rhinariums und von Tasthaaren lieferte F. BROILI bei dem Bauriamorphen W a t s o n i e l l a (Abb. 9). Die Kautätigkeit wurde unterstützt durch die festere Verbin-

dung der Wangenregion mit dem Gehirnschädel, dessen Verfestigung und die Bildung des harten (sekundären) Gaumens. So werden Nasen- und Mundhöhle geschieden, die inneren Nasenöffnungen (Choanen) nach hinten verlegt und Nahrungs- und Atemluftweg überkreuzen sich nur noch eine kurze Strecke weit: bei geschlossenem Mund konnte gekaut werden. Das Gehirn hat sich stark vergrößert, am Schädeldach gingen Supratemporale, Postparietale, Tabulare und andere Knochen verloren, die vergrößerte Schläfengrube erforderte weitere Maßnahmen im Schädelumbau; die Trennung von Augen- und Schläfengrube ist ein weiterer Weg hin zu den Säugetieren. Der Bau des Brustkorbs bei höheren Cynodontia führte BRINK zur Annahme eines Zwerchfells (Diaphragma). Die Rippen wurden kräftiger. Sehr weitgehende Angleichung der Extremitäten sind parallel zum Schädelumbau zu erkennen, die Beine werden unter den Rumpf gestellt, Kniegelenk nach vorne, Ellenbogengelenk nach hinten gerichtet, ganz wie bei Säugetieren. Oberschenkel und Oberarm liegen dem Rumpf an, bei den Reptilien sind sie noch seitlich abgespreizt (Kriechtiere!). Aus der typisch reptilhaften Phalangenformel wird die der Säugetiere, aus 2.3.4.5.4(3) wird 2.3.3.3.3. THENIUS nimmt an, daß die primitiven Säugetiere noch plantigrad (Sohlengänger) waren, obwohl bei Bauriamorphen schon Tendenz zur Digitigradie (Zehengang) nachweisbar ist. Dazu soll hier schon gesagt werden, daß der Mensch noch plantigrad ist, indem noch die Fußwurzel dem Boden aufliegt, (also Entwicklungsumkehr?)

Säugetiere

Über die Abgrenzung der Säugetiere von den Reptilien gibt es eine umfangreiche Literatur! Man lese das am besten in THENIUS & HOFER (1960) nach, auch bei REED (Evolution, 1960), SIMPSON (1959 und 1960 in Evolution), OLSON (1959), ROMER (1965) oder im Brüsseler Symposium über den Ursprung der Säugetiere (1961). Stets kranken diese Arbeiten an der Vorstellung, daß eine Gruppe, oder Klasse wie die Säugetiere, streng monophyletisch sein müsse, andernfalls gelte sie nichts. Klassen, usw. werden doch zusammengehalten durch ihre morphologischen Merkmale, nicht durch Abstammung, das sollte endgültig klar sein. Freilich, bei Einzelfunden, wie der Elle von Eoraetia aus der Ob. Trias von

Halberstadt, oder bei den ersten Funden von Zähnen der Multituberculata, konnte man im Zweifel sein, wohin diese Funde zu stellen sind. Hat man aber einigermaßen vollständige Funde, dann ist man nie im Zweifel. Der Gesamthabitus der Monotremen ist doch so eindeutig der eines Säugetiers, daß wir, auch wenn diese Tiere noch Eier legen, diese als Säugetiere anerkennen müssen und nicht daran zu denken brauchen, diese Klasse aufzulösen. Viele einzelne Linien der Therapsida nehmen Merkmale der Säugetiere vorweg, sind deswegen aber noch lange keine Säugetiere. Und viele Säugetiere haben zunächst noch Reptilmerkmale, sind aber doch keine Reptilien mehr! Breiter polyphyletischer Übergang in mehreren Parallelstämmen der Therapsida ist nicht vorhanden, nur Annäherungen in einigen, ca. 3 Linien. Die nominalistische Auffassung unserer Systemkategorien hat keinerlei Berechtigung. Polyphylie ist niemals überzeugend nachweisbar, man sollte der Ursprungsfrage überhaupt nicht, wie so oft, eine entscheidende Stellung zubilligen. Wären etwa die Agnathi, Fische usw. beizubehalten, wenn es nur um den Nachweis monophyletischer Abstammung ginge? Die Typogenese schafft eben primär gleich viele Untertypen und diese fassen wir dann nach ihrem morphologischen Zustand in Typen zusammen.

Die Unterschiede zwischen Reptilien und Säugetieren zeigt am besten die folgende Tabelle.

Therapsiden	Säugetiere
Gehirn noch klein, Gehirnkapsel nie ganz knöchern geschlossen	Gehirn viel größer, Gehirnkapsel geschlossen
Selten noch ein Fo. parietale	kein Fo. parietale
Condylus occipitalis bereits verdoppelt	zwei Gelenkköpfe vorhanden
Sekundärer Gaumen schon bei einigen Therocephalen, bei Pelycosauriern noch offener Gaumen	sekundärer Gaumen
Nasenoffnungen getrennt	Nasenöffnungen vereinigt
Dentale vergrößert sich zunehmend	Dentale ist einziger Unterkieferknochen
Sekundäres Kiefergelenk angebahnt und bei Ictidosauriern neben dem primären Kiefergelenk vorhanden	Sekundäres Kiefergelenk, Quadratum und Articulare werden zu Amboß und Hammer
Gebiß zunächst noch homodont, Molaren-Kaufläche nur wenig differenziert und verbreitert, noch keine zweiwurzeligen Zähne, Zahnersatz uneingeschränkt, niemals diphyodonte Zähne oder mehrwurzelige Zähne, noch mit Gaumenzähnen	Gebiß mit Inzisiven, Caninen, Prämolaren und Molaren, feste Zahnformel, stets zweiwurzelige Zähne vorhanden, niemals Gaumenzähne, Diphyodontie
Freie Lendenrippen vorhanden	Lendenwirbel frei
Halsrippen frei	Halsrippen mit dem Wirbelkörper verwachsen, stets nur 7 Halswirbel
Vorderrand der Scapula nach außen gewendet (z.B. Cynodontier)	Scapula mit einer Spina
Beckenknochen noch nicht miteinander verwachsen	Beckenknochen verschmölzen
Phalangenformel zunächst noch 2.3.4.5.3. (noch bei einigen Therocephalen)	Phalangenformel 2.3.3.3.3.

Die für Säugetiere besonders bezeichnende Behaarung findet sich schon bei Therapsiden, aber auch bei den Flugsauriern. Das macht jedoch die Unterscheidung von Reptilien und Säugetieren nicht überflüssig, im Gegenteil, es besteht eine große Kluft zwischen beiden Klassen, auch wenn ein weiteres sehr bezeichnendes Merkmal der Säugetiere, das sekundäre Kiefergelenk (gebildet von Dentale und Squamosum, bei Reptilien von Quadratum und Articulare) schon bei hochentwickelten Therapsiden vorkommt. Wir haben lediglich die Diagnosen zu erweitern. Das Angulare des Reptilienunterkiefers bildet bei Säugetieren das Tympanicum, meist zu einem knöchernen Rohr ausgewachsen. Die zuweilen, so bei Walen fehlende äußere Ohrmuschel kommt bei Reptilien noch nicht vor. Der 4. und 5. Schlundbogen bildet den Schildknorpel (bei Reptilien noch nicht ausgebildet). Alle Säugetiere sind bis auf die oviparen Monotremata vivipar (Marsupialia und Eutheria). Gebiß in Inzisiven, Caninen, Prämolaren und Molaren gegliedert, die Placentalia haben ursprünglich die Zahnformel 3.1.4.3. beim Menschen 2.1.2.3. Viele Säugetiere haben sich stark von der primären Zahnformel entfernt; Backenzähne mindestens mit drei Spitzen (Höckern). Doppeltes Hinterhauptsgelenk, Sternum gegliedert, sekundärer Gaumen aus Prämaxillare, Maxillare und Palatin. Zahlreiche Schädelknochen nicht mehr vorhanden, so Präfrontale, Postfrontale, Quadratojugale, Postparietale, Supratemporale; Unterkiefer nur aus Dentale bestehend. Alle Säugetiere haben 7 Halswirbel, egal ob diese enorm getreckt sind,wie bei der Giraffe, oder scheibendünn wie bei Walen. Das erfordert den Schluß, den schon W. TROLL zog, daß wenigstens in dieser Hinsicht in der Evolution der Säugetiere keine Mutation stattfand. Die Zahl 7 ist konstant und typisch.

Die Säugetiere haben unter den Wirbeltieren das größte Gehirn, das aus unvorstellbar vielen Nervenzellen (Neuronen) besteht, beim Menschen nach J. ECCLES 10 Milliarden. Die zunehmende Gehirnvergrößerung der Säugetiere betrifft vor allem das Vorderhirn mit den beiden Großhirnhemisphären mit den sich immer stärker ausprägenden Windungen der Hirnrinde.

Die Vergrößerung des Gehirns beginnt in der Wirbeltierreihe schon bei den Fischen, sie führt über die Amphibien, Reptilien, primitive Säugetiere, Halbaffen und Affen hin zum Menschen, die beim Menschen jene maximale Steigerung erreichte, die ihm zweifellos inner-

halb aller Organismen eine einmalige Sonderstellung verleiht. Das Gehirn vergrößerte sich immer mehr im Verhältnis zum übrigen Körper, man drückt diese Hirnvergrößerung durch die Enkephalisationszahl aus, beim niedrigsten Säugetier 0,07, beim Hund 0,39, beim Menschenaffen 0,96 und beim Menschen 2,73.

Pantotheria

Die Auffassung, daß die Pantotheria die Ahnen der Placentalia sind, wird schon lange vertreten, B. KREBS hat das neuerdings betont. Er vertritt die Ansicht, daß die erst im Mittleren Jura auftretenden Pantotheria (hier die Familie Amphitheriidae) nicht auf eine der schon in der Obertrias auftretenden Säugetiergruppen (Multituberculata, Docodonta und Symmetrodonta) zurückzuführen sind, sondern einen schon in der Obertrias zu postulierenden Eigenweg eingeschlagen haben. Abb. 14 zeigt, wie verschieden die Zahntypen der ältesten Säugetiere sind, keine läßt sich formal vom anderen ableiten, ein Hinweis auf die Entstehung von Unterklassen der Säugetiere durch Typogenese schon in der Trias. Mit dieser Auffassung entfällt auch der Zwang, die Säugetiere polyphyletisch von verschiedenen Zweigen der Therapsiden abzuleiten, man kann ohne weiteres die Mammalia durch typogenetische Sprünge von einer einzigen Therapsidenform ableiten (Abb. 13 b). E. THENIUS (1960) hat in seiner Stammesgeschichte der Säugetiere (1960) die möglichen Beziehungen zwischen Säugetieren und Therapsiden dargestellt, er sucht die Ahnen der Säugetiere in der Nähe der Ictidosauria, wenn auch mit Fragezeichen. Ich halte es augenblicklich für die richtige Lösung, die Säugetiere aus den obertriasischen Ictidosauria abzuleiten (Abb. 9, 13 b). Vorerst ist die Überlieferung der altmesozoischen Säugetiere noch sehr dürftig, neuerdings kennt man einen relativ gut erhaltenen Schädel eines Triconodontiers aus der Obertrias von China (Sinoconodon Abb. 8). Auf in Spanien laufende systematische Ausgrabungen werden große Hoffnungen gesetzt, der Berliner Paläontologe B. KREBS hofft, dort ein Pantotherien-Skelett zu finden.

System und genetische Zusammenhänge der Pantotheria zeigt Abb. 14. Die primitivste Familie bilden die Amphitheriidae aus dem Mittl. Jura. Die Pantotheria sind maus- bis rattengroße Tiere, die im Jura formenreicher

und weiter verbreitet waren als die übrigen Säugetiere dieser Zeit. Es handelt sich um Insektenfresser, die im Schatten der damals in Blüte stehenden Saurier lebten. Ihre ursprüngliche mandibulare Zahnformel lautet 4.1.4.7-8. folglich ist auch eine Ableitung der Beuteltiere (Marsupialia) aus den Pantotheria möglich, was schon der große Pionier der Wirbeltierpaläontologie, O.L. MARSH annahm.

Über die Entstehung des Säugetiergebisses und seine Funktion hat neuerdings W. MAIER (Natur und Museum, 1978) interessante Ausführungen gemacht.

Insektenfresser (Insectivora)

Diese Ordnung wird heute allgemein als die Ahnengruppe aller placentalen Säugetiere betrachtet, sie selbst dürfte unmittelbar aus den mesozoischen Pantotheria hervorgegangen sein. Die Insektenfresser nehmen also in der Phylogenie der Säugetiere einen zentralen Platz ein. Das gilt aber nicht für die Zalambdodonta, sehr altertümliche, heute isoliert stehende Tiere mit eigenartigem Molarentyp (hierher Chrysochloridae, Tenrecidae bzw. Centetidae, Potamogalidae u.a.). Man vermutet engere Zusammenhänge zwischen den Deltatheriidae aus dem Paleocän (nicht Kreide! Abb. 8) und den Zalambdodonta, die man heute meist als selbständige Ordnung von den Insectivora (s. str.) abtrennt. Diese haben die Zahnformel 3.1.4.3. in beiden Kiefern, primär 5-zehige Extremitäten, drei- bis vierhöckerige Maxillarbackenzähne, ringförmig verknöchertes Tympanicum, Gaumenlücken usw. Diese in vieler Hinsicht noch sehr primitiven Insektivoren kennt man bereits aus der Ob. Kreide, doch weiß man heute, daß die früher ebenfalls in die Ob. Kreide gestellten Gattungen Deltatheridium (Abb. 8) und Zalambdalestes jünger sind, sie entstammen dem Paleocän der Mongolei. D e l t a t h e r i d i u m ist noch recht raubtierartig und könnte in die Vorstufe der Primaten passen. Sicher sind die erst im Paleocän nachgewiesenen Primaten schon in der Oberkreide aus den Insektivoren hervorgegangen.

Herrentiere (Primaten)

Hierher gehören Halbaffen (Prosimiae), Affen (Simiae) und der Mensch. Die Primaten sind unmittelbar aus den Insektenfressern hervorgegangene Placentalier, mit noch vielen primitiven Eigenschaften. So sind 5 Zehen bzw. Finger ausgebildet, Radius und Ulna, aber auch Tibia und Fibula sind noch getrennt, stets ist noch ein Schlüsselbein (Clavicula) vorhanden. Es sind auch noch alle Zahntypen ausgebildet. Die große Zehe ist außer beim Menschen opponierbar; es wird angenommen, daß primär Hände und Füße Greiforgane waren, also arborikole Lebensweise, doch ist das bei den fossilen Formen kaum nachweisbar. Fortschrittlich ist die Verlagerung der Augen von lateral nach vorne, Orbita und Schläfengrube sind durch eine Knochenspange getrennt (Wiederholung des Stadiums bei frühen Therapsiden, Abb. 7, also g e g e n das Irreversibilitätsgesetz), bei Affen und bei Tarsius sogar durch eine knöcherne Scheidewand.

Nach G. HEBERER (1975) haben die Primaten als Ordnung folgende bezeichnende Merkmale: In der Regel eine scheibenförmige (discoidale) Plazenta, meist nur ein brustständiges Zitzenpaar, ein heterodontes Gebiß (4 Zahngruppen), mit einmaligem Zahnwechsel, nach vorne gerichtete und allseitig von Knochen umgebende Augenhöhlen (Orbitae), allseits frei bewegliche Hände mit in der Regel 5 Fingern (Pentadactylie), wobei der 1. Strahl meist abduzierbar und bei einigen Formen opponierbar ist, mit Plattnägeln ausgestatteten Finger und Zehen (außer den Prosimiae und den Callithricidae = Krallenaffen), Schlüsselbeine, stark vergrößerte Großhirnhemisphären, Männchen in der Regel mit frei hängendem Penis und zwei, in einem Hodensack liegenden Keimdrüsen, Weibchen mit Uterus bicornis bzw. simplex. Ursprünglich an das Baumleben angepaßt (Arboricolie), sie leben in der Regel in Sozialverbänden.

Fossile Primaten sind große Seltenheiten, das hängt mit ihrer Lebensweise zusammen, die Chancen der Einbettung ins Sediment sind viel geringer als bei Meerestieren. Immerhin sind schon so viele Funde bekannt, daß man den Evolutionsgang ungefähr nachzeichnen kann. Am Angang stehen primitive Tiere, die der heute noch lebenden Gruppe der Spitzhörnchen (Tupaidae) sehr nahe stehen, es handelt sich um kleine bis rattengroße nichtherbivore Formen mit körperlangem Schwanz, die Molaren haben noch tribosphenischen

Bau, die beiden Kiefer haben die volle Zahnzahl, alle vier Beine bekrallt, Daumen wohl schon opponierbar, Extremitäten plantigrad (wie der Mensch), ob schon arboricol lebend ist unsicher. Älteste Reste dieser Spitzhörnchen lebten wohl schon in der Oberkreide und schließen direkt an die Pantotheria an. Hier klafft noch eine bedeutende Lücke in der paläontologischen Überlieferung.

Die Halbaffen (Prosimiae) stellen die primitivere Gruppe der Primaten dar, sie sind erst aus dem Paleocän durch relativ wenige Gattungen belegt, doch ist eine sehr frühe Aufspaltung der Prosimiae als sicher anzunehmen. Als im Jahre 1938 die ersten paleocänen Säugetiere in einer Spaltenfüllung bei Walbeck (nahe Weferlingen bzw. Braunschweig) von Arbeitern entdeckt und dem Halberstadter Museumsdirektor, meinem Freund A. HEMPRICH, gemeldet wurden, der sofort das Geol. Inst. in Halle verständigte, nahm ich öfters an den Grabungen bei Walbeck teil und fand selbst Dutzende Reste von Halbaffen (nur Fingertiere). Damals, im Alttertiär, waren also schon mehrere spezialisierte Formen der Halbaffen vorhanden, meist aus Nordamerika bekannt. Die tupaioide Primitivgruppe der Halbaffen scheint aber aus dem Paleocän noch nicht bekannt zu sein. Aus dem Oligocän der Mongolei kennt man schon Anagale ein echter Tupaioide. An diese Gruppe schließen die Lemuriformes an, unter ihnen sind die schon lange bekannten Adapidae phylogenetisch die wichtigsten. Schon CUVIER beschrieb derartige Reste aus dem eocänen Gips von Paris. Die Zahnformel lautet oben und unten 2.1.4.3. bei Menschen 2.1.2.3 (2). Neben den europäischen Adapinae existiert noch ein Paralellzweig in den USA, die Notharctinae Als verdächtig, in die Evolution des Menschen zu gehören, sind die europäischen Necrolemuridae zu nennen, die aus dem Eocän bekannt wurden.

Die Höheren Affen (Simiae, Ahthropoidea) gliedern sich in zwei Gruppen, die Affen der Neuen Welt (Breitnasenaffen, Platyrrhina) und die der Alten Welt (Schmalnasenaffen, Catarrhina). Nur letztere kommen als Vorläufer der Menschen in Frage, man unterscheidet hier die Cercopithecoidea und die Hominoidea. Der Streit, in welchem Verhältnis beide Gruppen zueinander stehen, ist noch nicht entschieden, wahrscheinlich sind beide Linien getrennt aus halbäffischen

Vorfahren hervorgegangen, es wird aber auch vermutet, daß beide einer Vorfahrenform entsprungen sind.

Für die Simiae, die sehr artenarm sind, ist bezeichnend das große Endhirn, Augenhöhle und Schläfengrube sind durch eine Knochenwand bis auf einen engen Spalt getrennt. Der Mittelfinger ist der längste, Zahnreihe geschlossen, nur zwischen oberem Eckzahn und den Schneidezähnen meist eine Lücke (Diastema), stets nur zwei Zitzen. Die Catarrhina haben nur 2 Prämolaren, insgesamt 32 Zähne; vorderer unterer Prämolar zweiwurzelig (außer beim Menschen), Tympanicum bildet einen knöchernen Gehörgang, keine Gehörblase (Bulla), Brustkorb ventral abgeplattet, mit breitem Sternum, kein Schwanz (nur einige Schwanzwirbel sind vorhanden), Gehirn maximal vergrößert. Die Prämolaren sind noch einfacher als die der Cercopithecoidea, die als Vorstufe der Hominoidea ausscheiden dürften.

Die Wurzel des Menschen liegt also in den altweltlichen Catarrhinen, die fossil noch ungenügend bekannt sind. An der Grenze Eocän-Oligocän haben offenbar schon Formen gelebt, die man mindestens als protocatarrhin bezeichnen kann. Die Hominoidea müssen nach THENIUS schon im Oligocän entstanden sein. Parapithecus (Abb. 8) aus dem Unt. Oligocän Ägyptens gehört allem Anschein nach schon hierher, er steht mindestens schon im Übergangsfeld Halbaffen - altweltliche Simiae. Propliopithecus, ebenfalls wie Parapithecus im Unt. Oligocän Ägyptens gefunden, ist ein Hylobatide (Gibbon), der vielfach als Vorfahre des Menschen betrachtet wird. Höher als die Hylobatidae stehen die Pongidae, die mit der großen Gruppe der Dryopithecinae beginnen, von denen man die Proconsulinae abgliedern kann, Proconsul (Abb. 17) ist offenbar altmiocänen Alters. Dryopithecinen sind recht zahlreich im europäischen Miocän bis hin nach Ostasien verbreitet. Eine Erörterung dieser Formen ist hier nicht nötig, doch bewegen wir uns nach Meinung der allermeisten Paläontologen im Vorfeld der Menschwerdung. Eine Erörterung der Brachiatorentheorie würde hier zu weit führen, doch ist ihr gegenüber Reserve am Platze, wie man der kritischen Übersicht von GENET-VARCIN (1975) entnehmen muß. Wir haben noch viel zu wenig Dokumente aus der Geschichte der Primaten, um uns hier schon festzlegen, die große Linie ist zweifellos erkannt, an der

Entstehung des Menschen aus Simiae kann man nicht zweifeln. GENET-VARCIN hat einen hier widergegebenen Stammbaum (Abb. 16) entworfen, der sich von den übrigen Versuchen ähnlicher Art sehr unterscheidet, er nimmt einen langen, aber kaum dokumentierten Eigenweg des Menschen seit dem Eocän an und knüpft somit an OSBORN und WESTENHÖFER an. Der Ausgangsform nahestehend war wohl Alsathicopithecus aus dem Eocän; Mabokopithecus und Oreopithecus aus dem Miocän sind ebenfalls schon Seitenzweige, keine direkten Vorfahren. Hingegen laufen die Hominiden und Australopithecinen auf eine gemeinsame Wurzel im Oligocän zurück. Ob das richtig ist, diese vereinsamt dastehende Auffassung, ich kann es nicht entscheiden. Möglich ist sie zweifellos. Somit bleibt die eigentliche Ahnenreihe des Menschen seit dem Eocän, ja von Anfang an, im dunkeln und man erinnert sich an ein Wort von J. v. UEXKÜLL, der meinte, wenn man schon überhaupt Sprünge in der Entwicklung annehme, dann jedenfalls beim Menschen, der die vierte Seinsschicht, die Noosphäre beginnt.

Neuerdings ist Homo habilis (LEAKEY, TOBIAS & NAPIER 1964) als der älteste Vertreter von Homo stark im Gespräch. Doch ist bei ihm enge Beziehung zu den Australopithecinen abzulehnen. Die Zähne des Homo habilis sind kleiner als die von Australopithecus, auch Proportionen und Gestalt sind anders. Aber auch die ganze Gebißform ist hier anders. Denn die für die Australopitheciden so bezeichnende theriomorphe, tierhafte Disharmonie zwischen den großen und massigen Molaren und den verhältnismäßig kleinen Inzisiven, Caninen und Prämolaren des Vordergebisses ist beim Homo habilis ausgeglichen. Hinsichtlich Größe und Form des Unterkiefers und der Krümmung des Schädeldaches bestehen ebenfalls deutliche Unterschiede zwischen Homo habilis und den Australopithecinen. Das Gehirnvolumen mit 680 und 700 ccm liegt in der Mitte zwischen Australopithecinen (480 - 530) und dem Javamenschen Homo erectus (800). Auch Hand und Fuß zeigen andere Merkmale. Es ist gesichert, daß Homo habilis Werkzeuge benutzte und herstellte. Homo habilis dürfte zwischen 1500000 und 900000 v. Chr. gelebt haben, der auf ihn folgende Homo erectus zwischen 700000 und 400000 v. Chr.

Man ist sich heute wohl allgemein klar darüber, daß die Evolution innerhalb der Simiae (Höhere Affen) nur von der Paläontologie geklärt werden

kann. Zur Zeit DARWINS sah es da sehr schlecht aus, man kannte einen 1856 in Frankreich gefundenen miocänen Affen, Dryopithecus fontani Lartet 1856, einen 1837 in Frankreich entdeckten Gibbon-Verwandten, Pliopithecus antiquus Blainville 1840, und den Fund aus dem Neanderthal bei Düsseldorf. Das war alles. Prosimiae waren schon länger bekannt, vor allem von CUVIER beschriebene Funde aus dem eozänen Gips von Paris. Heute ist anzunehmen, daß die aus dem Oligocän des Fayums (Ägypten) stammenden Gattungen die ältesten Vertreter der Höheren Affen (Simiae) sind. Es ist nach HEBERER sicher, daß schon im späten Eocän und im frühen Oligocän Cercopithecoidca und Hominoidea getrennt waren. Apidium und Parapithecus sind noch Cercopithecoidea, Oligopithecus ist hingegen schon als Vertreter der Hominoidea aufzufassen. Auch er stammt vom gleichen Fundgebiet, nur handelt es sich, das sei ausdrücklich betont, um recht spärliche Reste, die überlieferten Zähne sind in der Regel allein ausschlaggebend. Ebenfalls aus dem Oligocän des Fayums stammt Propliopithecus eine zur Dryopithecus-Gruppe gehörende Form, die sowohl zur Pongiden-, als auch zur Hominiden-Linie gehören kann (HEBERER 1975). Um einen Vertreter der Hominoidea handelt es sich bestimmt, wie das Dryopithecus-Zahnmuster zeigt. Von Aegyptopithecus hingegen kann man sagen, daß er eindeutig zur Pongiden-Linie gehört.

Weitere Funde beweisen, daß schon im Oligocän Hylobathiden- und Pongiden-Linie sich zu trennen begannen bzw. begonnen haben. Aeolopithecus könnte schon ein echter Hylobathide sein. Gesagt sei noch, daß Propliopithecus aus dem Oligocän von Ägypten von den meisten Autoren als Vorfahr des Menschen betrachtet wird. An ihn schließt demnach wohl schon die im Miocän verbreitete Gruppe der Dryopitheciden an. Es sind im Miocän verschiedene, teils Hylobathiden, teils Pongiden darstellende Gattungen gekannt, die aber nicht erörtert werden können, da es hier um die Hauptzüge der Evolution geht (Pliopithecus Limnopithecus, Dryopithecus, Ramapithecus, Gigantopithecus Oreopithecus, Proconsul). Ramapithecus gehört nach HEBERER in die Hominidenlinie, Kenyapithecus ist ein miozäner Pongide. Dryopithecus macedonicus soll ein früher Hominide sein.

Damit ist unser Latein zu Ende und wir schließen mit den vielgenannten Australopithecinen, nach den einen Affen, nach den anderen Menschen.

Wie Goethes Privatsekretär ECKERMANN aufgezeichnet hat, fand am 7. Oktober 1828 zwischen GOETHE und dem bekannten Botaniker von MARTIUS (1868 in München als Professor der Botanik gestorben) ein Gespräch über die Entstehung des Menschen statt. GOETHE widersprach MARTIUS, als dieser meinte, die Natur gehe immer h ö c h s t ö k o n o m i s c h zu Werke."Dieser Meinung muß ich widersprechen. Ich behaupte vielmehr, daß die Natur sich immer reichlich, ja verschwenderisch erweise, und daß es weit mehr in ihrem Sinne sei, anzunehmen, sie habe, statt eines einzigen armseligen Paares, die Menschen gleich zu Dutzenden, ja zu Hunderten hervorgehen lassen. Als nämlich die Erde bis zu einem gewissen Punkte der Reife gediehen war, die Wasser sich verlaufen hatten und das Trockene genugsam grünete, trat die Epoche der Menschwerdung ein, und es entstanden die Menschen durch die Allmacht Gottes, überall wo der Boden es zuließ, und vielleicht auf den Höhen zuerst. Anzunehmen, daß dieses geschehen, halte ich für vernünftig; aber darüber nachzusinnen, wie es geschehen, halte ich für ein unnützes Geschäft, das wir denen überlassen wollen, die sich gerne mit unauflösbaren Problemen beschäftigen und die nichts Besseres zu tun haben. Die Heilige Schrift redet allerdings nur von einem Menschenpaare, das Gott am sechsten Tage erschaffen. Allein die begabten Männer, welche das Wort Gottes auszeichneten, das uns die Bibel überliefert, hatten es zunächst mit ihrem auserwählten Volke zu tun und so wollen wir auch diesem die Ehre seiner Abstammung von Adam keineswegs streitig machen. Ein anderer aber, sowie auch die Neger und Lappländer, und schlanke Menschen, die schöner sind als wir alle, hatten gewiß auch andere Urväter; wie denn die werte Gesellschaft gewiß zugeben wird, daß wir uns von den echten Abkömmlingen Adams auf eine gar mannigfaltige Weise unterscheiden und daß sie, besonders was das Geld betrifft, es uns allen zuvortun". Und später, wieder von der Botanik ausgehend, fügt GOETHE hinzu: "Es ist alles mehr oder weniger biegsam und schwankend und läßt alles mehr oder weniger mit sich handeln, aber die Natur versteht gar keinen Spaß, sie ist immer wahr, immer ernst, immer strenge; sie hat immer recht und die Fehler und Irrtümer sind immer des Menschen. Den Un-

zulänglichen verschmäht sie, und nur dem Zulänglichen, Wahren und Reinen ergibt sie sich und offenbart ihm ihre Geheimnisse. Der Verstand reicht nicht zu ihr hinaus, der Mensch muß fähig sein sich zur höchsten Vernunft erheben zu können, um an die Gottheit zu rühren, die sich in Urphänomenen, physischen wie sittlichen offenbaret, hinter denen sie sich hält und die von ihr ausgehen. Die Gottheit aber ist wirksam im Lebendigen, aber nicht im Toten; sie ist im Werdenden und sich Verwandelnden, aber nicht im Gewordenen und Erstarrten. Deshalb hat auch die Vernunft in ihrer Tendenz zum Göttlichen es nur mit dem Werdenden, Lebendigen zu tun; der Verstand mit dem Gewordenen, Erstarrten, daß er es nutze".

Diese erfrischende Lebensweisheit des späten GOETHE mag uns trösten, wenn uns eine allzu positivistische Fachwissenschaft im Stiche zu lassen scheint.

Die vorliegende Studie will die Grundzüge unserer Evolution im Bereich der Wirbeltiere aufzeigen, mit all ihren Fragen und Problemen. Es wäre eine dankenswerte Aufgabe für einen jüngeren Paläontologen, auf dem hier eingeschlagenen Weg weiterzugehen, aus meiner Skizze könnte ein alle Biologen interessierendes Buch entstehen, das natürlich viele Detailstudien erfordern würde. Sicher bräuchte man dazu aber nicht das Genie eines K.A. von ZITTEL oder RICHARD DEHM, aber den Überblick über ein so weites Feld und noch mehr Geduld und Fleiß.

Literatur (Auswahl)

ANDREWS, S.M., MILES & WALKER: Problems in vetebrate Evolution. 411 S.; London 1977

BERRILL, N.J.: The origin of Vertebrates. 257 S.; London 1955

BEURLEN, K.: Die Entfaltungsgeschichte des Lebens. - Ber. Naturf. Ges. Bamberg, 53 (für 1978) S. 38-99, Bamberg 1979

Blechschmidt,E.: Vom Ei zum Embryo.-Rororo; 1970

Büchner, F.: Der Mensch in der Ordnung des Lebendigen. Freiburg i.B. 1939

Das Problem der Form in der Pathologie. Freiburg i.B. 1941

BÜCHNER, F.: Zur Evolution des Menschen: Zufall oder Plan? Scheidewege, 6, S. 277-305; Stuttgart (Klett-Cotta) 1976

COLBERT, E.H.: Die Evolution der Wirbeltiere. 426 S., 152 Abb.; Stuttgart (G. Fischer) 1965

FREYE, H.A.: Humangenetik. Eine Einführung in die Erblehre des Menschen. 240 S., 34 Abb.; Stuttgart (G. Fischer) 1981

FEUSTEL, R.: Abstammungsgeschichte des Menschen, 272 S., 113 Abb.; Jena (Fischer VEB) 1976

GENET-VARCIN, E.: Problème de Phylogenie chez les hominides. - Annal. Paléont. (Vert.), 61, S. 211-233, 13 Abb.; Paris 1975

GOULD, St.J.: Ontogeny and Phylogeny. 501 S.; Cambridge Mass. 1977

GREGORY, W.K.: The origin and evolution of human dentition. 548 S.; Baltimore 1922

Our face from fish to man. 295 S.; New York 1929

Evolution emerging. A survey of changing patterns from primeval life to Man. 2 Vol.; Macmillan Co. 1951

GUTMANN, W.F.: Das Schuppenhemd der niederen Wirbeltiere und seine mechanische Bedeutung. - Natur & Museum, 105, S. 169-185; Frankfurt Main 1975

HEBERER, G., HENKE, W. & ROTHE, H.: Der Ursprung des Menschen. 4. ed., 144 S., 37 Abb.; Stuttgart (G. Fischer) 1975

Der Ursprung des Menschen. 5. Aufl., 205 S., 53 Abb.; Stuttgart (G. Fischer) 1980

ILLIES, J.: Schöpfung oder Evolution. Ein Naturwissenschaftler zur Menschwerdung. 119 S.; Zürich (Edition Interfrom) 1979

KÄMPFE: Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. 411 S., 131 Abb.; Stuttgart (G. Fischer) 1980

KREBS, B.: Zur frühen Geschichte der Säugetiere. - Natur u. Museum, 105, S. 147-155, 3 Abb.; Frankfurt Main 1975

KUHN, O.: Die vorzeitlichen Fischartigen und Fische. Neue Brehmbücherei, 384, 127 S., 96 Abb.; 1967

Die säugetierähnlichen Reptilien. Ibid., 423, 80 S., 58 Abb.; 1970

Die Wirbel der frühen Vierfüßer und ihre Zusammenhänge. - Ber. Naturf. Ges. 50 (für 1955) S. 25-58, 18 Abb.; Bamberg 1976

Die Evolution, Ergebnisse und Probleme. 100 S., 27 Abb.; 1981

KUHN-SCHNYDER, E.: Geschichte der Wirbeltiere. 156 S.; Basel 1953

NAEF, A.: Die Vorstufen der Menschwerdung. 120 S.; Jena (G. Fischer) 1933

OLSON, E.: The evolution of mammalian characters. - Evolution, 13, S. 344-353; 1959

PORTMANN, A.: Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen. 2. Aufl., 149 S.; Basel (B. Schwabe) 1951

REED, Ch.A.: Polyphyletic or monophyletic ancestry of mammals, or: What is a class? - Evolution, 4, S. 314-322; 1960

REINBOTHE & KRAUSS: Entstehung und molekulare Evolution des Lebens. 320 S., 65 Abb.; Stuttgart (G. Fischer) 1982

ROMER, A.S.: Possible polyphylety of the vertebrate classes. Zool. Jahrb., System. 92, S. 143 156; Jena 1965

Man and the vertebrates. 3. ed., 405 S.; Chicago 1941

The vertebrate body. 643 S.; Philadelphia 1949

ROMER, A.S.: Vertebrate Paleontology. 2. ed., 687 S.; Chicago 1945

The early evolution of fishes. - Quart. Rev. Biol., 21, S. 33-69; 1946

RUSSELL, E.E.: Lenkende Kräfte des Organischen. Sammlung Dalp; Bern 1970

SCHOEPS, H.J.: Was ist der Mensch? Göttingen 1960

Die Religionen, Wesen und Geschichte. Gütersloh 1961

THENIUS, E.: Die Evolution der Säugetiere. 294 S., 88 Abb.; Stuttgart (G. Fischer) 1979

THENIUS, E. & HOFER, H.: Stammesgeschichte der Säugetiere. 322 S., 53 Abb.; Berlin (Springer Verlag) 1960

TROLL, W.: Goethe und die christliche Tradition des Abendlandes. - Beitr. christl. Philosophie, 2, S. 12-39; Mainz 1947

WAHLER, G. v.: Latimeria und die Geschichte der Wirbeltiere. 125 S., 63 Abb.; Stuttgart (G. Fischer) 1968

ZANKL: Humanbiologie. 324 S., 139 Abb.; Stuttgart (G. Fischer) 1980

Nachtrag

SCHULTZE, H.-P.: Henning und der Ursprung der Tetrapoden. - Paläont. Z., 55, S. 71-86, 9 Abb.; 1981.

Hier neuere Literaturangaben, wie

CAMPBELL & BELL (Alcheringa 1977).

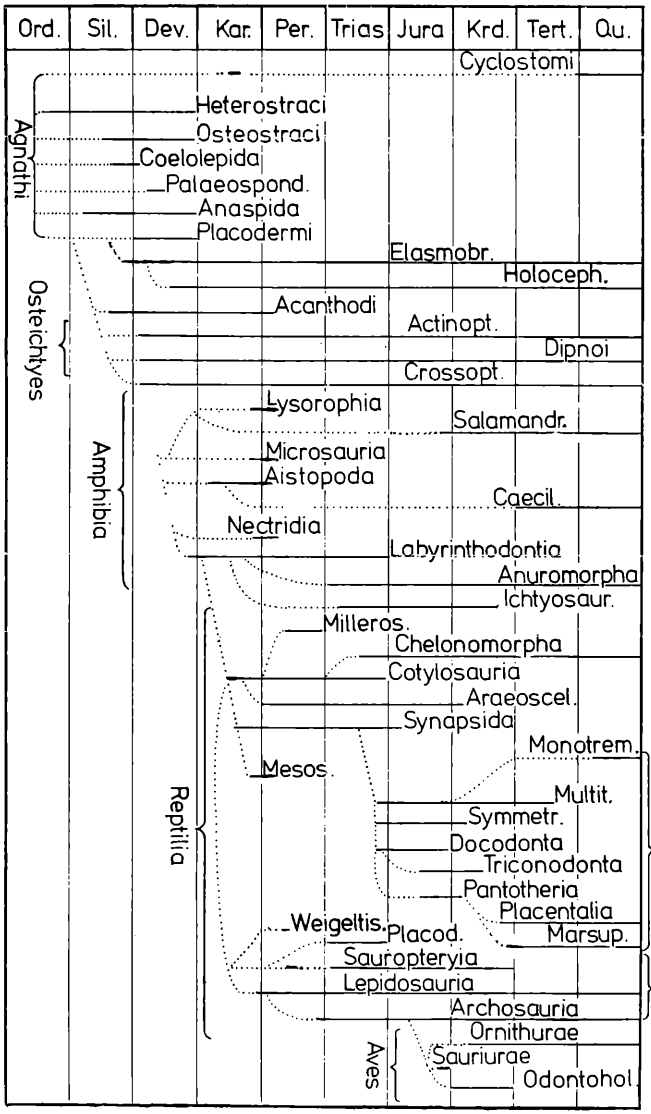
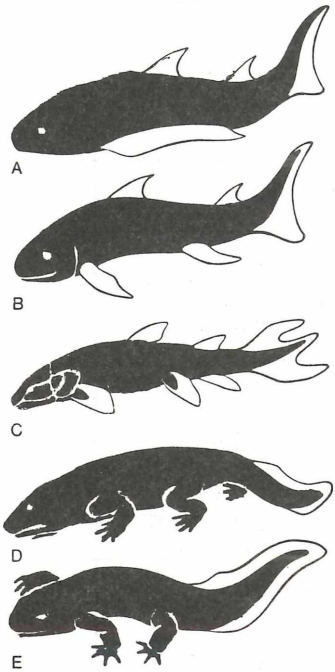


Abb. 1 Stammbaum der Wirbeltiere, es sind alle Klassen und Unterklassen berücksichtigt, nur die Placodermen (mit 9 Ordnungen bzw. Unterklassen) wurden als Einheit dargestellt. Original.



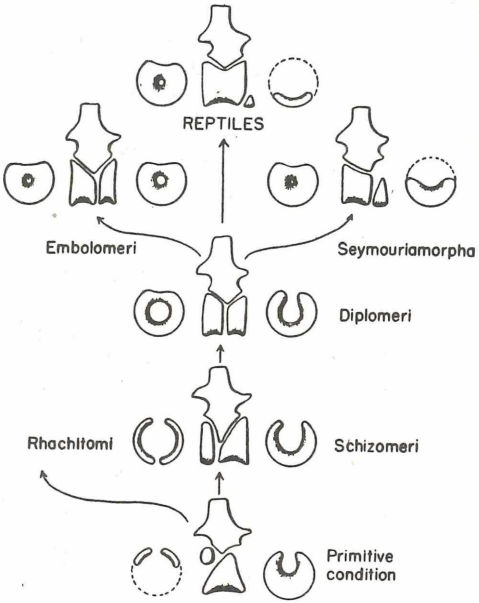


Abb. 2 Links Modell der Entwicklung der Landwirbeltiere aus fischartigen Vorfahren. Das Stadium A schließt an die Ableitung der Chordaten von metameren Hydroskelett-Vorläufern (GUTMANN 1975) an.

A. Vorläuferform mit Seitenfalten, aus denen sich die Paarflossen bilden.
B. Fisch-Konstruktion mit zwei Flossenpaaren, also der Flossengarnitur, die das hydrodynamische Minimum und funktionell notwendige System darstellt.
C. Quastenflosser (Crossoperygier-Stadium).
D. Ichthyostega-Stadium mit erhaltenem Flossensaum.
E. Heutiger Molch, für den die konstruktiven Zwänge der Extremitätengliederung dargelegt sind. Nach PETERS & GUTMANN 1978.

Rechts Die Evolution der Tetrapodenwirbel nach A.S. ROMER. Das Interzentrum liegt rechts, das Pleurozentrum links. Es ist ganz unbewiesen und unwahrscheinlich, daß aus der Ausgangslage (unten) bei Eustehenopteron die Reptilien hervorgegangen sind; es handelte sich hier geradezu um Entwicklungsumkehr.

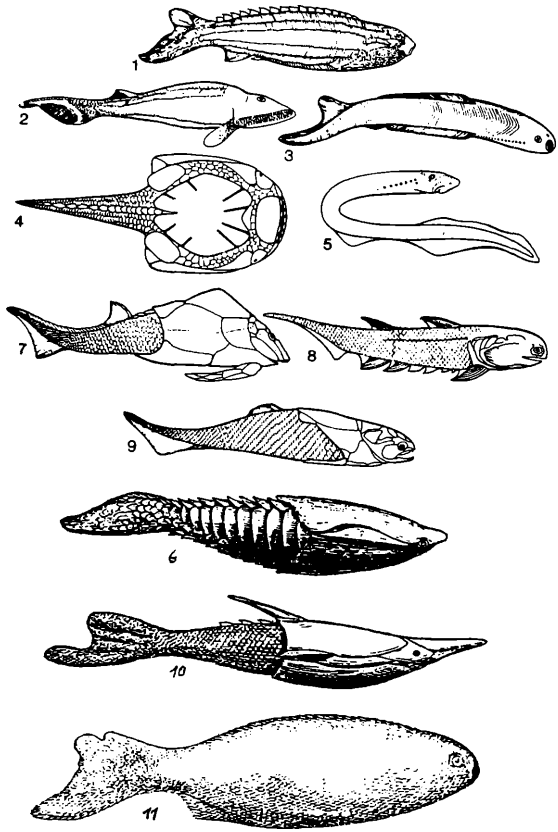


Abb. 3 Vertreter der Agnathi (1 - 4, 6, 10, 11), Cyclostomen (5), Placodermi (7, 9), Acanthodi (8).

1 Anaspide, 2 Cephalaspide, 3 Jamoytius, 4 Drepanaspis, 5 rezentes Neunauge, 6 Anglaspis, 7 Pterichthys, 8 Acanthodier, 9 Coccosteus (Placoderme), 10 Pteraspis, 11 Phlebolepis, nach GUTMANN, ROMER und GROSS.

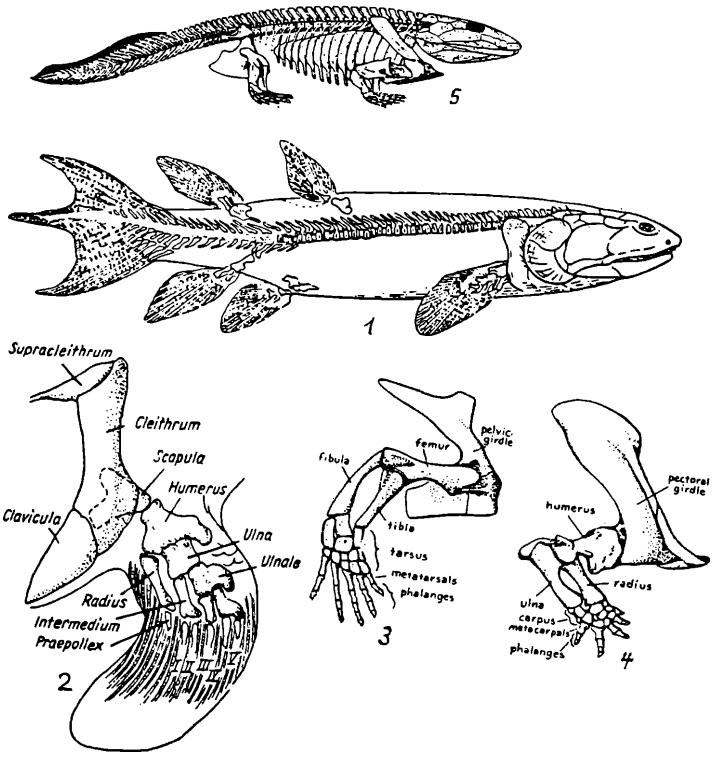


Abb. 4 Das Verhältnis der Crossopterygier (E u s t h e n o p t e r o n) zu den Amphibien (I c h t h y o s t e g a).

1 E u s t h e n o p t e r o n, Devon, (Rekonstruktion nach GREGORY & RAVEN 1941), der nach GUTMANN für das Vorläuferstadium steht.

2 Rekonstruktion der Vorderflosse von E u s t h e n o p t e r o n, die nach GUTMANN's biomechanisch-funktioneller Argumentation, nicht begründet ist und eine andersartige Interpretation der Homologie ermöglicht.

3 Hinterfuß des Rhachitomen E r y o p s, Perm

4 Vorderfuß von Eryops

5 Rekonstruktion des Skeletts von I c h t h y o s t e g a. Nach PETERS & GUTMANN 1978. A.S. ROMER, und GREGORY & RAVEN 1941

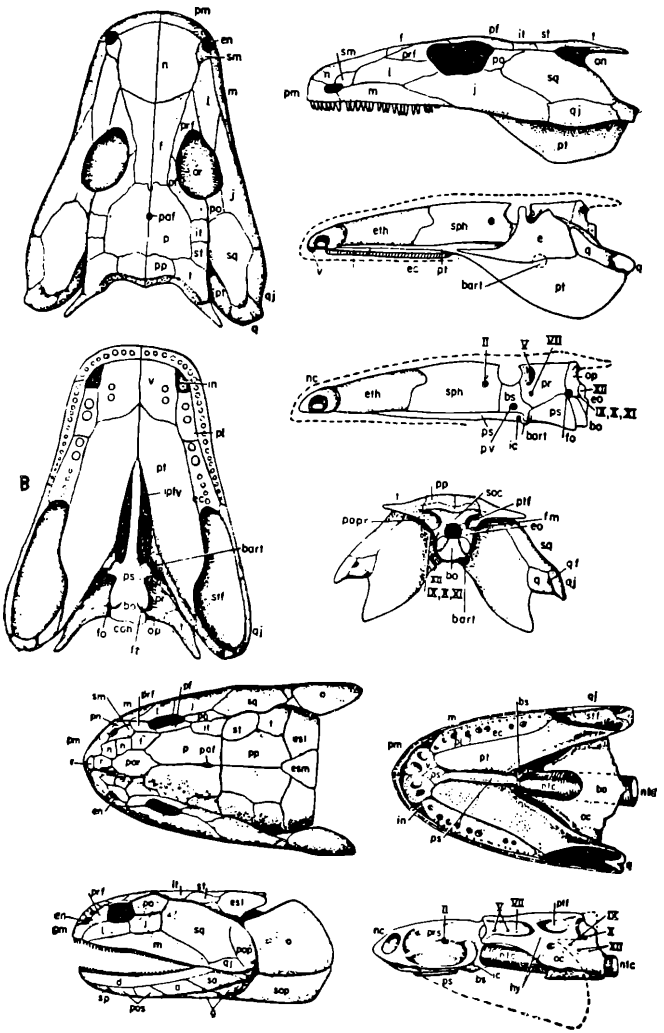


Abb. 5 Oben Schädel des karbonischen Anthracosauriers P a l a e o g y r i n u s

Unten Schädel des devonischen Crossopterygiers E u s t h e n o p t e r o n . Schädel in 4 Ansichten und die Neuralcranien. Nach A.S. ROMER

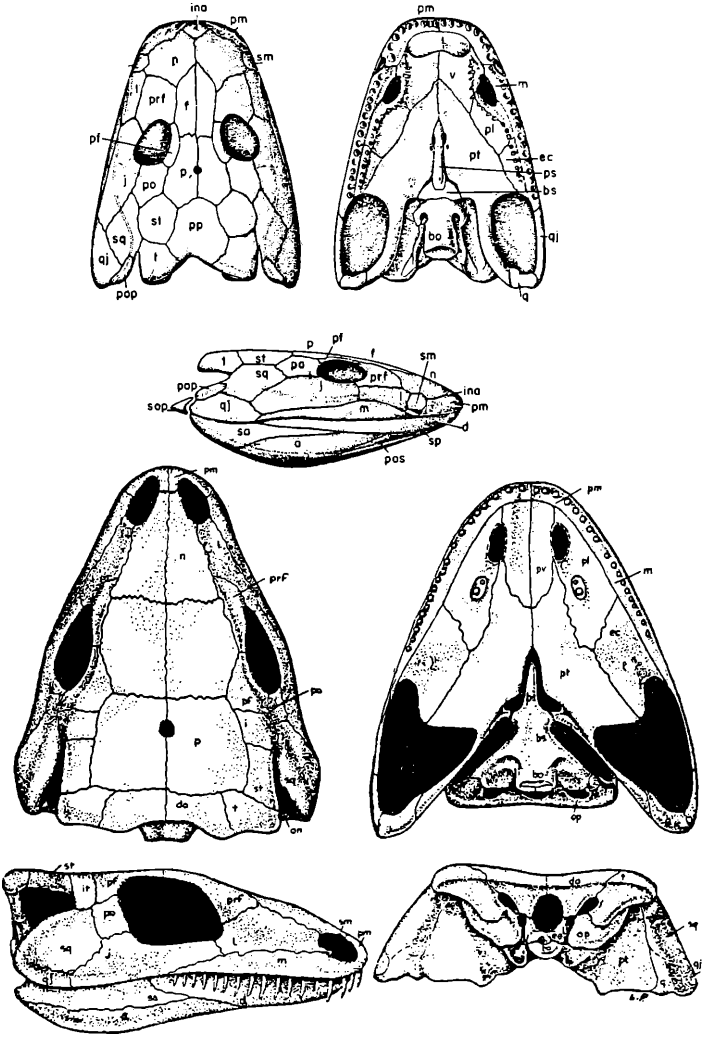


Abb. 6 Oben Schädel des oberdevonischen Labyrinthodonten Ichthyostega in 3 Ansichten.
Unten Schädel des altpermischen Labyrinthodonten Seymouria, in 4 Ansichten. Nach A.S. ROMER

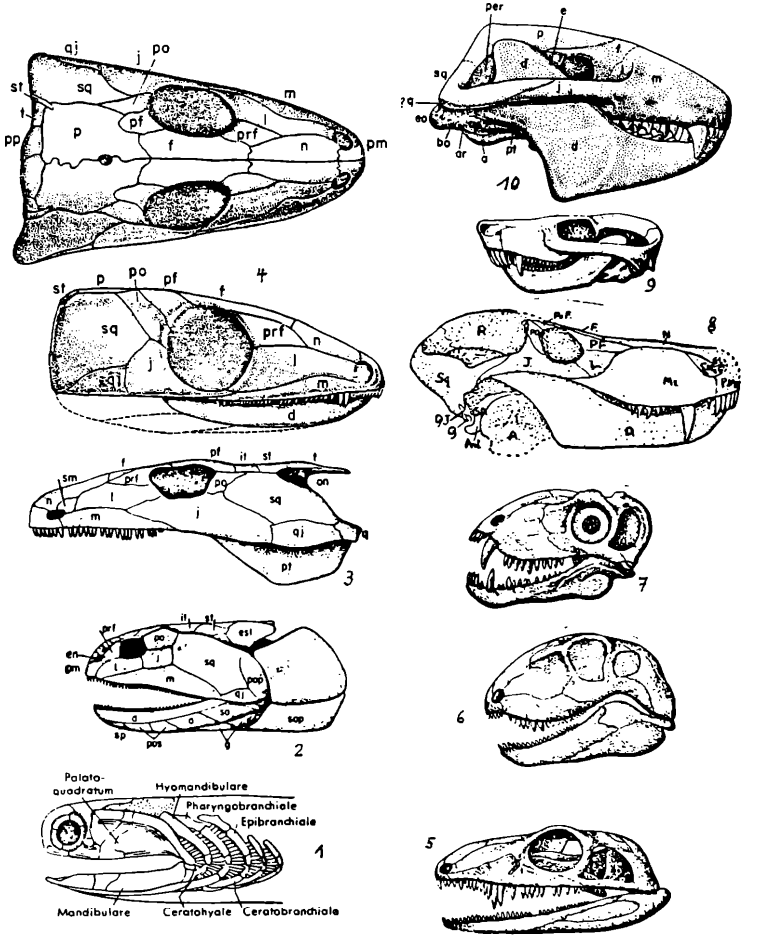


Abb. 7 Schädel von 9 Fischen und Tetrapoden, angeordnet in der Reihe aufsteigender Entwicklung zu den Säugetieren hin (letztere sind nicht berücksichtigt).

1 Acanthodes, Acanthodier aus Perm
2 Ichthyostega, Crossoptergier, Oberdevon
3 Palaeogyrinus, Anthracosaurier, Unt. Karbon
4 Hylonomus, primitiver Cotylosaurier, Ob. Karbon
5 Varanops, Pelycosaurier, Perm
6 Haptodus, Pelycosaurier, Perm
7 Phthinosuchus, primitiver Theriodontier, Perm
8 Alopecognathus, Therocephale, Perm
9 Bauriamorphe, Trias
10 Diarthrognathus, Ictidosaurier, Ob. Trias. Nach BOONSTRA, CARROLL, ROMER u.a.

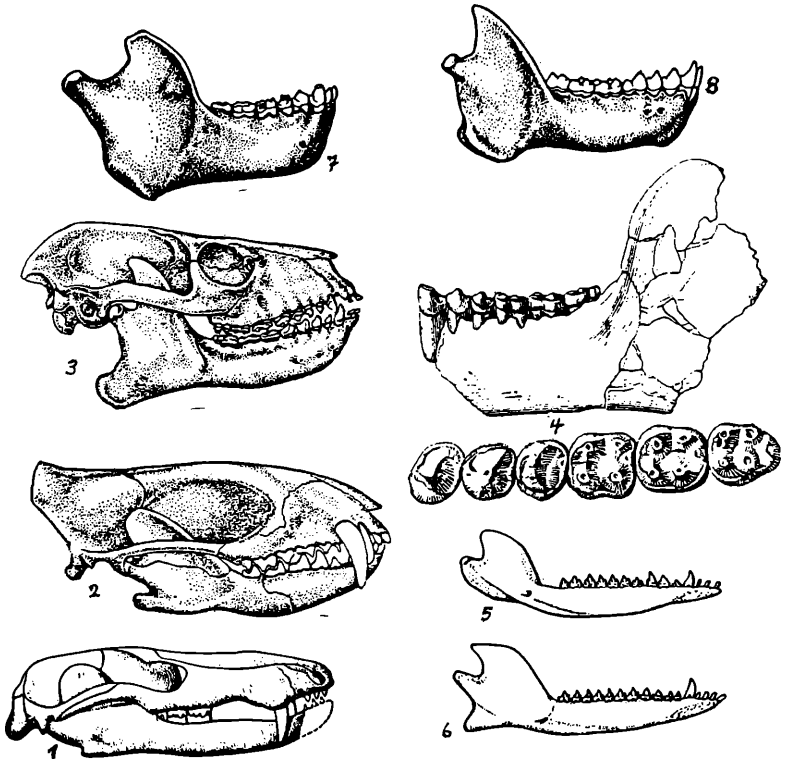


Abb. 8 1 - 3 Schädel aus der ältesten Evolution der Säugetiere, in aufsteigender Folge.

1 Sinoconodon, Ob. Trias, Triconodontier
2 Deltatheridium, Insektivore, Paleocän
3 Notharctus, Lemuroidee, Eocän
4 der Anthropoide Propliopithecus haeckeli, Unt. Oligocän von Ägypten, Unterkieferast und Kaufläche der Zahnreihe
5 Innenseite des Unterkiefers von Spalacotherium, ein Symmetrodonte der Trias, ca. 1,5 mal
6 Innenseite des Unterkiefers von Amphitherium, Pantotherier, Mittl. Jura, ca. 2 mal
7 wie 4, Rekonstruktion des in Abb. 4 dargestellten Fragments
8 Parapithecus, ein Catarrhine aus dem Oligocän von Ägypten

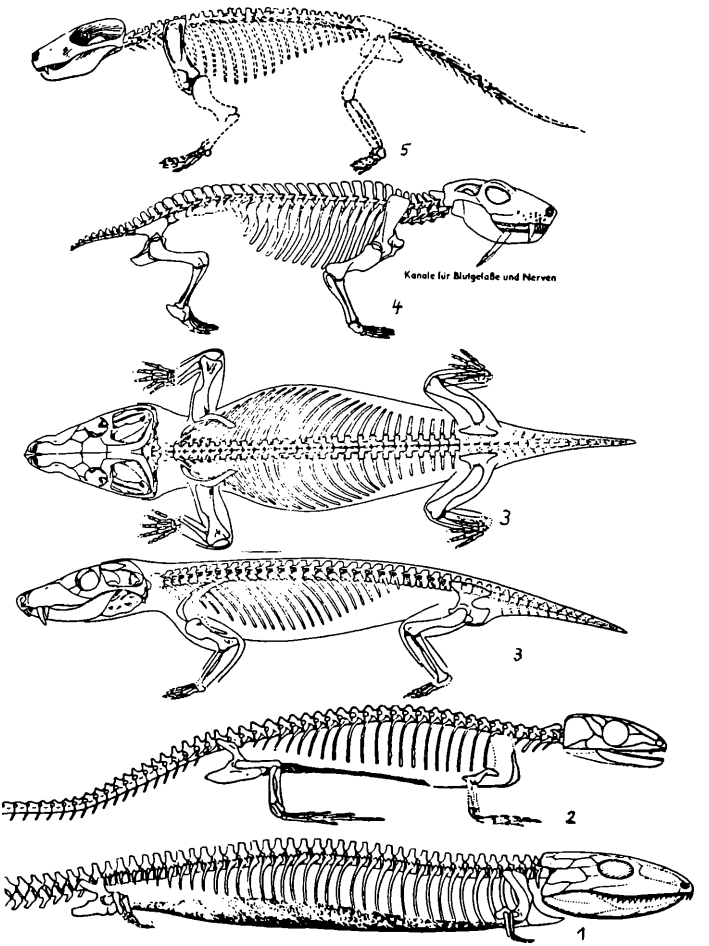


Abb. 9 Skelette primitiver Tetrapoden in aufsteigender Reihenfolge.

1 Pholidogaster, Unt. Karbon, ganze Länge ca. 1,4 m (Schwanz weggelassen)
2 Hylonomus, sehr primitiver Cotylosaurier, Ob. Karbon (Schwanz weggelassen)
3 Aneugomphius, Therocephale, Perm, Ober- und Seitenansicht, Länge 27 cm
4 ein Theriodontier, vorne am Schädel die Kanalenden für Blutgefäße und Nerven
5 Ictidosaurier, Ob. Trias. Nach BROOM, THENIUS, BRINK und ROMER

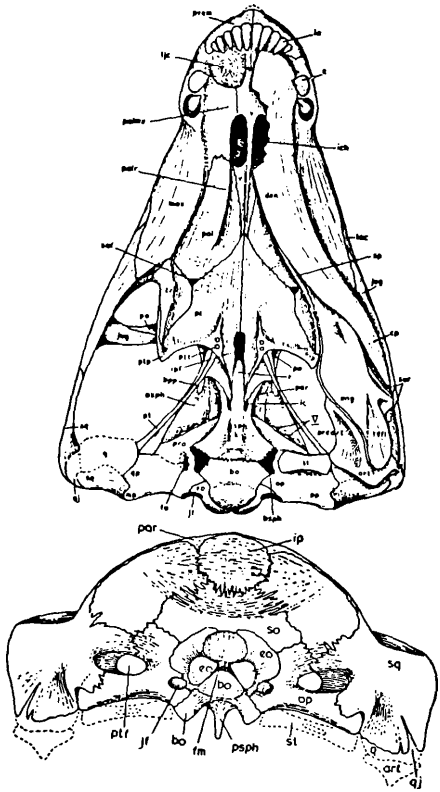


Abb. 10 A n e u g o m p h i u s , ein Therocephale, Gaumen und Hinterhaupt, letzteres fast 12 cm breit. Nach BRINK.

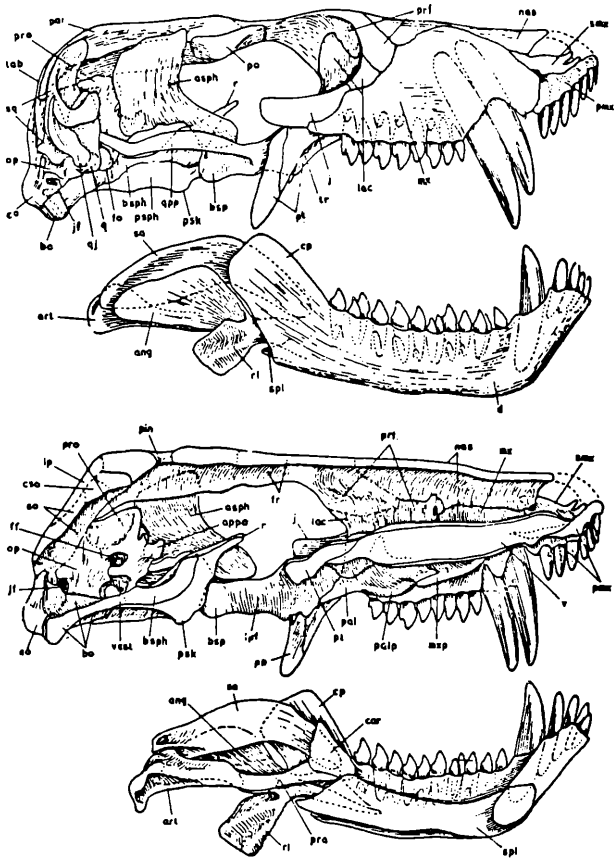


Abb. 11 Schädelbau eines Bauriamorphen, in der Wand der Gehirnkapsel ein großes Epipterygoid (Alisphenoid der Säugetiere); Unterkiefer von der Innen- und Außenseite. Nach BRINK.

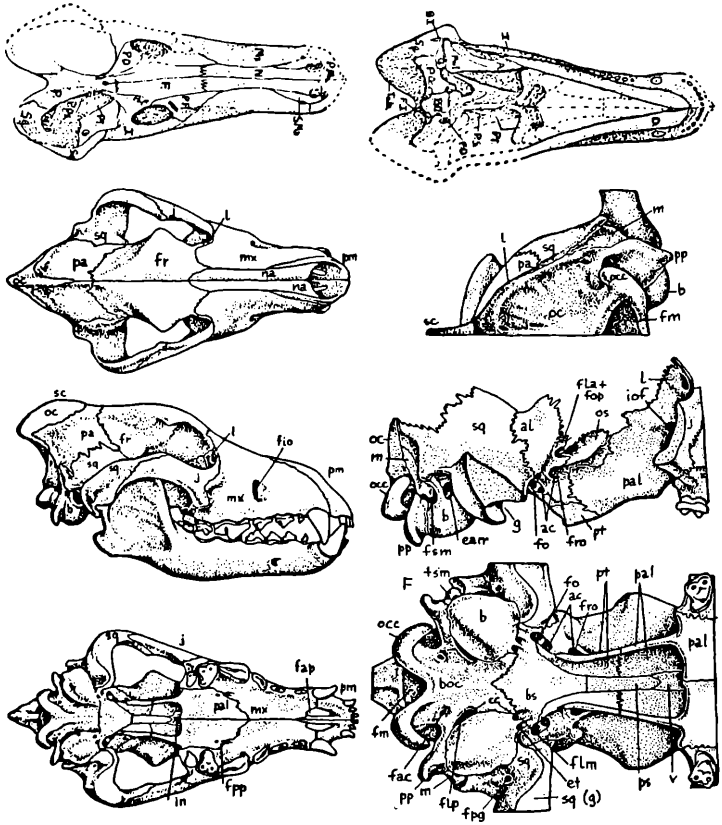
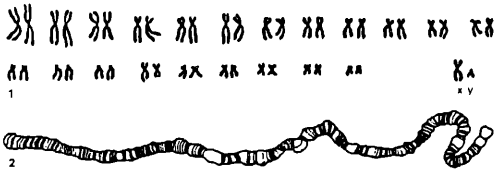


Abb. 12 Oben Schädel des Therocephalen A l o p e c o g n a t h u s , nach BOONSTRA

Unten Schädel eines Hundes (C a n i s d i r u s , aus Pleistocän) von oben, lateral und ventral, rechts Details aus der hinteren Schädelpartie. Nach A.S. ROMER



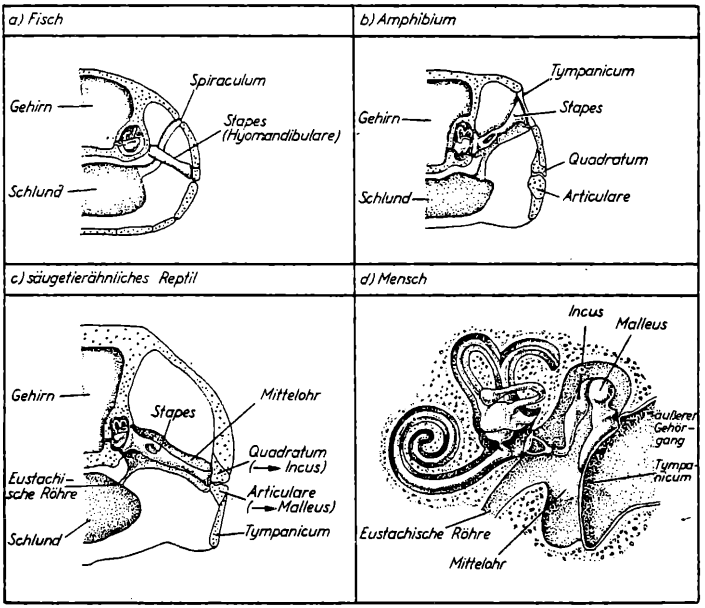


Abb. 13a Das Gehörorgan in der Wirbeltierreihe. Nach A.S. ROMER, aus A.H. MÜLLER.

Obere Abbildung: 1 Der normale (diploide) Cromosomensatz des Menschen (Mannes)

2 Riesenchromosom der Taufliege Drosophila, weit über 1000 mal vergrößert. Nach A. KÜHN.

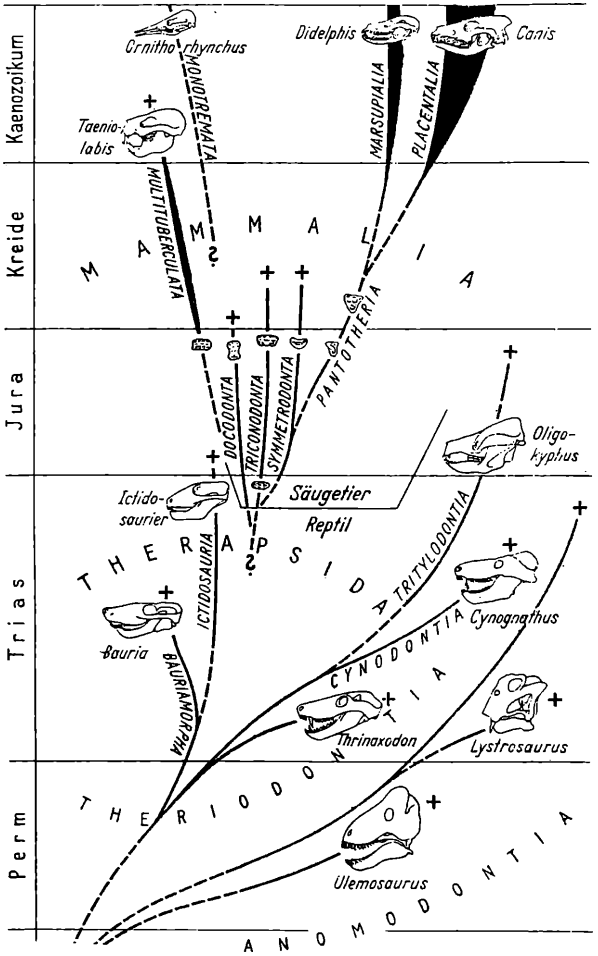


Abb. 13b Die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Therapsida zu den Säugetieren, Angleichung verschiedener Reptillinien an die Säugetiere. Nach E. THENIUS 1960

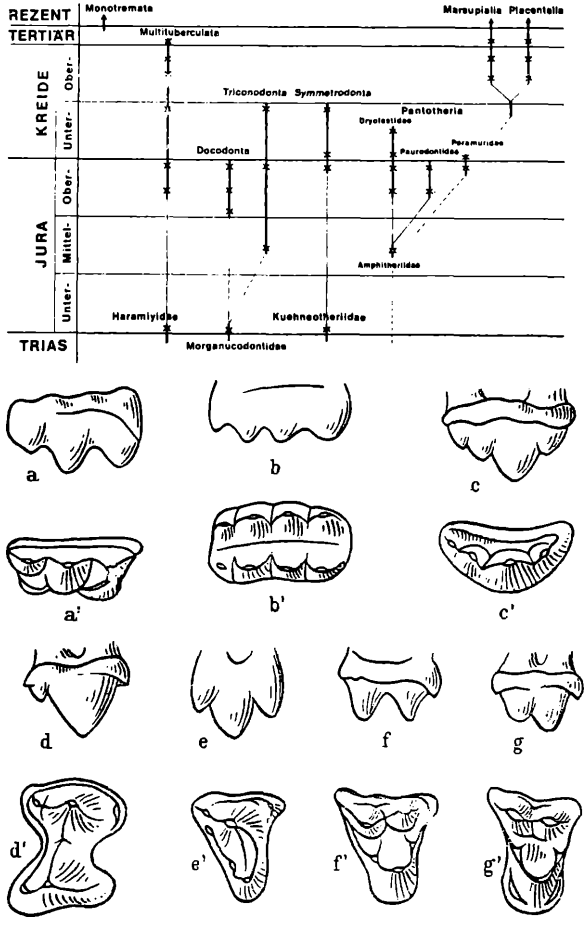


Abb. 14 Oben Stammbaum der Unterklassen der Säugetiere, dicke Linien bedeuten die nachgewiesene Lebensdauer, dünne Linie gesicherte Beziehung, gestrichelt wahrscheinliche Beziehung, x Funde. Nach B. KREBS 1975

Unten Die Typen der Backenzähne bei Säugetieren, Oberkiefermolaren von oben und lateral.
a Triconodonta, b Multituberculata, c Symmetrodonta, d Docodonta, e Pantotheria, f Marsupialia, g Insectivora.

Nach SIMPSON, aus E. THENIUS.

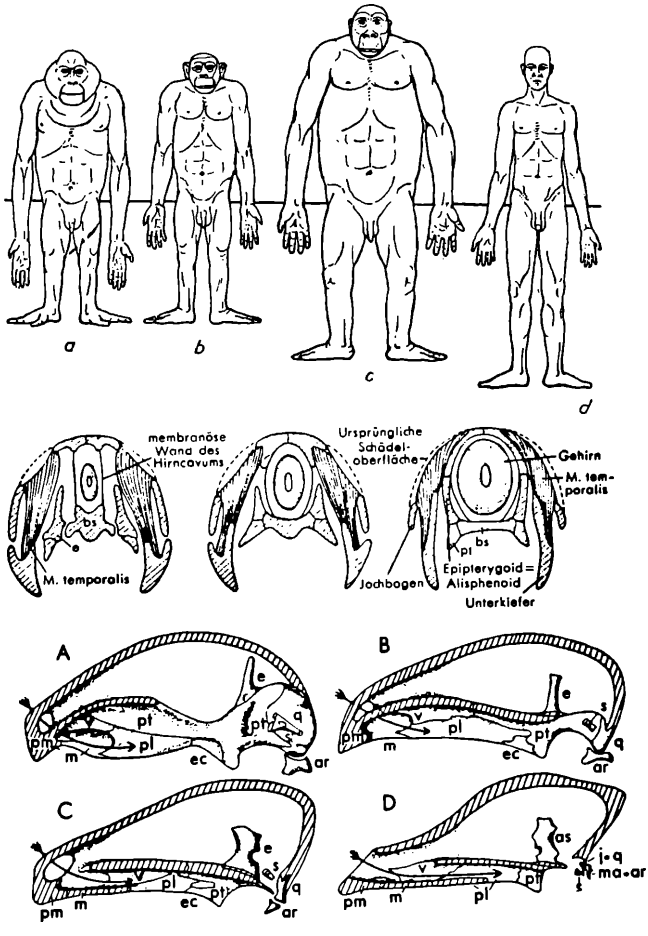


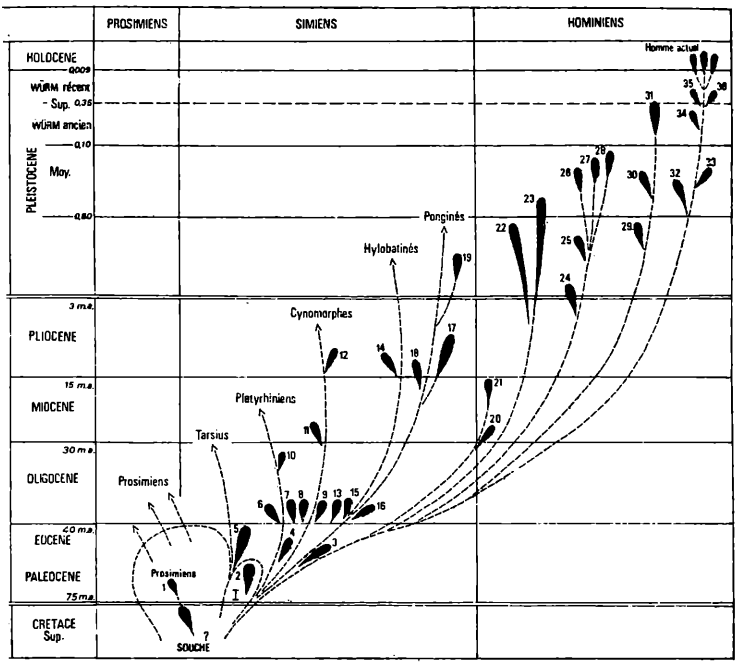
Abb. 15 Oben Proportionen der Gliedmassen bei Höheren Primaten.

a Orang-Utan, b Schimpanse, c Gorilla, d Mensch. Aus KUHN-SCHNYDER

Unten Schädelentwicklung von den Pelycosauria (links) über die Therapsida (Mitte) zu den Säugern (rechts), Querschnitte. Unten: die Entstehung des sekundären Gaumens der Säuger;

A Dimetrodon; B primitiver Therapside; C höherer Therapside; D Säuger.

Nach A.S. ROMER.



Purgatorius, 2. Teilhardina, 3. Alsathicopithecus, 4. Amphipithecus, 5. Necrolemur, 6. Branisella, 7. Apidium, 8. Paripithecus, 9. Oligopithecus, 10. Homunculus, 11. Victoriapithecus, 12. Mesopithecus, 13. Aeolopithecus, 14. Pliopithecus, 15. Propliopithecus, 16. Aegyptopithecus, 17. Dryopithecus, 18. Ramapithecus, 19. Gigantopithecus, 20. Mabokopithecus, 21. Oreopithecus, 22. Australopithèque, gracile, 23. Australopithèque robuste, 24. Homo 1470, 25. Thélanthrope, 26. Atlanthrope, 27. Pithécanthrope, 28. Sinanthrope, 29. Mauer, 30. Tautavel, 31. Homme de Néandertal, 32. Vértésszöllös, 33. Swanscomba, 34. Omo I, 35. Cro-Magnon, 36. Combe Capelle.

Abb. 16 Stammbaum der Primaten, man beachte den langen Eigenweg des Menschen, der im Eocän beginnt. Nach GENET-VARCIN 1975.

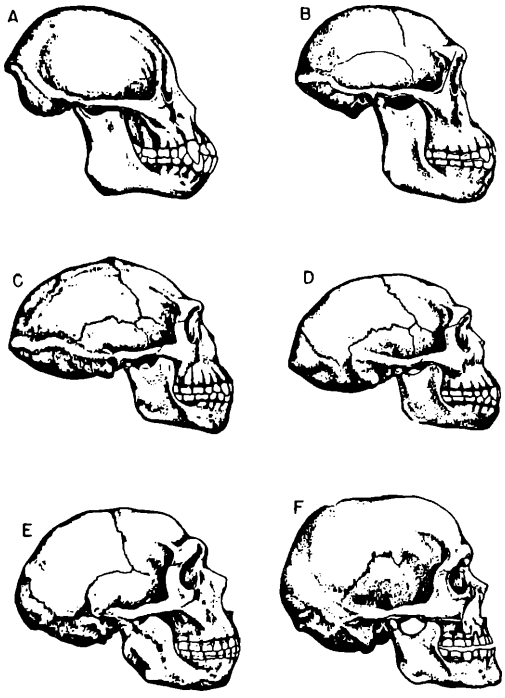


Abb. 17 Schädel höherer Primaten.

A "Proconsul" (= ? Dryopithecus), ein typischer Pongide, Miocän, führt wohl zum Menschen hin, Beginn der Brachiatoren nach THENIUS.
B erwachsener Autralopithecus
C Pithecanthropus
D Sinanthropus
E Neanderthaler
F Cro-Magnon-Mensch.
Nach A.S. ROMER.

Anschrift des Verfassers:

Prof.Dr. Oskar KUHN

Winthirstraße 31

8000 München 19

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bericht der naturforschenden Gesellschaft Bamberg

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 56

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

Artikel/Article: Vom Panzerfisch zum Menschen, Evolutionszyklen in der Geschichte der Wirbeltiere 110-181