

## Die ältesten Fossilien und die Anfänge der Tierstämme

von Oskar KUHN, München

Alle Glieder bilden sich aus  
nach ewgen Gesetzen, und die  
seltenste Form bewahrt im ge-  
heimen das Urbild.

Goethe (Metamorphose der Tiere)

### Zusammenfassung

Von den heute lebenden 26 (bzw. 27) Tierstämmen (ausschließlich fossile Tierstämme sind unbekannt) sind im Präkambrium, das vor rund 575 Millionen Jahren endete, nur 5 oder 6 nachgewiesen: Protozoa, Cnidaria, Annelida, Arthropoda, Pogonophora und die Conodonta, die wohl zu den Aschelminthes (Chaetognatha ?) gehören. Nur die Pogonophora sind Deuterostomia, die Evolution der Deuterostomia hinkt also hinter den Protostomia stark her (Echinoderman erst ab Unt. Kambrium, Vertebrata erst ab Ordovicium !). Die schon im Präkambrium vertretenen Arthropoden sind der höchst entwickelte Stamm der Wirbellosen. Der von den Protozoen zu den Arthropoden reichende Entwicklungsgang ist der vom Ordovicium bis in die Gegenwart reichenden Evolution der Vertebraten morphologisch etwa gleichwertig. Da dieser rund 480 Millionen Jahre dauerte, so ergibt sich eine Gesamtdauer der Evolution von etwa 1 Milliarde Jahren.

Dabei wird vorausgesetzt, daß das Tempo der Evolution ungefähr gleich blieb, was zwar nicht bewiesen, aber sehr wahrscheinlich ist. Es ist aus verschiedenen Gründen nicht unwahrscheinlich, daß die Entstehung der Typen zeitlich nicht weit entfernt von der Ediacara-Fauna stattfand. Größte Aufmerksamkeit verlangt das überraschende Fehlen so formenreicher Typen wie der Porifera, Bryozoa, Brachiopoda, Mollusca und Echinodermata im Präkambrium. Diese erst im Laufe des Kambriums zu sehr verschiedenen, keineswegs synchron auftretenden Stämme zeigen von Anfang an eine typische Skelettbildung. Ob diesen durch Skelette gekennzeichneten Formen ein lan-

ges, skelettloses Vorstadium vorausging, läßt sich zwar nicht exakt entscheiden, doch ist das unwahrscheinlich. Die Skelette sind jeweils sehr typisch ausgebildet und gehören zum Bauplan, ohne Skelett hätten sich diese Stämme (Baupläne) gar nicht entfalten können und wären über eine geringe Anfangsgröße kaum hinausgekommen.

Im Präkambrium gibt es viele für die Fossilisation die besten Voraussetzungen bietende Gesteine; wenn man hier so zahlreiche Tiere ohne Skelett findet, dann müßten sich hier Tiere mit Skelett erstrecht nachweisen lassen. Man kann also die Lückenhaftigkeit der Überlieferung nicht zur Erklärung der vorgefundenen Tatsachen heranziehen. Ganz sicher ist auch, daß die Meere des Präkambriums nur auf kleine Areale beschränkte, artenarme Faunen beherbergten. Von hier aus erfolgte bei fortgesetzter Typogenese die Besiedlung neuer Meeresbezirke.

Wirkliche Faunenschnitte an der Grenze Kambrium-Vendium oder zu anderen Zeiten gibt es nicht, die Klassen haben jeweils sehr verschiedenes zeitliches Auftreten, wie vor allem die Mollusken und Echinodermen zeigen. Man braucht den durch die radiometrische Altersbestimmungsmethode ermittelten Werten nicht voll zu vertrauen, um Jahrmillionen dauernde Zeitschnitte handelt es sich immerhin, in denen die großen Tiergruppen auftraten oder erloschen.

Alle neuen Typen und Subtypen entstanden durch Typogenese, das ist eine Sachverhaltsfixierung, zu der eine "exakte" Erklärung nicht gegeben werden kann. Die Evolutionszyklen entstanden nicht erst im Kambrium, sie beherrschten die Evolution schon von jeher. Die Frage nach dem Wesen und Sinn des Lebens kann die Biologie nicht lösen, aber die Naturphilosophie lehrt eindeutig, daß der Materialismus ungenügend ist. In der Biologie herrscht Ganzheit, sie muß Ganzheitskausalität annehmen.

## Inhalt

- I. Ablauf und Ursache der Evolution
- II. Die ältesten Fossilien
- III. Zur Bildung von Skeletten bei Tieren an der Grenze Präkambrium - Kambrium
- IV. Der Beginn der Tierstämme im Kambrium und Präkambrium
  - 1. Protozoa
  - 2. Cnidaria
  - 3. Porifera (Spongia)
  - 4. Bryozoa (Ectoprocta)
  - 5. Brachiopoda
  - 6. Annelida (Ringelwürmer)
  - 7. Sipunculida
  - 8. Plathelminthes und Nemathelminthes (Aschelminthes)
  - 9. Mollusca (Weichtiere)
  - 10. Priapulida
  - 11. Onychophora (Proarthropoda)
  - 12. Arthropoda
  - 13. Pogonophora (Brachiata)
  - 14. Chaetognatha und Conodonta
  - 15. Echinodermata (Stachelhäuter)
  - 16. Hemichordata (Branchiotremata, Stomochorda)
  - 17. Chordata
  - 18. Vertebrata (Wirbeltiere)
- V. Literatur

# I. Ablauf und Ursache der Evolution

Ein grundsätzlich so wichtiges Problem wie die Entstehung des Lebens in vor-kambrischer Zeit vor einer Milliarde oder noch mehr Jahren, und das im Laufe der Erdgeschichte festzustellende Auftreten der 26 bzw. 27 Tierstämme (Baupläne, Typen, auch Phyla genannt) in Korrelation zur Entfaltung der Pflanzen und gleichzeitiger Umbildung der Erdkruste, der Paläogeographie und Paläoklimatologie, bedarf einiger Vorbemerkungen. Ich muß zu meinem Bedauern feststellen, daß hier die meisten Biologen nicht kritisch vorgehen und die Mechanismus-Vitalismus-Frage einfach zu gunsten des Mechanismus für erledigt halten. Man mag die in den letzten 40 Jahren erschienene Literatur, insbesondere die im deutschen Sprachraum erschienenen Darstellungen des Evolutions- und Lebensproblems, z.T. in Taschenbuchform (ERBEN, GUTMANN, HEBERER, REMANE, STORCH & WELSCH, SIEWING) durchsehen, kaum findet sich auch nur ein Hinweis auf das Vitalismus-Mechanismus-Problem. Man sieht die Probleme nicht mehr, man klammert sich am primitiven Mechanismus fest, die seit der Jahrhundertwende erschienene Literatur zu gunsten des Vitalismus (ich nenne nur die Werke von E. v. HARTMANN, G. WOLFF, DRIESCH, WOLTERECK, TROLL) werden einfach ignoriert, für längst erledigt gehalten und doch gibt man sich hier einem schwerwiegenden Irrtum hin, der mit der Aufgabe der Wissenschaft, die Wahrheit zu finden, nicht in Einklang zu bringen ist.

DRIESCH sagt in einer seiner letzten Schriften "Die Maschine und der Organismus" (Leipzig 1935, Bios. Vol. 4, S. 54), daß es im Bereich der Natur zwei Grundgesetze gibt. Dieses Ergebnis wird natürlich nicht erreicht, wenn man einen Sachverhalt in der Biologie immer wieder radikal übersieht: das typisch Zusammengesetzte als solches und sein gleichsam immanentes Verhalten, das man auf dem Boden der Formbildung und dem der Bewegungen feststellt. Die *lex organica* handelt eben von dem Verhalten bestimmter materieller Zusammengesetztheiten, der Organismen, und findet angesichts der Regulatorik dieses Verhaltens, daß die Begriffe "gegebene Struktur" und "Wirkung zwischen den Teilen" zum Verständnis dessen, was nun einmal vorliegt, nicht ausreichen. Belebtes und Unbelebtes sind wesensverschieden.

Alle Theorien über das zufällige Entstehen von Lebewesen entbehren des modern-naturwissenschaftlichen Beweises, des systematischreproduzierbaren Experiments. Bewegung ist eben noch lange nicht Gestaltung, so wie auch Veränderung nicht unbedingt Verbesserung bedeutet, schreibt der bekannte Vertreter der Physikalischen Chemie, Prof. M. THÜRKAUF (Basel) im Jahre 1980\*. Wenn es sich nicht um Lebewesen, sondern um die Materie der Materialiste handelt, zu deren Beschreibung Chemie und Physik hinreichend sind, so ist diese Bewegung bei bekannten Anfangsbedingungen im Bereich der makroskopischen Körper differentiell-kausal determiniert. Die Physiker verwenden die Mathematik, speziell die Differential- und Integralrechnung und berechnen sowohl den gedachten, als auch den experimentell erzeugten Mechanismus. Aber die Berechenbarkeit hört dort auf, wo das Leben beginnt. Je höher die Organisation eines Lebewesens, um so geringer ist der Anteil der Berechenbarkeit. Das Chaos der Molekularbewegung vermag ohne Logos, d.h. ohne Naturgesetze, nicht einmal die starren Kristalle und schon gar nicht die von der physikalisch-chemischen Verbundenheit befreiten, über dieser Gesetzmäßigkeit stehenden Lebensformen hervorzubringen (M. THÜRKAUF 1980). Die Bewegung der Materie trägt weder die Möglichkeit zur Bildung einer Maschine, noch jene zur Genesis eines Lebewesens in sich. Zum Entstehen einer Maschine bedarf es der geistgelenkten Hände des Ingenieurs, die zum Bau der Maschine weder unfreie, d.h. physikalisch-chemisch determinierte, noch zufällige (statistische) Bewegungen ausführen, sondern vorher hat der menschliche Erfindergeist einen Plan ausgedacht und ihn verwirklicht. Der Neovitalismus hat zudem gezeigt, daß es unmöglich ist, aus der "Eimasche", die man als Baumaschine bezeichnen mag, alle weiteren, im Entwicklungsablauf eintretenden Morphogenesen normaler oder experimentell gesetzter Art (Regenerationen, Restitutionen) nach den Gesetzen oder Mechanik abzuleiten. Der ganzmachende Faktor, die Entelechie, muß angenommen werden.

Der große Fehler des Materialismus besteht darin, daß er alles "verstehen", alles als "so sein müssend" begreifen will, daß er nur nach dem *Wie* aber nicht dem *Woher* fragt. Aber die ganze Welt ist voller Wunder, voller Urphänomene im Sinne GOETHE's. Die Großen, sagt THÜRKAUF,

Anm.: \*M. THÜRKAUF: Die moderne Naturwissenschaft und ihre soziale Heilslehre - der Marxismus. 296 S., Schaffhausen, Novalis Verlag, 1980. Dieses Buch ist wärmstens zu empfehlen.

sehen die Welt anders. Er nennt PLANCK, EINSTEIN, HEITLER, von WEIZSÄCKER. EINSTEIN schrieb an MAURICE SOLEVINE: "Das Schönste ist, daß wir uns mit der Anerkennung des Wunders bescheiden müssen, ohne daß es einen legitimen Weg darüber hinausgäbe". Er fährt fort, "daß hier der schwache Punkt für die Positivisten und berufsmäßigen Atheisten" liegt, die sich beglückt fühlen im Bewußtsein, die Welt nicht nur "entgöttert", sondern auch "entwundert" zu haben.

THÜRKAUF sagt, die "moderne Naturwissenschaft" untersucht das Skelett der Welt, ihr Totengerippe, das die, mit ihrem Reduktionismus auf Chemie und Physik, zum Leben erwecken will. Man nagt am Gerippe mit immer feineren Zähnen, dabei entsteht Staub, von dem man mit immer größeren Mikroskopen immer kleinere Körnchen sehen kann. Dabei wird der Satz vergessen: Das Ganze ist das Kleinste der Welt. WEIZÄCKER (1969) spricht davon, daß das Eigentliche des Wirklichen, das uns begegnet, Geist sei.

In den letzten Jahren hat der Frankfurter Zoologe W.F. GUTMANN in zahlreichen Arbeiten versucht, eine neue Evolutionstheorie zu begründen. In seiner Arbeit "Der Eingang essentialistischer Philosophie ins Evolutionsdenken seit Darwin" (Eichstätter Beitr., 2, Abt. Philos. und Theol., 2) heißt es, daß die bisherige Evolutionstheorie im Gefolge ihrer anfänglichen Formulierung durch DARWIN und WALLACE trotz ihrer zutreffenden Aussagen nicht ausreicht, um die Evolution von Organismen erklärbar zu machen. Er bedauert, daß nicht strikt wissenschaftliche Aussagen, zumeist den Weltanschauungen und philosophischen Entwürfen der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts entstammend, eingebaut wurden. Es erfolgte eine unbedachte Aufladung mit Positionen der romantischen Naturphilosophie, die Ursache zu aus der Evolutionistik abgeleiteten biologistischen, sozialdarwinistischen und ethischen Konsequenzen. "Dem altdarwinistischen Evolutionskonzept wird eine strikt formulierte und auf Prämissen begründete physikalistische Evolutionstheorie entgegengestellt, die metaphysische Folgerungen nicht mehr zulässt".

Ich lehne diese funktionalistisch-mechanistische Auffassung ab, da sie das Wesen der Typologie, das durch die Begriffe Urbild und Abbild zum Ausdruck gebracht werden kann, völlig verkennt.

Soeben ist unter dem Titel "Das Ich und sein Gehirn" (Piper Verlag, München) ein Buch erschienen, das K.R. POPPER und J.C. ECCLES geschrieben

haben. POPPER gilt als führender Philosoph des Westens, ECCLES ist Gehirnphysiologe und Nobelpreisträger. Sie greifen das früher schon von so bedeutenden Forschern wie DRIESCH, BECHER und WENZL bearbeitete Thema, das man als Leib-Seele-Problem oder Körper-Geist-Problem kennt, wieder auf und entscheiden sich für den Dualismus. Es wird gelehrt, daß ein selbständiger Geist, ein Ich (Ego-Wesen) existiert; zugleich wird die Ansicht widerlegt, daß Tätigkeit der Seele, des Geistes, durch Gehirnmechanik hervorgerufen und gesteuert wird.

Um Mißverständnissen vorzubeugen, noch kurz wenige Sätze! Die Naturforschung muß nach Kräften suchen, sie führt Kräfte ein, Energien und Entelechien, die nach bestimmten Regeln tätig sind, die wir Naturgesetze nennen. Diese Naturgesetze lenken die Tätigkeit der Naturkräfte. DRIESCH stellte zwei Grundgesetze auf, zwei *leges fundamentales*; die Gesetze der Chemie und Physik werden in den Organismen von den Gesetzen der Biologie "überlagert". Alles Ganzheitliche und Ganzheitsbezogene ist "geistigen Ursprungs". Doch begehen manche Naturforscher, besonders Biologen, den Fehler, daß sie zu rasch, vor allem wenn sie Vitalisten sind, von der Biologie in die Metaphysik übersteigen. Einen Schöpfergott im Sinne der meisten Theologen kann weder die Biologie, noch die Naturphilosophie "beweisen". Die Theologie lebt von der Offenbarung, die Naturphilosophie sucht die *causa prima*, die letzte Ursache des Weltgeschehens. Sie stößt dabei auf vieles Unganzheitliche, sie stößt sehr bald auf das Problem der Theodizee, das als erster ZARATHUSTRA schon vor 2600 Jahren erkannte. Was bedeuten die verschiedenen Formausprägungen wie Eiche, Löwe, Elefant, Rose, Aster, Mensch, Qualle? Was sind sie eigentlich im Plane des "Überganzen", da ja gleichsam ein Überorganismus ist (DRIESCH 1927). Das sogenannte System könnte eine Mischung von Wesentlichem und Unwesentlichem (Adaptativem usw.) darstellen. Vielleicht liegen in den Organismen Versuche vor, von sich selbst zu wissen in verschiedenen Modifikationen (SCHOPENHAUER, E. von HARTMANN). Vielleicht ist auch noch anderes, uns gänzlich Unfaßbares, im Spiel. Wer weiß denn, sagt DRIESCH, ob nicht im Wirklichen Dinge am Werke sind, für welche unsere Worte "geistig" oder "seelisch" nicht einmal in ihrem allgemeinsten und allerunbestimmten Sinne ein adäquater Ausdruck sind?

## II. Die ältesten Fossilien

Bei meinem vitalistischen Standpunkt bedeuten für mich Begriffe wie Chemoevolution oder Chemofossilien nur den Ausdruck für Unklarheit. Lebewesen sind duale Wesen bestehend aus Stoff (Materie) und Form (Entelechie). Das lehrte schon ARISTOTELES. Leben begann mit der ersten Vereinigung von Entelechie mit Materie. Daß hierfür erst nach Bildung einer Erstarrungskruste und Abkühlung der Uratmosphäre bzw. der Urmeere die Voraussetzung geschaffen war, ist klar. Die chemisch-physikalischen Zustände der damaligen Erdoberfläche mußten Leben erst ermöglichen. Es gab einen gewissen "Reifungsprozeß" der Materie, der einer Erstentstehung des Lebens entgegen kam. Ich erinnere hier an die geistvollen Darlegungen des bekannten Paläontologen TEILHARD de CHARDIN S.J., der die Entwicklung so umfassend dachte, daß man ihn den "katholischen HAECKEL" nannte. Mag man sich da und dort an abiogenen Lebensvorstufen, an Proto- und Eobionten ergänzen, hier handelt es sich nur um das, was man die Reifung der Materie nennen könnte. Der Weltprozeß ist ein sinnvoller, zielstrebig und geistentsprungen, man denke nur an die großen metaphysischen Systeme eines SCHOPENHAUER, HEGEL, SCHELLING, BERGSON u.a., alle sprechen von einer Entfaltung des Absoluten. Materialismus ist den genannten Systemen völlig fremd, auch die Materie ist ein Produkt des Geistes.

Manches aus dem großen "Reifungsprozeß" der Materie ist bekannt geworden, so die von NAGY & NAGY (1969) beschriebenen kleinen kohligen Kugeln, aus Südafrika stammend, die ein Alter von 3,4 Milliarden Jahren haben sollen.

Erwähnen will ich auch kugelige Mikrostrukturen aus der Fig-Tree-Formation des Swasilandes. Funde aus der Witwatersrand-Formation Südafrikas (ca. 2,5 Mio Jahre alt) könnten Blau-Grün-Algen sein, auch in der Gunflint Iron-Formation von Ontario dürften echte Algen und Bakterien nachgewiesen sein. Über alle diese Funde kann man bei SIEWING (Evolution, 2. Aufl. 1982) Details nachlesen. Sichere Metazoen sind erst aus der Ediacara-Fauna aus dem Ponds-Sandstein von Ediacara N Adelaide (Australien) beschrieben. Ihre Bearbeitung verdanken wir M.F. GLÄSSNER (ab 1958). Bisher sind mehr als 1600 Einzelfunde bekannt, die sich auf über 20 Arten verteilen lassen. Unter diesen sind Cnidarier, Anneliden und Arthropoden mit Sicherheit vorhanden, aber auch relativ viele Formen



inc. sed. (Abb. 2). Nach GLÄSSNER gehören 67 % der Fossilien der Ediacara-Fauna zu den Coelenteraten, davon 9 Medusen-Arten, 3 Hydromedusen und zwar Chondrophoren; 1 Conularie, 2 Scyphozoen, 4 Anthozoen-Arten (Pennatulaceen); ferner 25 % Anneliden (1 Art der Polychaeten), 5 % Arthropoden (1 Trilobitomorpha bzw. Chelicerate, 1 Crustacee). Der Rest (3 %) gehört zu *Tribranchidium* das aber unbestimmbar ist. Man vermutete sogar, einen Vertreter der Echinodermen vor sich zu haben. Nun scheint man darin einig zu sein, daß ein Arthropode vorliegt. Dieses Beispiel mag uns zeigen, wie vorsichtig man bei derartigen Funden sein muß. Schon mancher Irrtum ist hier unterlaufen, so vor etwa 50 Jahren, als man aus dem Präkambrium Australiens riesige Merstomen beschrieb, die sich später als anorganische Bildungen herausstellten.

Hingewiesen sei hier noch auf die Funde, die GÜRICH (1930) aus dem Präkambrium Südafrikas beschrieben hat. Es handelt sich um noch immer problematischen Formen mit regelmäßigem, fiederartigen Verzweigungssystem, die aus feinkörnigem Tonschiefer der älteren Nama-Formation stammen, deren Alter mit 590 Mio. Jahren angegeben wird (vgl. PFLUG 1974); weiteres hierüber im Abschnitt Cnidaria. Schon im vorausgehenden Abschnitt wurde auf die Ediacara-Fauna, ihre Erhaltungsbedingungen und die damalige Besiedlung der Meere hingewiesen. Man kennt die Ediacara-Fauna, etwa 600 Mio. Jahre alt, von Australien, Nordamerika und Afrika. Nirgends findet man in dieser Fauna Vertreter von Tieren mit Bildung von Hartteilen, sei es ein Innen- oder Außenskelett. Daraus ist ganz eindeutig der Schluß zu ziehen, daß es damals noch keine Tiere mit Skelettbildungen gab.

Im Laufe des Kambriums nahm die Besiedlung der Meere zunächst nur zögernd zu, die Formenbildung verlief auch erst recht zögernd, nur die Trilobiten machen eine Ausnahme. Die Burgess-Schiefer des Mittl. Kambriums der USA sind eine höchst bedeutsame Dokumentation aus der Frühgeschichte der Tiere, sie hat etwa die Bedeutung wie Solnhofen, Bundenbach oder das Geiseltal. Erste Arbeiten darüber verdanken wir WALCOTT, der seit der Jahrhundertwende damals großes Aufsehen erregende Arbeiten über diese Funde erregt hat. Er beschrieb seit 1898 in rascher Folge Tiere, die man hier gar nicht erwartet hätte, Medusen, Holothurien, Chaetognathen, Krebse usw., deren Revision allerdings zu manchen Zweifeln an der Richtigkeit von WALCOTT'S Angaben führte. Trotzdem bleibt der Burgess-Schiefer eine der wichtigsten paläontologischen Archive.

### III. Zur Bildung von Skeletten bei Tieren an der Grenze Präkambrium - Kambrium

Über dieses Thema wurde in den letzten Jahren sehr ausgiebig diskutiert, die Literatur über diesen Gegenstand wird unüberschaubar. Umfangreiche Literaturhinweise finden sich bei K. VOGEL & W.F. GUTMANN (1981). Beide Autoren nehmen an, daß Karbonate und Phosphate in Zellwänden und Geweben ursprünglich Beiprodukte von Stoffwechselprozessen waren. Die Anlage einer solchen Deponie auf Abruf wurde forciert, als an der Wende Präkambrium - Kambrium die zu diesem Zeitpunkt erfolgte Zunahme des Sauerstoffs der Atmosphäre den Atmungsstoffwechsel erheblich erleichterte. Skelettbildende Kalzifizierung habe sich dann als Folge ergeben. Für die Entstehung von Kieselsäureskeletten bei Algen hatte BONIK (1978, 1979) schon den Gedanken geäußert, daß die Ablagerung von Si-haltigen Stoffwechselendprodukten in der Zellhülle die Skelettbildung und ihre Weiterentwicklung ermöglicht habe. VOGEL & GUTMANN sagen hierzu, daß ein Organismus nur dann zu einem erfolgreichen Skelettbildner werden kann, wenn sein Körper Regionen aufweist, wo sich Hartteile bilden können, ohne daß dabei wesentliche Körperfunktionen behindert werden. Ein Mineraldepot wird nur dann zum Skelett, wenn es konstruktions- und funktionsgerecht in den Körper eingebaut wird. Von den beiden genannten Autoren wird ausgeführt, daß Mineraldeponien als solche noch keine Skelette sind, es wird auf gicht- kranke Gelenke, Gallensteine, Harnsteine, Venen- und Bronchialsteine usw. hingewiesen, die alle beim Menschen vorkommen können. Es wird gezeigt, daß Skelette nur in ruhiggestellten Bereichen der Körperkonstruktion entstehen können.

Das Problem der Skelettbildung bei Tieren ist deswegen von so großer Bedeutung, weil man aus der Zeitenwende Präkambrium-Kambrium viele Tierstämme oder doch Unterstämme noch nicht kennt, die dann fertig und mit Skelett im Laufe des Kambriums auftreten. Dieses Phänomen sucht man so zu erklären, daß die Vorläufer solcher Gruppen lange noch kein Skelett besaßen, es aber später im Kambrium zu verschiedenen Zeiten erworben haben. Hier handelt es sich vor allem um die gerade für die Paläontologie so bedeutsamen Stämme der Mollusken, deren Vertreter zu sehr verschiedener Zeit auftreten, oder um die ebenfalls sehr wichtigen Echino-

dermen, die Brachiopoden, Porifera usw.

Bei Beurteilung der Entstehung und Bedeutung der für die fossile Überlieferung so wichtigen Skelettbildung, die in den verschiedensten Formen als Endo- und Exoskelett, oder in vielen Fällen (Wirbeltiere !) in der Form beider auftritt, gehen die meisten Biologen immer noch von der alten Stammbaumvorstellung mit einer sehr langen, weit in das Präkambrium zurückprojizierten Evolution aus. Dabei nimmt man eine Art Haupt- oder "Konservativstamm" (cf. H. SALFELD's Theorie der Evolution der Ammoniten) an, von dem sich immer wieder neue Stämme ablösten. Dies und die Annahme, daß Stämme auseinander hervorgegangen seien, ist ganz unwahrscheinlich, ja unreal. Ich halte es zwar für möglich, daß die Anneliden sowohl die Ahnen der Mollusken, als auch der Arthropoden sind, aber auch in diesem Falle wäre man gezwungen, immer noch große, in frühen Embryonalstadien stattfindende Umkonstruktionen anzunehmen, wobei Retardation und Acceleration einzelner Organe oder Organsysteme in den ontogenetischen Frühphasen eine Rolle spielen dürften (vgl. BEURLEN 1981 in diesen Berichten). Nach BEURLEN könnte eine accelerierte Kalkeinlagerung in der Molluskenschale die Folge haben, daß eine dorsale Primitivschale in Form eines flachen Napfes, wie man ihn von NEOPILINA und anderen Gastropoden kennt, weiter wachsen muß in Form eines Kegels (bei Gastropoden und Cephalopoden), wobei bald Einrollungen zustandekommen. Hingegen führt retardierte Kalkeinlagerung, die die dorsale Schalenanlage noch längere Zeit in elastisch-biegsamem Stadium beläßt, dazu daß der Körper im Weiterwachsen seitlich umhüllt wird, so daß bei den Muscheln, in der Dorsallinie eine elastisch bleibende Naht erhalten bleibt. So mag sich auch das etwas verspätete Auftreten der Muscheln gegenüber den Schnecken und Cephalopoden erklären. Die accelerierte bzw. retardierte Kalkschalenentwicklung wirkt sich nach BEURLEN korrelativ auch auf die Weichkörper-Organisation aus. Doch hier stoßen wir schon an die Grenzen des Bauplans bzw. Unterbauplans, den wir funktionell nicht erfassen können. Hier nähern wir uns schon den Vorstellungen von GUTMANN, BONIK u.a., die die Formbildung ausschließlich funktionell begreifen und den Körper als einen flüssigkeitsgefüllten, muskelverspannten Druckbehälter verstehen und daraus rein mechanisch die Gestaltbildung ableiten wollen.

Zunächst muß hier betont werden, daß es aus der Zeit vor dem Kambrium weltweit genügend Sedimente gibt, in der sich Tierformen, wie wir sie aus der Ediacara-Fauna Australiens, aber auch Afrikas und Nordamerikas kenne, hätten erhalten können. Bezeichnend ist ja gerade für die Ediacara-Fauna, daß sich hier nur weichhäutige Tiere überliefert wurden, Medusen, Polypen, Würmer u.a. Wir können den Schluß ziehen, daß es vor dem Kambrium noch keine Tiere mit Skelettbildungen gab. Skelette entstanden erst ab Kambrium und hier bei den verschiedenen Klassen eines Stammes nicht auf einmal, sondern nach und nach.

Von einer Lückenhaftigkeit der Überlieferung zu sprechen ist in Hinblick auf den Charakter der Sedimentgesteine, die die Ediacara-Fauna enthalten, nicht berechtigt. Was hier gefunden wurde, ist die Fauna die damals lebte in recht großer notarieller Treue. Skelettbildner gab es noch nicht. Zugleich ist der Schluß zwingend, daß damals die Meere nur sehr wenig besiedelt waren, es gab nur kleinere Areale, die besiedelt waren und von hier ging dann das weitere Vordringen in die Meeresräume aus. Zugleich spielten sich umfassende Typogenesen ab, die die damaligen Faunen immer reicher werden ließen. Ein sehr abruptes Erscheinen zu Beginn des Kambriums zeigen die plötzlich in verschiedenen Ordnungen auftretenden Trilobiten, worauf später noch weitere derartige Explosivphasen in anderen Tierstämmen folgen.

Hier sei darauf hingewiesen, daß die Pflanzen offenbar nur an wenigen Stellen gegen Ende des Silurs und im Devon vom Meer auf das Land gegangen sind, lange herrschte die Urwüste auf den Kontinenten, d.h. es fehlte an Leben nicht aus klimatischen Gründen (wie bei den heutigen Wüsten, die ohne Vegetation sind), sondern deswegen, weil die Pflanzen noch nicht so weit entwickelt waren, daß sie das damalige Festland hätten besiedeln können. Die Entwicklung des Tier- und Pflanzenreichs hängt eng mit dem Sauerstoff-Gehalt der damaligen Atmosphäre zusammen. Er war im Vendium noch sehr gering schon aus diesem Grunde konnte sich damals und noch früher eine höhere Fauna nicht entwickeln. Zugleich hatte das auch einen Vorteil, denn bei geringem Sauerstoffgehalt war der Verwesungsprozeß der am Meeresgrund liegenden Tierleichen sehr gehemmt und wir können uns deshalb heute der guten Überlieferung von vielen weichhäutigen Tieren in der Ediacara-Fauna

freuen. Ab Obersilur nahm mit der Entwicklung der Landpflanzen auch der Sauerstoffgehalt stark zu. Wir haben hier einen Ausschnitt aus dem Weltprozeß vor uns, wo alles aufeinander hingeeordnet ist. TEILHARD de CHARDIN sprach von einem Reifeprozeß der Materie, das ist eine tiefe Einsicht. Hierher gehört das, was man Chemoevolution und Chemofossilien genannt hat. Nur sollte man heute erkennen, daß Evolution etwas ganz anderes ist als das, was die anorganischen Wissenschaften aufzeigen.

Die Bedeutung des Sauerstoffgehalts für den Fossilisationsprozeß müssen wir als sehr bedeutend ansehen, in der Ediacara-Fauna spielt er sicher eine große Rolle, doch diese Rolle hält auch später an, wenn auch in anderer Situation. Die Fossilfundstätten von Bundenbach oder Holzmaden gäbe es bestimmt nicht, wenn hier nicht fehlender Sauerstoff und starker Gehalt von Schwefelwasserstoff zusammengewirkt hätten. Es gibt noch andere sehr wichtige Fossilvorkommen wie in Solnhofen, im Geiseltal usw., wo andere Ursachen wirksam wurden, die Gerbsäure in den Braunkohlensümpfen, und die sehr rasche Ausfällung des Kalks durch Bakterien im Ob. Jura. Die Gerbsäure schützte die Tierleichen vor dem Zugriff der Kalklösungen aus dem Muschelkalkuntergrund, die sehr rasche Ausfällung des Kalks durch Bakterien sorgte dafür, daß die Tierleichen im Ob. Jura rasch bedeckt wurden.

Fassen wir kurz zusammen! Der Sauerstoffgehalt im Vendium war noch viel geringer als im Laufe des Paläozoikums, als Pflanzenwuchs ihn stark erhöhte. Geringer Sauerstoffgehalt ließ eine reiche Besiedlung der Meere durch Tiere nicht zu, es fehlte wohl überhaupt die Voraussetzung für tierische Evolution für längere Zeit. Im Kambrium treten rasch Tiergruppen mit Skelettbildungen auf. Haben diese eine lange skelettlose Vorphase oder nicht? Ich glaube nicht! Die Tierstämme könnten kurz vor der Ediacara-Fauna entstanden sein. Die Deuterostomier hinken stark hinter den Protostomier her.

Man weiß heute, daß sich der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre erst ab Präkambrium zunehmend entwickelte, vorher gab es in der Atmosphäre nur sehr geringen Sauerstoff, was natürlich das Tierleben sehr stark beeinflusste. Deshalb lehnt BEURLIN eine weit in das Präkambrium zurückgehende Entwicklung der Tiere ab. Noch im Eokambrium liefen die Verwesungsvorgänge viel langsamer als heute ab. Es hatten damals weichhäutige Tiere viel größere Aussichten auf Erhaltung im Sediment, als heute.

#### IV. Der Beginn der Tierstämme im Kambrium und Präkambrium

Von den heute noch existierenden 26 bzw. 27 Tierstämmen sind nur 10 noch nicht fossil nachgewiesen. Einige deswegen noch nicht, weil ihr Körper zu klein und zart war, wie bei den meisten Protozoen, von denen man nur die Foraminiferen und Radiolarien in großen Mengen findet, da sie ein Skelett ausscheiden. Andere Stämme wie die Placozoa oder Mesozoa scheiden von vornherein wegen geringer Größe und zartem Körperbau aus, wieder andere wie die Tardigrada waren wohl sehr arten- und individuenarm in der Vorzeit vorhanden und schieden deswegen aus. Landbewohner vor allem von geringer Größe, deren Leichen nicht in Wasseransammlungen gelangten, um hier mit Sediment bedeckt zu werden, hinterließen keine Fossilien. Bis jetzt sind von folgenden Tierstämmen keine Fossilien erhalten (ein ? deutet an, daß die hier gestellten Reste nicht gesichert sind):

1. Placozoa
2. Ctenophora
3. Mesozoa
4. Nemertini ?
5. Entoprocta
6. Priapulida ?
7. Sipunculida ?
8. Echiurida
9. Tardigrada
10. Pentastomida.

Es handelt sich also zumeist um recht unscheinbare, kein Skelett bildende Gruppen, die man früher meist als Würmer bezeichnete.

##### 1. Protozoa

Von den meisten Gruppen der Protozoen kennt man keine fossilen Dokumente, da diese Tiere auf Grund sehr geringer Größe und fehlender Hartteile nicht fossil werden konnten. Ausnahmen bilden die Radiolarien und Foraminiferen, die in ungeheurer Zahl und Menge in der Zeit nach dem Devon auftreten, aber über den Ursprung nichts aussagen. Chitinozoa kennt man aus dem Ob. Kambrium, Hystricosphaeridae aus dem Unt. Kambrium, Uniloculidae wohl schon im Ob. Kambrium.

Nach Angabe russischer Forscher (RAUZEV, CERNOUSOVA & REITLINGER 1957) kennt man aus dem Kambrium überhaupt noch keine sicheren Reste von Foraminiferen. Nach ihnen treten erst im Ordoviciun Asterorhizidae und Ammosdiscidae auf.

Auch Radiolarien scheinen im Präkambrium noch nicht sicher nachgewiesen zu sein. Aus dem Brioverium der Bretagne beschriebene Radiolarien gelten heute als problematisch. Man steht bei den Foraminiferen und Radiolarien vor dem selben Problem, wie bei den Mollusken und anderen Tierstämmen mit Skeletten. Gab es die genannten Protozoen skelettlos schon viel früher, lange vor dem Auftreten skelettbildender Formen, oder nicht.

Aus dem Präkambrium nennt man die Ciliate *Fibularia* sp., dieser Fund aus der Belt-Serie soll ein Alter von ca. 1,1 Milliarden Jahren haben. In seiner Arbeit über die Petalonoma gab PFLUG an, daß Globusartige Lebensformen schon im Alt-Präkambrium nachgewiesen sind, so *Eosphaera tyleri* BARGHORN 1965 aus der Gun Flit-Formation, die etwa 2 Milliarden Jahre alt ist. Erste Cupula- und Tuben-Organismen sind aus dem Mittl. Ripheikum, ca. 1100 Millionen Jahre alt, beschrieben worden. Ein Fund aus dem Mittl. Ripheikum, *Fibularia* soll für die Richtigkeit der Gastraea-Theorie von E. HAECKEL sprechen.

## 2. Cnidaria

In der Ediacara-Fauna hat der Stamm der Cnidarier zahlreiche Reste hinterlassen, die aber teilweise nicht sicher bestimmbar sind. GLAESSNER beschrieb aus der Ediacara-Fauna 9 Medusen-Arten, 3 Hydrozoen und zwar Chondrophoren, 1 Conularie (nach neuesten Untersuchungen sind die Conularien keine Scyphozoen, von problematischer Stellung), 2 Scyphozoen-Arten, 4 Anthozoen-Arten (Pennatulaceen); 67 % aller Fossilien aus der Ediacara-Fauna sind nach GLAESSNER "Coelenteraten", d.h. Cnidarier. Porifera und Cnidarier hält man schon lange für getrennte Stämme und vereinigt sie nicht mehr als Coelenterata. Im Anschluß an die Darlegungen von C.T. SCRUTTON (in HOUSE 1979) gebe ich folgende Übersicht der Cnidarier im Venedium und Kambrium:

Hydroconozoa, 4 Genera im Unt. Kambrium

?Pennatulacea, *Charnia* und *Rangia*, im Vendium ("Petalenama")

Gorgonacea, *Petaloptyon* im Kambrium, *Pragnellia* im Ordovizium

Tabulata, ab. Unt. Kambrium (hier *Lichenaria*)

?Rugosa, erst im Ordovizium

Actiniaria, ab Kambrium, nicht gesichert (*Mackenzia*, Burgess-Sch.)

Medusen von Hydrozoen, *Velumbrella* im Unt. Kambrium, nicht gesichert

Chondrophora, ab Vendium (*Eoporpita* usw.)

Hydroidea, viele Genera ab Ordovizium

Scyphozoa (Polypen), *Byronia* im Kambrium

Scyphozoa (Medusen), *Kimberella*, im Vendium

Conulata, *Conomedusites* im Vendium (Problematica!)

Stromatopora, ab Ordovizium

Chaetetida (Sclerospongiae), *Bija* im Unt. Kambrium, *Cambrophyllum* im Ob. Kambrium

Siphonophora, ältestes Genus ist *Palaeonectris*, Unt. Devon (Bundenbacher Schiefer); andere Gattungen sind inc. sed. (vgl. SCRUTTON in HOUSE 1979, S. 165 ff.)

Die *Ctenophora* sind ein selbständiger Tierstamm, der lange mit den Coelenterata vereinigt wurde. Fossile Vertreter kennt man noch nicht.

Die Ctenophoren (Rippenquallen) nehmen offenbar eine Zwischenstellung zwischen Cnidariern und Coelomaten ein.

*Eldonia* (Abb. 4) aus dem Burgess-Schiefer hielt WALCOTT (1911, 1918) für eine Holothurie (Seegurke), nach MADSEN (1956, 1957) liegt eine Siphonophore vor. Beide Annahmen lassen sich wegen des ungenügenden Erhaltungszustands nicht beweisen. Die viel diskutierten *Petalonama*, zuerst von GÜRICH im Präkambrium Afrikas nachgewiesen (*Pteridinium* und *Rangia* GÜRICH 1930), haben fiederblattähnliche Oberflächen-



muster, sog. Petaloide, nach denen man die Gruppe benannte. Doch ist noch unentschieden, ob jedes Fiedergebilde eine Tierkolonie oder ein Einzelindividuum darstellt (PFLUG, in Geol. Rd. 60, 1971, auch PFLUG 1972). Ich halte es nicht für völlig gesichert, daß es sich bei den genannten Gattungen um Gorgonacea handelt (Abb. 3).

Kurz nennen möchte ich hier noch *Brooksella* aus dem Algonkium und Mittl. Kambrium, zu den kaum als valid geltenden Protomedusae gestellt, und *Dickinsonia* aus Unt. Kambrium, zu den Dipleurozoa (Coelenteraten) gestellt, beide inc. sed.

Ich muß hier auf die Darstellung in HOUSE (1979, S. 161 ff.) verweisen und hier aussprechen, daß viele Funde der Ediacara-Fauna zwar Cnidarier sind, aber eine sichere Zuteilung zu den Pennatulacea, Scyphozoa oder anderen Gruppen der Cnidariere halte ich für meist unmöglich. Es mögen hier Gruppen vorliegen, die wir rezent nicht kennen.

Nach nochmaligem Studium der Arbeiten von PFLUG (cf. Paläont. Z., 48, 1974) wird mir immer klarer, wie problematisch die Petalonama doch noch sind, vor allem in Hinblick auf das mineralische Nadelskelett dieser Tiere, weshalb man Beziehungen zu den Spongia annehmen könnte. PFLUG hält die Petalonoma für die ältesten Großlebewesen der Erdschichte. Ihre Ontogenese geht von einer rundlichen Endozelle aus, von hier geht dann die Zellsprossung aus. Sie läßt mikroskopische Details der Zell- und Gewebestrukturen (Abb. 6a) erkennen. PFLUG knüpft an die Petalonoma interessante Überlegungen über die früheste Phylogenie der Tiere an.

### 3. Porifera (Spongia)

Auch hier liegt viel problematisches Material vor, wie die als primitiver Schwamm geltende Gattung *Portalaia* WALCOTT 1918. Doch steht fest, daß man Porifera mit Sicherheit erst im Kambrium kennt, um so überraschender, als Schwammnadeln eigentlich gute Möglichkeiten der Erhaltung bieten. Fossile Schwämme liegen aus dem frühen Kambrium vor, es treten hier schon Demospongia und Hexactinellida auf, wahrscheinlich auch schon erste Kalkschwämme. Es handelt sich um die im Burgess-Schiefer nachgewiesenen Schwamm-ähnlichen *Chancelloriida* (WATSON 1920), ihre kalkigen, rosettenähnlichen Spiculae sind auch in Sibirien gefunden

worden. Die Deutung dieser Formen ist sehr verschieden, man dachte sogar an Bryozoen und Echinodermen, während SDZUY (1969) die für Kalkschwämme hält. Auch die *Radiocyatha* sind noch nicht völlig geklärt. Die *Archaeocyatha* sind im Kambrium weit verbreitet, sie bilden hier an vielen Stellen der Erde mächtige klotzige Kalke. Die *Stromatoporoidea* sind wohl auch zu den Schwämmen zu stellen. Die kommen ebenfalls im Kambrium vor. Die Zusammenhänge dieser hier genannten Gruppen sind noch völlig ungeklärt, es liegen höchstwahrscheinlich von einander völlig unabhängige Entwicklungslinien vor. Auch das Problem der Entstehung der Schwämme ist nicht geklärt, sie leiten sich wohl von primitiven Cnidariern ab.

#### 4. Bryozoa (Ectoprocta)

Die meisten Gruppen der Bryozoa treten im Ordovizium auf, es sind die Trepostomata, Cryptostomata und Ctenostomata, die Cyclostomata sind schon im oberen Kambrium nachgewiesen.

Die Vereinigung der Bryozoa mit den Brachiopoda ist abzulehnen. Lange hat man sie als Tentaculata zusammengefaßt. Sicher kann man beide Klassen von einer gemeinsamen Ausgangsform ableiten, GUTMANN und Vogel (1981) haben an sehr instruktiven Zeichnungen den Weg gezeigt, wie man sich Brachiopoden und Bryozoen entstanden denken kann, letztere haben sich von der hypothetischen Ausgangsform weniger entfernt als die Brachiopoden (Abb. 6),

Trotz anderer Angaben sind nach BRASIER Bryozoen vor dem Unt. Ordovizium nicht nachgewiesen. *Cambroporella* ist eine Alge.

Über den Ursprung der erst im Unt. Ordovizium nachgewiesenen Bryozoen kann die Paläontologie keine Angaben machen, man nimmt jedoch allgemein Ursprung bei den Phoronidea an.

#### 5. Brachiopoda

Die sehr frühe Aufspaltung der Brachiopoden ist schon lange bekannt, bereits im Kambrium sind die Atremata, Palaeotremata, Neotremata, Orthida und Pentamerida nebeneinander vorhanden. Bis auf die erst im Ob. Kambrium

auftretenden Pentamerida sind alle vier anderen Gruppen schon im Unt. Kambrium vorhanden. Im Präkambrium sind sehr kleine Schalen gefunden worden, die man mit ziemlicher Sicherheit zu den Brachiopoden stellen kann. Aber über den Ursprung des Tierstamms sagen sie nichts aus. GUTMANN, VOGEL & ZORN (1978) haben den Ursprung der Brachiopoden zu ergründen versucht. Die erdachten Entwicklungswege von einem röhrenförmigen Wurm zu den Articulaten und Inarticulaten (Abb. 5) ersetzen natürlich nicht reale Ahnenstadien. Damit soll die Bedeutung dieser Rekonstruktion einer Ahnenreihe natürlich nicht in Frage gestellt werden, im Gegenteil! Sie zeigen, was man alles an Umbildungsstadien zwischen dem röhrenförmigen Wurm und den Brachiopoden erfinden und einschieben muß.

LIU DI-YONG (1979) hat früheste kambrischen Brachiopoden aus China beschrieben. Im gleichen Jahr stellte A.D. WRIGHT die Radiation der Brachiopoda im dem ausgezeichneten Sammelwerk von M.R. HOUSE (1979) dar.

Da in präkambrischen Sedimenten doch schon so viele weichhäutige, von keinem Skelett geschützte Tierformen vorkommen, ist das Fehlen der Brachiopoden vor dem Kambrium immerhin etwas rätselhaft. Liegt Zufall vor, fehlten damals noch die Schalen? Einzelheiten gibt M.D. BRAISER (in HOUSE 1979, S. 122, auch S. 235 ff.). Im Unt. Kambrium treten dann die Acrotretida, Discinida, Obolellida, Lingulida bald darauf Orthacea, Kutorginida und Paterinida auf.

In dem Stammbaum der frühpaläozoischen Brachiopoden von WRIGHT (1979) zeigt sich mit aller Deutlichkeit, wie plötzlich nach völligem Fehlen im Vorkambrium verschiedene Linien der Brachiopoden auftreten. Hatten sie im Vendium schalenlose Vorläufer, woher kommen sie, alles ungelöste Fragen. Die Richtigkeit der Annahme großer typogenetischer Sprünge bestätigt sich.

## 6. Annelida (Ringelwürmer)

Die Anneliden gelten bei vielen Zoologen als Ahnen der Arthropoden und Mollusken, ja sogar der Wirbeltiere. Sie sind in der Ediacara-Fauna (Vendium) gut vertreten, etwa 25 % aller Funde gehören nach GLAESSNER hierher (mit 1 Polychaeten-Art), hingegen gibt es hier nur 5 % Arthropoden. Sieht man von problematischen Spuren ab, dann gehören aus dem Prä-

kambrium nur *Spriggina* und *Dickinsonia* (mit 3 Arten) zu den Anneliden. *Spriggina* erinnert durch sein Kopfschild an Trilobiten, sonst ähnelt sie dem rezenten Polychaeten *Tomopteris*. Auch *Vermiformia* könnte ein Annelide sein, *Dickinsonia* ebenfalls. *Palaeoscolex* aus dem Unt. Kambrium ist ein sicherer Annelide, nicht hingegen *Wiwaxia*, *Pollingeria*, *Canadia* und *Worthenella*. Zu den Polychaeten gehören wohl *Laggania*, *Louisella* und *Redoubtia* aus dem Burges-Schiefer, auch *Oesia* gleichen Alters ist ein Annelide, kein Tunicate, wie LOHMANN (1922) annahm (Abb. 4).

### 7. Sipunculida

Merkwürdige "Würmer" ohne Segmentierung, Mund am Vorderende, meist von einem Kreis Tentakeln umgeben, Vorderkörper mit Haken besetzt, aus- und einstülpter. Diese Gruppe wird schon aus den Burgess-Schiefern genannt: *Ottoia*, *Banffia*. Doch gilt *Ottoia* neuerdings als Priapulide. Hingegen können die Hyolitha nicht mehr als Sipunculida gelten.

### 8. Plathelminthes und Nemathelminthes (Aschelminthes)

Beide Gruppen werden auch als selbständige Stämme betrachtet, man kennt sie erst aus dem Tertiär. *Gordius*, ein Vertreter der Nematomorpha, wurde von E. VOIGT aus dem Mittl. Eocän der Geiseltal-Braunkohle beschrieben.

Die bei den Chaetognatha besprochenen Conodonta (Conodontophorida) könnten auch die Kiefer von Aschelminthes darstellen.

### 9. Mollusca (Weichtiere)

Die Mollusken, die wegen des Besitzes einer harten Schale die häufigsten Fossilien liefern und in der Paläontologie daher die größte Rolle spielen (Ammoniten, Belemniten usw. als Leitfossilien!), versagen, wenn man in die ältesten fossilführenden Schichten zurückgeht. Im Vendium sind sie nicht nachgewiesen, im Kambrium spielen sie faunistisch keine Rolle, obwohl höher stehende Stämme wie Arthropoden und Echinodermen schon sehr artenreich vorhanden waren. Man werfe einen Blick auf Abb. 6,

um zu sehen, wie spät die einzelnen Gruppen der Mollusken entstanden sind, oder vorsichtiger ausgedrückt, Dokumente hinterlassen haben. Man hat aus verschiedenen Kontinenten mm-kleine Schälchen beschrieben, die aber problematisch sind. Nach BRASIER (1979) kennt man aus dem Präkambrium eine Anzahl Spuren, die wegen ihrer bilobaten Form Mollusken als Erzeuger gehabt haben können, sie passen aber ihrer Größe wegen nicht hierher. Vielleicht macht die *Scolicia*-Spur (GERMAS 1972) von ca. 2 mm Breite eine Ausnahme.

Man ist heute allgemein überzeugt davon, daß die kleinen Monoplacophora, rezent durch *Neopilina* bekannt, die Ahnen aller Molusken sind, von hier ging die Radiation aus; nicht hingegen weiß man noch, wo man die Aculifera bzw. Loricata mit ihrem 8-teiligen Rückenschild ansiedeln soll.

Der Besitz einer Schale gehört sicherlich zum Bauplan der Mollusken, ohne diese wäre ihre Entfaltung bei gleichzeitiger starker Größenzunahme nicht denkbar. Man kann sich vorstellen, daß zunächst die Mollusken kurzfristig schalenlos lebten, nachdem sie sprunghaft aus den Monoplacophora entstanden sind. Sie haben gleich die verschiedensten Richtungen eingeschlagen; die Cephalopoden sind die höchstentwickelten, zunächst mit geradem Gehäuse, das sich bald in Spiralform aufrollte (später aberrante Formen mit sogar knäueiförmig gestalteter Schale ohne jede Symmetrie). Die Gastropoden zeichnen sich durch Torsion aus, es bildeten sich Raumschrauben (Planschrauben bei Cephalopoden). Die Muscheln und Dentalien blieben primitiver von Anfang an.

### Gastropoda (Schnecken)

So seltsam es auch klingt, Gastropoden sind erst im Ob. Kambrium nachgewiesen, sie teilen also das Schicksal, erst sehr spät nachgewiesen zu sein, mit den Muscheln und Cephalopoden. Etwas früher als die Schnecken sind die ihnen wohl sehr nahestehenden Scenellacea, Hyolita, Helcionellacea und Pelagiellacea nachgewiesen (Abb. 6). Alle kommen wohl aus derselben Quelle, sie zeigen jedenfalls das rasche Tempo der Radiation. Einige der genannten Gruppen sah man lange als nahe Verwandte der Pteropoda an, aber die Stylioniden und Tentaculiten sind als Pteropoden nicht gesichert.

Sicher sind die Formen um *Neopilina*, die Monoplacophora, die Ahnen der Schnecken, deren unbeheuerter Formenreichtum (heute noch über 100 000 Arten) in deutlichen Etappen durch Torsion entstanden ist. Angaben, daß schon Unt. Kambrium oder gar Algonkium echte Schnecken nachgewiesen seien, sind nicht bestätigt.

Sehr problematisch ist die Herkunft der fossil unbekannten Aplacophora (Solenogastres), die keine äußere Schale besitzen. Die Polyplacophora stehen ihnen sicher sehr nahe und werden mit diesen als Aculifera zusammengefaßt. Jedenfalls sind Polyplacophora erst im Unt. Ordoviciun nachgewiesen. Einst hielt WENZ diese Formen für die Ahnen der Gastropoden, aus der Verwachsung der acht Rückenschilder sollen die Gastropoden hervorgegangen sein (als Beweis galten die Bellerophontacea). Diese Theorie ist heute aufgegeben. Auch die Monoplacophora haben acht Muskel-paare, die noch serial angeordnet sind.

Es scheint, daß die Polyplacophora abseits von den Gastropoden stehen. Vielfach stellt man die Mollusken, die keine Aculifera sind, diesen als Conchifera gegenüber.

Die durch röhrenförmige Schalen gekennzeichneten Scaphopoda kennt man erst seit dem Devon.

### Cephalopoda

Als ältester Cephalopode galt bisher *Volborthella* aus dem Unt. Kambrium. O.H. SCHINDEWOLF hat diese Form eingehend untersucht und nicht an der Cephalopodennatur von *Volborthella* gezweifelt. Nun will man diese Gattung überhaupt nicht mehr als Mollusken gelten lassen (YOCHELSON 1977), als älteste Cephalopoden gelten nunmehr die erst gegen Ende des Kambriums auftretenden Plectronoceratiden, die primitivsten Nautiloidea. Aus ihnen gehen noch im Ob. Kambrium die Ellesmeroceratina hervor, der Ausgangspunkt fast aller anderen Nautilacea; nur die Discosordia des Ob. Ordoviciun haben getrennten Ursprung. Sehr zu begrüßen ist die Rückkehr zu einem sehr konservativen System:

#### I. Ectocochlia

1. Nautiloidea, ab. Ob. Kambrium
2. Bactritoidea, Mittl. Silur- Ob. Perm

3. Ammonoidea, ab Unt. Devon, aus dem Bactritoidea hervorgegangen  
 II. Entocochlia, im Unt. Karbon aus Bactritoidea hervorgegangen.

### Pelecypoda (Muscheln)

Die früheste Dokumentation ist hier geradezu kläglich. Die Gattung *Fordilla* aus dem Unt. Kambrium, die bei HOUSE (1979) noch als valid gilt, wurde von YOCHELSON (J. Paleont. 1981) als Nichtmuschel entlarvt und somit fällt auch diese Gattung weg. Dasselbe gilt auch für *Pojetaia* JELL 1980, aus dem Unt. Kambrium Australiens. Sicher dürfte nur sein, daß die ältesten Muscheln *Nuculacea* waren, man kennt sie aus dem Ob. Frühordovicium. Jedenfalls gilt der Schloßtypus der *Nuculacea* als der primitivste, aus ihm kann man alle späteren Schloßtypen ableiten. Im Unt. Ordovicium findet rasche Radiation der Muscheln statt, man findet hier neben den *Nuculoidea* die *Cycloconchacea*, *Anomalodesmata*, *Mytiloidea*, *Pteriomorpha* und *Babinka*. Die den Muscheln sehr nahestehenden *Rostroconchia* sind im Unt. Kambrium mit *Anabarella* und *Heraultipegma* vertreten, im Mittl. Kambrium durch *Myona*, dann treten die *Ribeiroidea* im Ob. Kambrium und die *Conocardioidea* im Unt. Ordovicium hinzu. Es ist unverständlich, daß eine später so ungeheuer vielgestaltige Gruppe, wie die Muscheln (heute noch durch viele Tausend Arten vertreten), während des ganzen Kambriums, wo schon längst Arthropoden und fast alle Tierstämme eine umfassende Radiation hinter sich hatten, durch keine einzige Gattung vertreten sind.

### 10. Priapulida

Diese nicht deuterostomen "Würmer" haben walzenförmigen Körper, heute leben nur wenige marine Arten. Es sind hoch spezialisierte Tiere, die ihr hakenbesetztes Vorderende einziehen können, so sind sie den Sipunculiden ähnlich. Tentakeln fehlen, After endständig, Darm gerade. Bei REMANE eine Klasse der Scoleciden bzw. Aschelminthes. Nach CONWAY MORRIS (1977) kommen Priapuliden schon im Mittl. Kambrium (Burgess-Schiefer) vor. Von diesen ist *Selkirkia* durch den Besitz einer Röhre ausgezeichnet. Auch *Ottoia* soll kein Sipunculide, sondern ein Priapulide sein.

### 11. Onychophora (Proarthropoda)

Neuerdings vereinigt man diese mit den Tardigrada, Myriapoda und Insecta als *Uniramia*, die zusammen mit den Crustacea, Trilobita und Merostomata die Arthropoden bilden. Doch lehne ich diese Gruppierung ab.

Nach TIEGS & MANTON (1958) steht *Aysheia* aus dem Mittl. Kambrium (Burgess-Schiefer) den Onychophora nahe, sie gehört zur Ordnung Protonychophora HUTCHINSON 1930, die aber nicht haltbar ist. *Xenusion* POMPECKJ aus Präkambrium (Alter nicht gesichert) beruht auf dem Fund eines Hinterkörpers, die Form steht den Tardigrada nahe. Somit kann keine der beiden Gattungen als Onychophore gesichert gelten.

Die Onychophora wurden lange als lebende Fossilien und Bindeglieder zwischen Würmern und Arthropoden gefeiert. Es handelt sich um eine etwa 90 Arten umfassende Restgruppe, die geographisch auf die Südkontinente beschränkt ist. Sie besitzt noch keine echten Gliederfüße (Arthropodien), am bekanntesten wurde *Peripatus*. In REMANE's Lehrbuch der Systematischen Zoologie werden die Onychophora als Protarthropoda bezeichnet und mit den Euarthropoda als Arthropoda zusammengefaßt. Das erscheint mir jedoch unberechtigt, da die Onychophora nicht die Ahnen der echten Arthropoden sein können. Ihre Stummelfüße sind wenig gegliederte Parapodien, aber keine Arthropodien; die Onychophora besitzen noch den Hautmuskelschlauch der "Würmer", kein Plattenskelett, die Längsmuskulatur ist ungegliedert (primär?). Die hier neu auftretenden Tracheen sind nicht denen der Insekten homolog. Auch die Mundgliedmassen sind sui generis. Blasenaugen vorhanden, aber keine Facettenaugen. Körper ungegliedert, nur die Beinzahl ergibt die Segmentzahl. Ein steriler Sonderstamm.

### 12. Arthropoda

Dieser höchst entwickelte Stamm der Wirbellosen ist mit Sicherheit im Präkambrium (Vendium) nachgewiesen. *Vendia* (vgl. M.D. BRASIER, in HOUSE 1979), ist ein Arthropode, nicht ganz gesichert sind *Parvancorina* und *Praekambridium*\*. *Gdowia* steht nach SOKOLOV

Anm.: \**Praekambridium* (GLAESSNER & WADE, in Lethaia, 4, 1971) soll ein primitiver Arthropode sein, der Beziehungen zu den Trilobiten oder Cheliceraten oder sogar zu beiden aufweist. In diese Nähe soll auch *Vendia* gehören, die wie *Praekambridium* ebenfalls aus dem späten Präkambrium stammt (Abb. 6a).



(1976) den Merostomen nahe, *Heraulitia* ist zweifelhaft, während die einst sogar als Echinoderme betrachtete Gattung *Tribranchidium* wohl ein Arthropode ist. Viel wichtiger sind die Funde aus dem Burgess-Schiefer des Mittl. Kambrium der USA. Außer den schon im Unt. Kambrium explosiv auftretende Trilobiten sind im Mittl. Kambrium der Burgess-Schiefer gegen 25 Gattungen der Arthropoden, die eine damals grundsätzlich abgeschlossene Radiation der Arthropoden (Abb. 10) dokumentieren.

Die höchst phantasievoll als niederer Krebs beschriebene Gattung *Marria* RUEDEMANN 1931 aus dem Burgess-Schiefer ist in Wirklichkeit eine Anhäufung von Graptolithen.

Die Trilobitomorpha und Trilobitoidea werden heute nicht mehr anerkannt, sie sind aufzulösen. Ein neuer systematischer Begriff ist hingegen aufgetaucht, die *Uniramia* (vgl. HOUSE 1979, S. 257), bestehend aus Hexapoda, Myriapoda, Onychophora und Tardigrada, die ich ablehne.

Zur Zeit ergeben die Fossilfunde folgendes Bild des zeitlichen Auftretens der größeren Einheiten der Arthropoden:

1. Xiphosura, ab Unt. Kambrium
2. Eurypterida, ab Mittl. Ordoviciun (1 - 4 sind die Chelicerata)
3. Scorpionida, ab Mittl. Silur
4. Pycnogonida (Pantopoda), ab Unt. Devon
5. Trilobita, ab Unt. Kambrium
6. Bradoriida, ab Unt. Kambrium
7. Ostracoda, ab Ob. Kambrium
8. Branchiopoda, ab Unt. Devon, ältere Formen (wie *Opabinia*) gehören nicht hierher
9. Cirripedia, ab Ob. Silur
10. Phyllocarida, ab Unt. Kambrium, die ältesten bisher bekannten Krebse
11. Arthropleurida, ab Unt. Devon
12. Insecta (Hexapoda), ab Unt. Devon

13. Myriapoda, ab Silur

14. Aglaspida, ab Unt. Kambrium.

Wir haben bei den Arthropoden die gleichen Verhältnisse im Auftreten der verschiedenen höheren Einheiten wie bei den Wirbeltieren, nur treten dort die Klassen schneller nacheinander auf. Aber stets sind diese streng voneinander geschieden. Bei den Echinodermen ist es genau so. Man darf nicht immer in den Fehler verfallen und nach gemeinsamen Ahnen suchen, aus denen dann mehr oder weniger kontinuierliche Umbildungsreihen zu den Klassen und Unterklassen hinführen. Wir haben überall das explosive Neuauftreten!

Beginnen wir mit den Trilobiten. Sie treten explosiv im Unt. Kambrium auf, aus der sonst schon recht reichhaltigen Ediacara-Fauna kennt man sie nicht. Ich will hier keine Spekulationen anknüpfen und stelle fest (cf. HOUSE 1979, S. 256), daß man weder Ahnen, noch Abkömmlinge der Trilobiten kennt.

Die Chelicerata treten schon im Unt. Kambrium auf, etwas später als Trilobiten und Krebse, was Zufall sein mag. Megalograptus aus dem Ordoviciun ist als Chelicerate gut gesichert, hingegen nicht Kodymirus aus dem Mittl. Kambrium. Weitere sichere Eurypterida kennt man aus dem Silur (cf. WHITTINGTON 1979 in HOUSE).

Die Xiphosura kennt man bereits aus dem Unt. Kambrium, die Überlieferung ist sehr mager, erst Weinbergina aus dem Unt. Devon ist sehr gut überliefert (vgl. den Stammbaum; Abb. 7).

Die Pycnogonida (Pantopoda) kennt man erst aus dem Unt. Devon, die ersten Funde aus dem Bundenbacher Schiefer beschrieb F. BROILI. Heute lebt diese Gruppe noch weit verbreitet, etwa 500 rezente Arten. Außer den Funden aus dem Bundenbacher Schiefer kennt man bisher keine fossilen Pantopoden mehr, die aus dem Solnhofener Schiefer beschriebenen Formen sind Krebslarven. Hier haben wir einen echten Fall mangelhafter Dokumentation.

Die Aglaspida sind erst sehr wenig bekannt, nur aus Kambrium bis Ordoviciun. Es handelt sich nicht um Cheliceraten, ihre Stellung im System ist noch unsicher.

Die *Bradoriida* sind nur aus dem Kambrium bekannt, sie gelten als die Vorläufer der bereits im Ob. Kambrium nachgewiesenen Ostracoda (Muschelkrebse).

Die *Phyllocarida* treten im Kambrium auf, sie leben noch heute, sie gelten als sehr primitive Krebse, doch wurde dagegen Einspruch erhoben (HOUSE 1979, S. 275).

Die *Arachnida* kommen nach STORMER (1974) bereits im Unt. Devon vor, es handelt sich um terrestrische Cheliceraten, die mindestens 18 Ordnungen umfassen. Älteste Gattung ist *Alkenia* (STORMER 1974) aus dem Unt. Devon.

Es gibt leider sehr viele Arthropodenfunde aus der Zeit der ältesten Überlieferung, die undeutbar sind. Gegenwärtig kann man vier große Gruppen der Arthropoda unterscheiden, die unabhängig neben einander stehen, die *Chelicerata*, *Trilobita*, (*Trilobitoidea* und *Trilobitomorpha* sind unhaltbare Behelfsgruppen), *Crustacea*, *Myriapoda* und *Insecta* (Hexapoda). Neuerdings werden *Myriapoda* und *Insecta* zusammen mit anderen Formen als *Uniramia* vereinigt (Abb. 10, nach MANTON 1977). Ich halte diese neue Gruppe nicht für brauchbar. Zweifellos stehen sich *Crustacea*, *Myriapoda* und *Insecta* sehr nahe. Am besten verwendet man für sie wieder den alten Namen *Antennata* bzw. *Mandibulata*.

### 13. Pogonophora (Brachiata)

Dieser Tierstamm umfaßt nur etwa 100 rezente Arten, alle marin und freilebend, aber ohne Darmkanal, die Cölomgliederung ist einmalig im Tierreich. Diese marinen Deuterostomier bilden sehr lange Röhren (bis zu 70 cm Länge), die aus Protein und Chitin bestehen. Offenbar sind die Pogonophora nahe mit den ebenfalls deuterostomen Chaetognathen (schon aus Kambrium bekannt) verwandt. Überraschend war für mich, daß nach Angaben von SEPKOSKI (1979) die Pogonophora im Präkambrium eine so große Rolle spielen (Abb. 1). *Hyolithellus* aus dem Kambrium gilt als Pogonophore, ebenso *Sabellites*, *Saarina* und *Sokolovia* aus dem Vendium Russlands, wobei ich allerdings nicht annehme, daß alle beschriebenen Formen auch wirklich Pogonophora sind.

#### 14. Chaetognatha und Conodonta

Die Chaetognatha (Pfeilwürmer) sind eine artenarme marine, deuterostome Gruppe der "Würmer", bei denen der Kopf und Rumpf abgesetzt ist. Daß *Amiskwia* aus dem Burgess-Schiefer hierher gehört, wird schon lange bestritten, da ein von den Chaetognathen abweichender Kiefer vorhanden ist. *Amiskwia* lebte pelagisch.

Neuerdings hat S. RIETSCHEL (Natur und Museum, 1973) zu begründen versucht, daß die kleinen, als Conodonten bekannten Kiefer Chaetognathen seien. Man kennt solche Gebilde schon aus dem Präkambrium, zeitenweise galten sie als Wirbeltierreste. BRASIER (in HOUSE 1979) nennt die Theorie von RIETSCHEL nicht, er hält die systematische Stellung für ungeklärt. *Odontogriphus* aus dem Burgess-Schiefer ist nicht sicher zu deuten.

Wie ich nachträglich sehe, hat schon HOFKER (Paläont. Z., 48, 1974) an Hand sehr instruktiver Rekonstruktionen die Meinung vertreten, daß die Conodonten Aschelminthes sind.

#### 15. Echinodermata (Stachelhäuter)

Sichere Reste kennt man erstmals in Form kleiner, an die Eocrinoidea erinnernder Platten aus dem Unt. Kambrium der USA. Für nähere Bestimmung sind sie unbrauchbar. Aber schon im höheren Atdanabium (wohl im Botomium) der USA erscheinen Eocrinoidea, Helicoplacoidea, Camptostro-moidea, Edrioasteroidea und Lepidocystoidea. Danach stellen wir im Mittl. Kambrium sieben neue Klassen der Echinodermen fest (DURHAM 1971), darunter auch die Calcichordata, die JEFFERIES (1968) zu den Chordata stellt, was ich ablehnen muß.

Die Abb. 10 14 zeigen eine Anzahl dieser gegenüber den heutigen Echinodermen höchst aberrant erscheinenden Typen. Ihr Skelett besteht aus mehr oder minder losen Plättchen, die 5-Strahligkeit ist oft nicht einmal angedeutet, es liegen oft stark abgeplattete Schalen vor, ohne Anzeichen einer pentameren radialen Symmetrie. Zuweilen scheinen sogar echte Poren auf allen Platten zu fehlen; dann fragt man sich ob überhaupt schon ein Ambulacral-Gefäßsystem ausgebildet war. Man könnte hier von "Versuchsproben" sprechen. Reguläre, pentamer-radiale Formen

erscheinen aber offenbar doch schon synchron in dem verwirrenden Formenwirrwar. Doch muß betont werden, daß der Nachweis von Holothuriern im Kambrium nicht gesichert ist. Crinoidea und Seeigel sind jedenfalls im Kambrium noch nicht vorhanden.

Sucht man nun eine Evolution in diesem Chaos zu erkennen, dann muß man wohl mit FELL (hier Abb. 10) annehmen, daß die Eocrinoidea die ersten Echinodermen sind. Es wurde ja schon erwähnt, daß man die ältesten Funde aus USA hierher stellen kann. Aus ihnen gehen dann in Form einer Stammgarbe schlagartig die verschiedenen Untertypen hervor. Wie weit FELL das richtige getroffen hat, ist natürlich schwer zu entscheiden. Wir müssen aber, will man den Evolutionsgedanken überhaupt retten, an große Umkonstruktionen denken. Schon BEURLEN hat vor 50 Jahren die modernen Seeigel von den mit überzähligen Plättchen-Reihen versehenen viel größeren Palechinoidea abgeleitet und gezeigt, daß man mit der Annahme von Prolongationen nicht weiter kommt, sondern grundsätzliche Umkonstruktionen im frühontogenetischem Stadium anzunehmen hat. Er führte für solches Geschehen den Begriff der Neomorphose ein.

Das alte System der Echinodermen genügt bei weitem nicht mehr, die ungeheure Mannigfaltigkeit in einem System zu fassen. Diese mußte völlig umgestaltet werden und C.R.C. PAUL (in HOUSE 1979) hat das versucht. Er unterscheidet 5 Subphyla (Unterstämme, Untertypen) mit insgesamt 23 Klassen. Ich gebe das System von PAUL hier wieder, bei den Subphyla setzte ich die dazu gehörigen Klassen in Klammern:

1. Klasse Homalozoa (Cycloidea, Cyamoidea, Ctenocystoidea, Soluta, Cincta)
2. Klasse Blastozoa (Eocrinoidea, Diploporita, Rhombifera, Parablastoidea, Blastoidea, Paracrinoidea, Edrioblastoidea)
3. Klasse Crinozoa (Crinoidea; mit den Unterklassen der Camerata, Inadunata, Flecibilia, Articulata)
4. Klasse Asterozoa (Somasteroidea, Asteroidea, Ophiuroidea)
5. Klasse Echinozoa (Echinoidea, Edrioasteroidea, Camptostromatoidea, Ophiocystoidea, Helicoplacoidea, Cyclocystoidea, Holothuroidea).

Jedenfalls sind im Unt. Kambrium schon verschiedene Klassen vorhanden, von denen die Eocrinoidea wohl die größte Aussicht die "Urform" zu sein haben, aber auch die Edrioasteroidea (Unt. Kambrium - Unt. Karbon) scheinen für die Evolution von Bedeutung zu sein.

Wie schon erwähnt, sind Holothurien im Kambrium nicht gesichert, man kennt sie erst aus dem Unt. Devon, hier *Palaeocucumaria* aus dem Bundenbacher Schiefer. Seeigel kennt man erst aus dem Ob. Ordoviciun (*Bothriocidaris*), überraschend spät! Hingegen sind Asterozoa schon im Ordoviciun nachgewiesen, man leitet sie von den Stromatocystoidea ab, die den Edrioasteroidea nahestehen dürften. Die Crinoidea treten im Ordoviciun auf, ihre für die Evolution überhaupt grundlegendtypische Aufspaltung zeigt Abb. 11, die wirklich Bände spricht für den gegliederten Ablauf der Evolution.

#### 16. Hemichordata (Branchiotremata, Stomochorda)

Diese nicht sehr homogene Gruppe, bestehend aus *Pterobranchia*, *Enteropneusta* und *Graptolithina*, weist viele Ähnlichkeiten mit den Tentaculaten auf; man darf vermuten, daß sie "an der Basis der Deuterostomier stehen". Die *Tentaculata* fasse ich nicht als natürliche Einheit auf, ich teile sie in *Bryozoa* (*Polyzoa*, *Ectoprocta*), *Phoronidea* (langer schlauchförmiger Rumpf mit chitinöser Hülle, Epistom mit Cölomhöhle, Lophophor mit Tentakeln) und *Brachiopoda* auf. *Brachiopoda* und *Bryozoa* sind fossil ungemein häufig, *Phoroniden* sind jedoch fossil noch unbekannt, während sie heute dichte Bestände am Meeresboden bilden (ca. 20 Arten).

Die Klasse der *Enteropneusta* kennt man fossil noch nicht. Hingegen ist die Klasse der *Pterobranchia* schon aus dem Ordoviciun bekannt, ihre Ordnung *Cephalodiscida* kennt man schon aus dem Tremadoc; *Odontogriphus* aus dem Burgess-Schiefer sowie *Skolithos* sind als *Phoronidea* nicht gesichert!

Die Klasse *Graptolithina* tritt schon im Mittl. Kambrium auf, sie reicht bis ins Unt. Karbon, im Silur hat sie ihren Höhepunkt (*Graptolithenschiefer*, weltweit verbreitet). Die Graptolithen stimmen in verschiedenen Punkten mit den Pterobranchiern überein. Diese Erkenntnis ist

neueren Datums, bis vor 40 Jahren hielt man die Graptolithina (mit ca. 130 Gattungen) für Cnidarier auf Grund ihrer aus "Einzelpolyphen" bestehenden Kolonien.

### 17. Chordata

Sie bestehen aus Tunicata (fossil nicht sicher bekannt, möglicherweise aus Perm; Oesia ist ein Annelide, cf. LOHMANN 1922, auch Ainiktozoon aus dem Ob. Silur ist wohl richtiger als Arthropode aufzufassen), aus Acraniern und Vertebrata. Acranier kennt man fossil nicht. Den berühmt gewordenen Amphioxus (jetzt Branchiostoma genannt) hielt man lange für den Ahnen der Wirbeltiere, doch spricht der Besitz eines Peribranchialraums und vieles andere gegen die Annahme, in Amphioxus den Ursprung der Wirbeltiere zu sehen.

### 18. Vertebrata (Wirbeltiere)

Die Wirbeltiere mit ihren 44000 rezenten Arten (gegenüber 130000 Weichtieren und ca. 1 Million Gliedertieren) sind der höchst entwickelte Tierstamm. Ihr Körper erreichte den höchsten Grad der Mannigfaltigkeit und die Tatsache, daß dieser regional scharf gegliedert ist und diese Glieder, Schädel, Extremitäten usw., aus sehr vielen homologen Teilchen bestehen, ermöglicht viel genauere Verfolgung der Evolution, als dies bei den übrigen Tierstämmen der Fall ist.

Als die Stämme der Wirbellosen schon längst vorhanden waren und ihre Evolution schon vielfach das Entwicklungsoptimum erreicht hatte, traten die Wirbeltiere auf. Es sind zunächst, wie bei den Echinodermen und anderen Stämmen, dürftige Reste, bald danach stellen sich schon verschiedene Klassen der Agnathi ein, die nicht minder von einander abgesetzt sind, als wir das bei den Echinodermen fanden. Das ist mehr als Zufall, denn Echinodermen und Wirbeltieren sind Deuterostomen (Neumünder), von denen ja schon festgestellt wurde, daß ihre Entwicklung später als bei den Protostomen einsetzte.

Ich habe schon im letzten dieser Berichte die Frühgeschichte der Wirbeltiere in ihren Hauptzügen dargestellt. Gegen Ende des Ordoviciums, also vor rund einer halben Million Jahren, finden wir also zunächst die pri-

mitivsten Wirbeltiere, die Heteostraci, etwa gleichzeitig treten Astraspida und Eriptychiida auf. Rasch folgen weitere Typogenesen. Man hat sich lange von der Paläontologie andere Ergebnisse erwartet, man glaubte, sie könnte uns geschlossene Entwicklungsreihen vorführen, einen reich gegliederten Stammbaum, in dem im Laufe weiterer Forschung alles mit allem verbunden werden könnte. Das ist nicht der Fall, das Gegenteil des Erwarteten ist eingetreten! Soll man darüber enttäuscht sein? Ich glaube nicht, wir müssen die Tatsachen hinnehmen und alte, liebgewordene Anschauungen über Bord werfen. Gelegentliche Funde wie Jamoytius, die alle 30 Jahre einmal gemacht werden, helfen uns nicht weiter, und ich möchte hier einmal raten, das, was wir heute über die fossilen Wirbeltiere, besonders der frühen Agnatha wissen, mit dem zu vergleichen, was der Altmeister der Paläontologie K.A. von ZITTEL vor 100 Jahren in seinem großen Handbuch der Paläontologie dargeboten hat. Alle die großen Gruppen der Agnatha, die wir heute kennen, kannte man schon vor 100 Jahren, nur nicht in so großer Artenzahl und nicht so gut überliefert wie vielfach heute. Und bei den Placodermi ist es ebenso! Was E. DACQUÉ immer wieder zu mir, als ich noch ein junger Student war, sagte, trifft zu: Wir finden doch immer wieder dasselbe! Ich will mit diesen Feststellungen keineswegs den Wert der Paläontologie gering schätzen, diese Wissenschaft hat wirklich Großes geleistet und das größte, was sie leistete, ist nun eben etwas ganz Unerwartetes. Es ist die Einsicht, daß die Baupläne der Lebewesen konstant sind, ganz im Sinne GOETHE's, dessen Worte aus der Metamorphose der Tiere als Motto vor dieser Studie steht.

#### V. Literatur

- BEURLIN, K.: Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. 264 S., Jena 1937
- Die Entfaltungsgeschichte des Lebens. Ber. Naturf. Ges. Bamberg, 53 (für 1978), S. 38-99; Bamberg 1979
- BRASIER, M.D.: The cambrian radiation event. In M.R. HOUSE (Ed.): The origin of major invertebrate groups. S. 103-159; 1979
- ERBEN, H.K.: Die Entwicklung der Lebewesen. Spielregeln der Evolution. 518 Seiten, 62 Abb., München (Piper 1975)



- GLAESSNER, M.F.: Precambrian paleontology. Earth Sci. Rev. 1, S. 29 - 50, Amsterdam 1966
- Die Entwicklung des Lebens im Präkambrium und seine geologische Bedeutung. Geol. Rundschau, 60, S. 1323 - 1339, 8 Abb.; Stuttgart 1971
- GLAESSNER, M.F. & WALTER M.R.: New precambrian fossils from the Armbera Sandstone. - Alcheringa, 1, S. 59 - 69, 4 Abb.; Adelaide 1975
- GOULD, S.J.: Ontogeny and Phylogeny. 501 S., Cambridge-London 1977
- GUTMANN & BONIK, H.: Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen. 280 S., 35 Abb.; Hildesheim 1981
- HALLAM, A. (Ed.): Patterns of evolution, as illustrated by the fossil record. - Dev. Paleont. Sedimentol. Stratigr., 5, Amsterdam 1977
- HOUSE, M.R. (Ed.): The origin of major invertebrate groups. 515 S., viele Abb.; Academic Press, London, 1979
- KUHN, O.: Die vorzeitlichen Wirbellosen. 123 S., 65 Abb.; Krailling 1966
- Die Evolution, Ergebnisse und Probleme. 100 S., 27 Abb., Alttötting (Geiselberger) 1981
- Vom Panzerfisch zum Menschen. Ber. Naturf. Ges. Bamberg, 55 (für 1981), S. 110 - 181, 17 Abb.; Bamberg 1982
- KUHN-SCHNYDER, E.: Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung. In G. Heberer (Hg.): Die Evolution der Organismen, I. Stuttgart 1967
- Die Geschichte des Lebens auf der Erde. Mitt. Naturforsch. Ges. Solothurn, 27, 7-124, 1977
- LIU DI-YONG: Earliest Cambrian brachiopods from Southwest China. Acta Palaeont. Sinica 18, 505-512 (chines. m. engl. Zusammenf.); 1979

- MATTHEWS & V.V. MISSARZHEVSKY: Small shelly fossils of late Precambrian and early Cambrian age: a review of recent work. J. geol. Soc. 131, 289-304; 1975
- MOORE, R.C. (Ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Bisher über 40 Bände
- PFLUG, H.D.: Vor- und Frühgeschichte der Metazoen. Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., 145, S. 328 - 374, 12 Abb., Stuttgart 1974
- Feinstruktur und Ontogenie der jung-präkambrischen Petalo-Organismen. Paläont. Z., 48, S. 77 - 109, 5 Abb., Stuttgart 1974
- POJETA, J. Jr.: Fordilla troyensis Barrande and early pelecypod phylogeny. Bulls. Am. Paleont. 67, 363-384, 1975
- The origin and early taxonomic diversification of pelecypods. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B 284, 225-246, 1978
- POJETA, J. Jr., GILBERT-TOMLINSON, J. & SHERGOLD, J.H.: Cambrian and Ordovician rostroconch molluscs from northern Australia. Bull. Bur. Miner. Resources. Geol. Geophys., 171, 1-54, 1977
- POJETA, J. Jr., RUNNEGAR, B., MORRIS, N.J. & NEWELL, N.D.: Rostroconchia: a new class of bivalved molluscs. Science 177, 264-267, 1972
- POJETA, J. Jr. & RUNNEGAR, B.: The paleontology of rostroconch molluscs and the early history of the phylum Mollusca. Prof. Pap. U.S. Geol. Surv. 968, 1-88, 1976
- RUNNEGAR, B., POJETA, J.: Molluscan phylogeny: The paleontological viewpoint. Science, 186, 311-317, 1974
- RUNNEGAR, B. & P.A. JELL: Australien middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution. Alcheringa 1, 109-138, 1976

- RUNNEGAR, B., J.J. POJETA, M.E. TAYLOR & D. COLLINS: New species of the Cambrian and Ordovician chitons *Matthevia* and *Chelodes* from Wisconsin and Queensland; evidence for the early history of polyplacophoran mollusks. *J. Paleont.* 53, 1374-1394, 1979
- SALVINI-PLAWEN: Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken. Die Beziehungen der Caudofoveata und der Solenogastres als Aculifera, als Mollusca und als Spiralia. *Z. wiss. Zool.* 184, 205-394, 1972
- SCHOPF, J.W.: Organically preserved precambrian microorganisms. *Proc. North Americ. Paleont. Convent.*, part H, 1013-1057, 76 Abb.; Lawrence 1971
- SEPKOSKI, J.J. Jr.: A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. *Paleobiology*, 5, 222-251, 1979
- SOKOLOV, B.S.: Precambrian Metazoa and the Vendian-Cambrian boundary. *Paleont. J.* 10, 1-13, 1976
- STANLEY, S.M.: Ideas on the timing of metazoan diversification. *Paleobiology*, 2, 209-219, 1976
- Macroevolution. Pattern and process; San Francisco 1979
- Adaptive themes in the evolution of the Bivalvia (Mollusca). *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 3, 361-385, 1975
- SIEWING, R.: Evolution. 450 D., 142 Abb., Stuttgart (G. Fischer), Uni-Taschenbücher 748, 1978; 2. Aufl. 1982. Literatur
- TAPPAN, H.: Microplankton, ecological succession and evolution. *Proceed North Americ. Paleont. Conv.*, 1058-1103, 1971
- THENIUS, E.: Versteinerte Urkunden. 2. Aufl., 211 S., 89 Abb., Verständl. Wiss., 81, Berlin 1972
- THÜRKAUF, M.: Die moderne Naturwissenschaft und ihre soziale Heilslehre - der Marxismus. 296 S., Schaffhausen (Novalis-Verlag) 1980

- TIEGS, O.W. & MANTON, S.M.: The evolution of the Arthropoda. Biol. Review, 33, S. 255-337, 18 Abb.; 1958  
Literatur
- VOGEL, K. & W.F. GUTMANN: The derivation of pelecypods: role of bio-mechanics, physiology and environment. Lethaia 13, 269-275, 1980  
  
Zur Entstehung von Metazoen-Skeletten an der Wende von Präkambrium zum Kambrium. Festschrift Wiss. Gesellsch. J.W. Goethe Universität, Frankfurt/M. 1981
- YOCHELSON, E.L.: Stenothecoida, a proposed new class of Cambrian Mollusca. Lethaia 2, 49-61, 1969  
  
An alternative approach to interpretation of phylogeny of early molluscs. Malacologia 17, 165-191, 1978
- YONGE, C.M.: The protobranchiate Mollusca; a functional interpretation of their structure and evolution. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B 230, 79-147, 1939
- YÜ WEN: Earliest Cambrian monoplacophorans and gastropods from western Hubei with their biostratigraphical significance. Acta Palaeont. Sinica 18, 233-266 (chines. m. engl. Zusammenf.), 1979
- ZHURAVLEVA, I.T.: Marine faunas and Lower Cambrian stratigraphy. Amer. J. Sci. 269, 417-445, 1970.

Anschrift des Verfassers:

Prof.Dr. Oskar KUHN  
Winthirstraße 31

8000 München 19

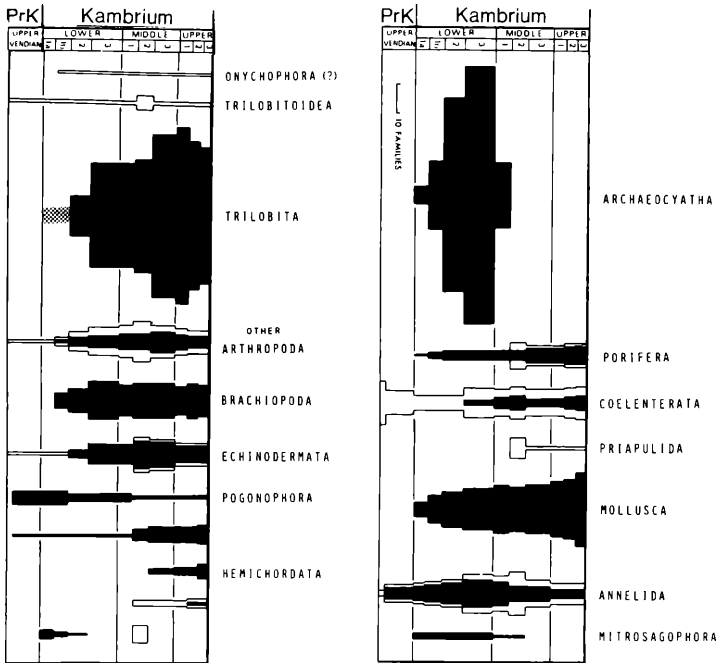
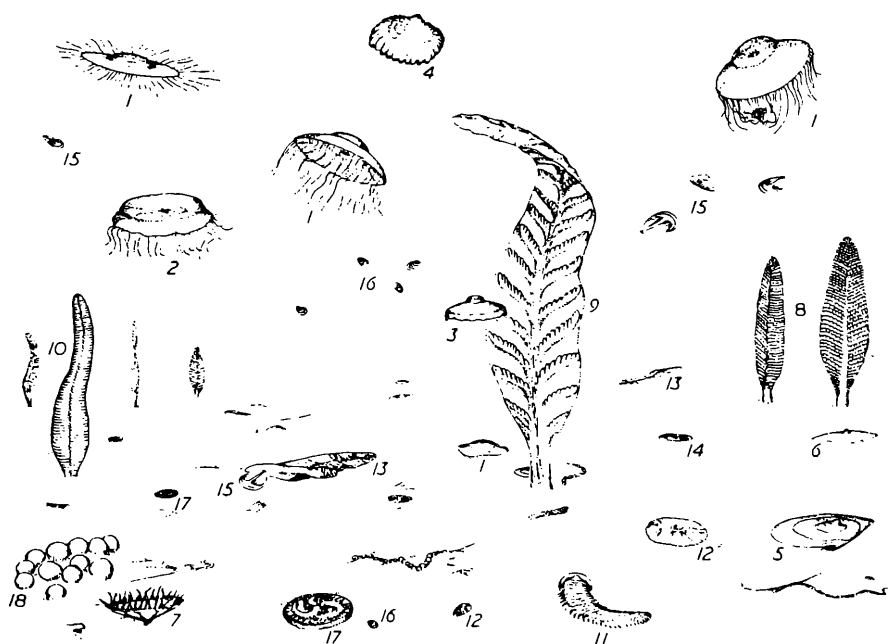


Abb. 1 Die Verbreitung der wichtigsten Tiergruppen im jüngsten Präkambrium und Kambrium; nach SEPKOSKI 1979. Schwarz gut überlieferte Gruppen, offen schlecht überlieferte Gruppen, Kreuzraster Trilobitenspuren.

Ich halte diese Darstellung für korrekturbedürftig, die Chordata reichen zu weit nach unten, sie dürften im Kambrium noch unbekannt sein, die Mollusca sind viel zu breit eingezeichnet, ebenso die Anneliden, die Echinodermen beginnen erst im Unt. Kambrium. Nach SEPKOSKI Jr. 1979



**Abb. 2** Lebensbild der Tierwelt (Ediacara-Fauna) aus dem jüngsten Präkambrium.

Rekonstruktion der Ediacara-Fauna. (Nach Angaben von M.F. GLAESSNER und M. WADE gezeichnet von J. GEHLING, 1969).

Coelenterata: 1: *Ediacaria flindersi*, 2: *Beltanella gilesi*, 3: *Medusinites asteroides*, 4: *Mawsonites spiriggi*, 5: *Cyclomedusa davidi*, 6: *Cyclomedusa plana*, 7: *Conomedusites lobatus*, 8: *Rangea longa*, 9: *Arborea arborea*, 10: *Pteridinium simplex*.

Annelida: 11: *Spriggina flouderesi*, 12: *Dickinsonia costata*, 13: *Dickinsonia elongata*, 14: *Dickinsonia tenuis*.

Arthropoda: 15: *Parvancorina*, 16: *Praecambridium sigillum*?, 17: *Tribrachidium heraldicum*, 18: Algen? Nach GLAESSNER 1971.

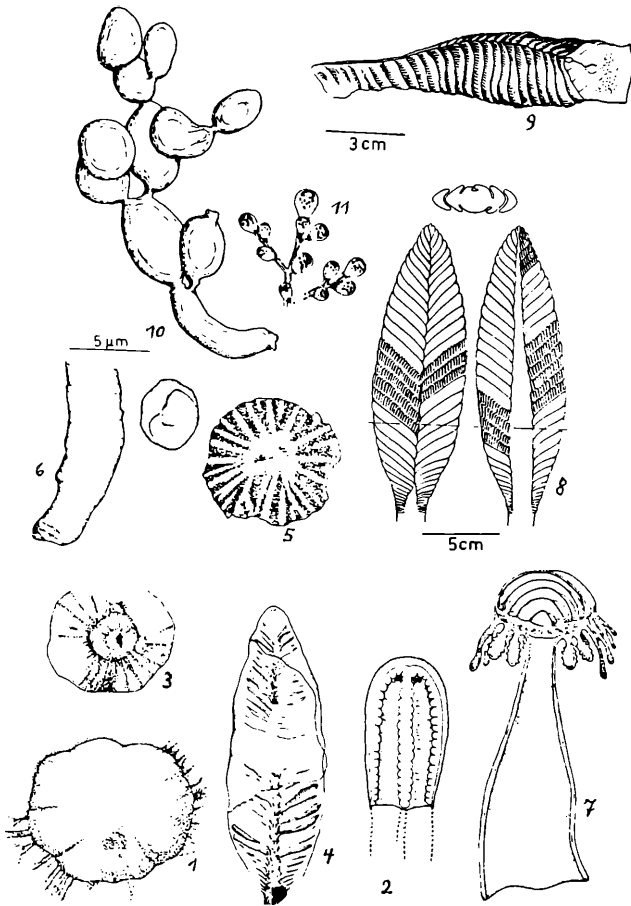
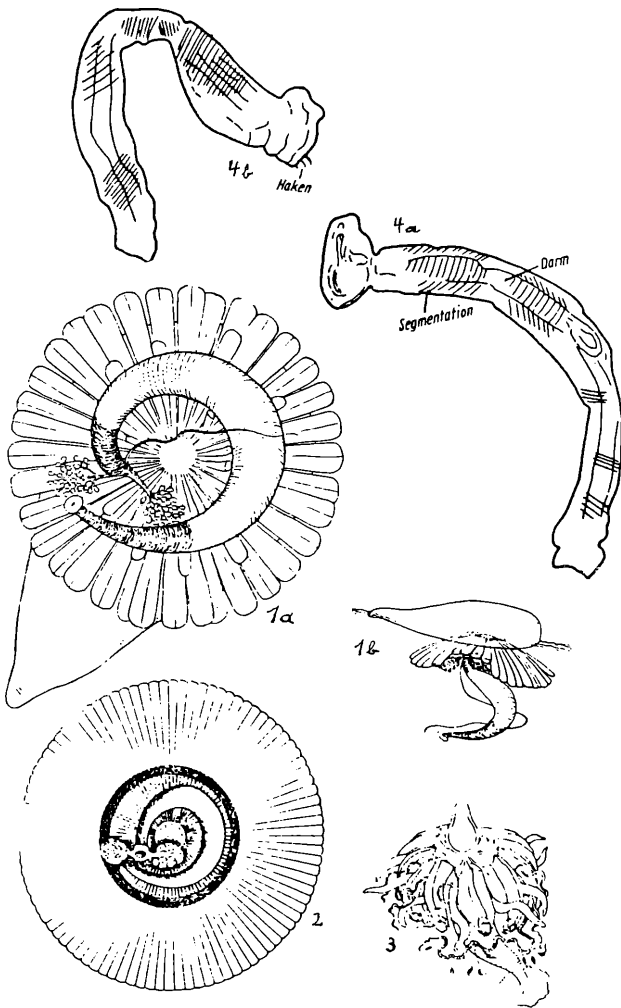


Abb. 3 Cnidarier aus dem Präkambrium bis Ordovizium. Nach GLAESSNER u.a.

1 Conomedusites, Präkambrium. 2 Kimberella, Präkambrium, 3 Velumbrella, Unt. Kambrium. 4 Arborea, Präkambrium. 5 Cothonion, Mittl. Kambrium. 6 Tabulaconus, Unt. Kambrium. 7 Archaeonectris, Ob. Ordovizium. 8 Rangea longa-Typus, nach PFLUG 1971. 9 Petaloid des Rangea schneiderhöhni-Typus. 10 Fibularix sp., ca. 1100 Mio. Jahre alt. 11 eine rezente Vergleichsform (Ciliate).



- Abb. 4**
- 1a *Eldonia walcott*, Burgess-Schiefer, als Siphonophore gedeutet, nach MADSEN 1956
  - 1b wie 1a, lateral
  - 2 *Eldonia ludwigi walcott*, als Holothurie gedeutet, ca. 3/4; nach CLARK 1912
  - 3 Zum Vergleich mit 1 die rezente Siphonophore *Athoria*, nach E. HAECKEL
  - 4 *Oesia disjuncta walcott*, Burgess-Schiefer, ca. 1/1; nach WALCOTT 1911. Ein Annelide, kein Tunicate



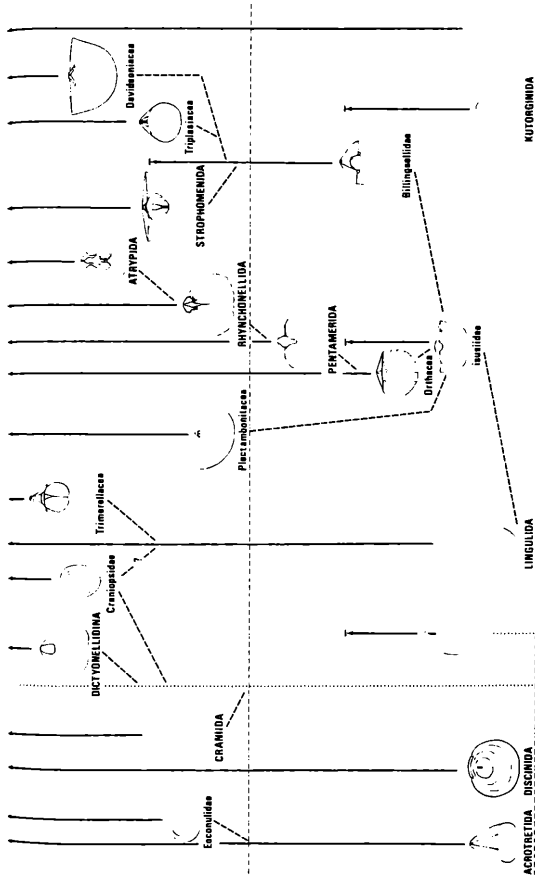
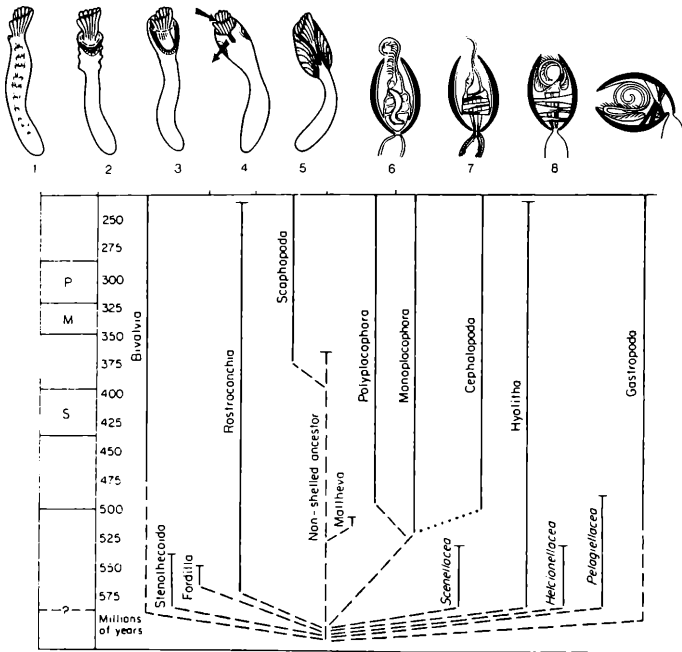


Abb. 5 Evolution der Brachiopoden im Kambrium (unten) und Ordoviciem (obere Hälfte).  
Nach A.D. WRIGHT 1979.



**Abb. 6** Oben: Ableitung eines Brachiopoden aus einem röhrenförmigen Wurm, nach dem Schema Alopex (altgriechisch Fuchs) Pix-Pax-Pux-Fuchs. Der in einer Wohnröhre lebende Wurm (1) umgibt den Filterapparat mit einer Hautfalte (2,3). Durch Einschlitzung wird ein abgeschirmtes Wasserströmungssystem vorgegeben (4, Pfeile). Auf der Hautfalte entwickelt sich ein kalkiges Skelett aus zwei Klappen (5). Der Filterapparat rollt sich ein (6,7). Durch die Anheftung von Muskeln an die Schalen entsteht ein Skelett-Muskel-System (8) und schließlich die typische zwei-klapprige Bauform der Armfüßer (9). Nach VOGEL & GUTMANN 1981.

Unten: Evolution der Mollusken. Nach HOUSE (ed.) 1979.

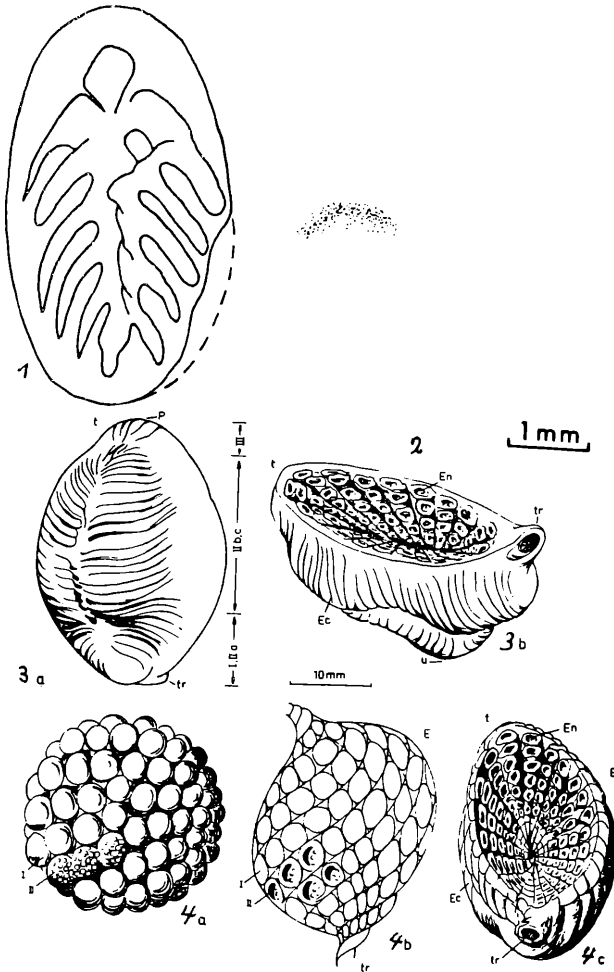


Abb. 6a 1 *Vendia sokolovi* KELLER, Spätes Präkambrium, 5 Segmente und bilaterale Symmetrie werden angenommen. Meines Erachtens ein Problematicum. Nach GLAESSNER & WADE (in *Lethaia* 4) 1971.  
 2 *Praecambridium sigillum* GLAESSNER & WADE 1971, Rekonstruktion, mit 4 hypothetischen Segmenten und einer triangulären Area. Nach GLAESSNER & WADE 1971.  
 3 Gliederung und Differenzierung von *Erniobaris* (juveniles Stadium); a: Dorsalansicht, b: Ventral-Ansicht, tr, t: Truncus bzw. Terminus, I, II a: prä-umbonale Körper-Abschnitte, II b, c: post-umbonales Mesosoma, III: Terminal-Abschnitt; p: Center-Rinne, u: Umbo, Ec: Ectodermale Blatt, En: Entodermale Blatt  
 4 Ontogenetische Stadien der Petalo-Organismen; a: Globus mit Sprossen der ersten (I) und zweiten (II) Tochter-Generation; b: Globus mit invaginierten Sprossen der ersten (I) bzw. zweiten (II) Tochter-Generation; c: Cupula mit ectodermalem (Ec) und entodermalem (En) Körperblatt; tr, t: Truncus bzw. Terminus, E: Extern-Flanke, I: Intern-Flanke.  
 3 - 4 nach PFLUG (*Paläont. Z.* 48, 1974).



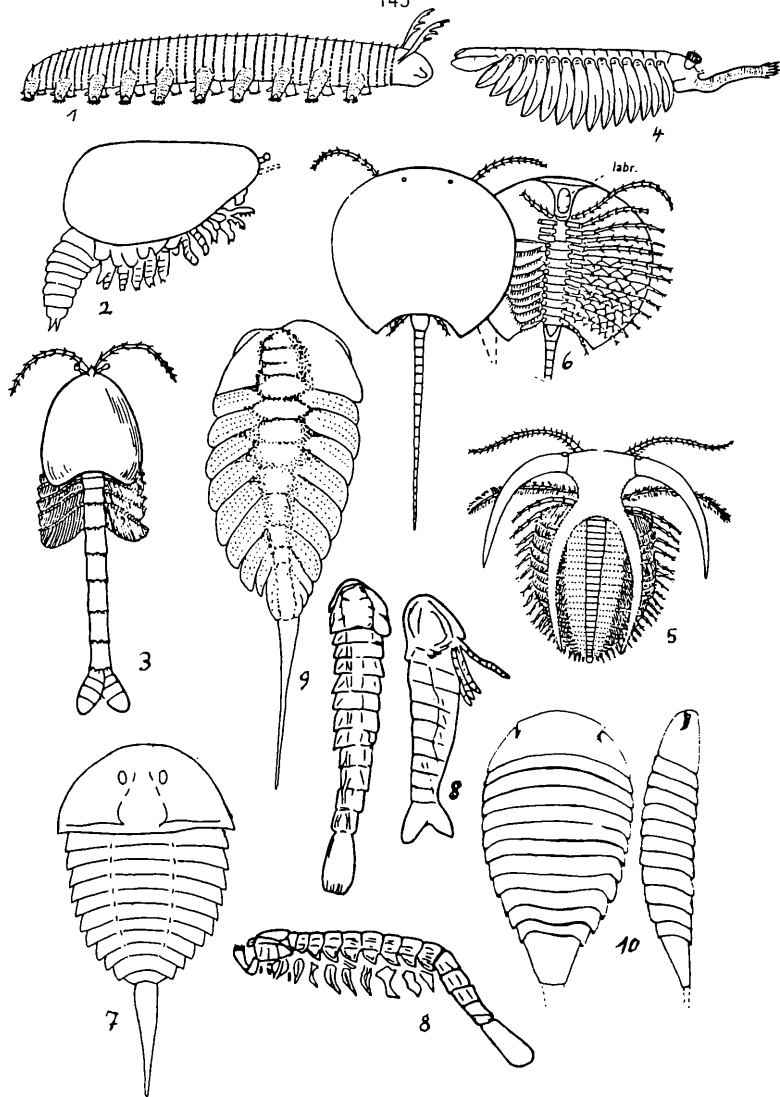
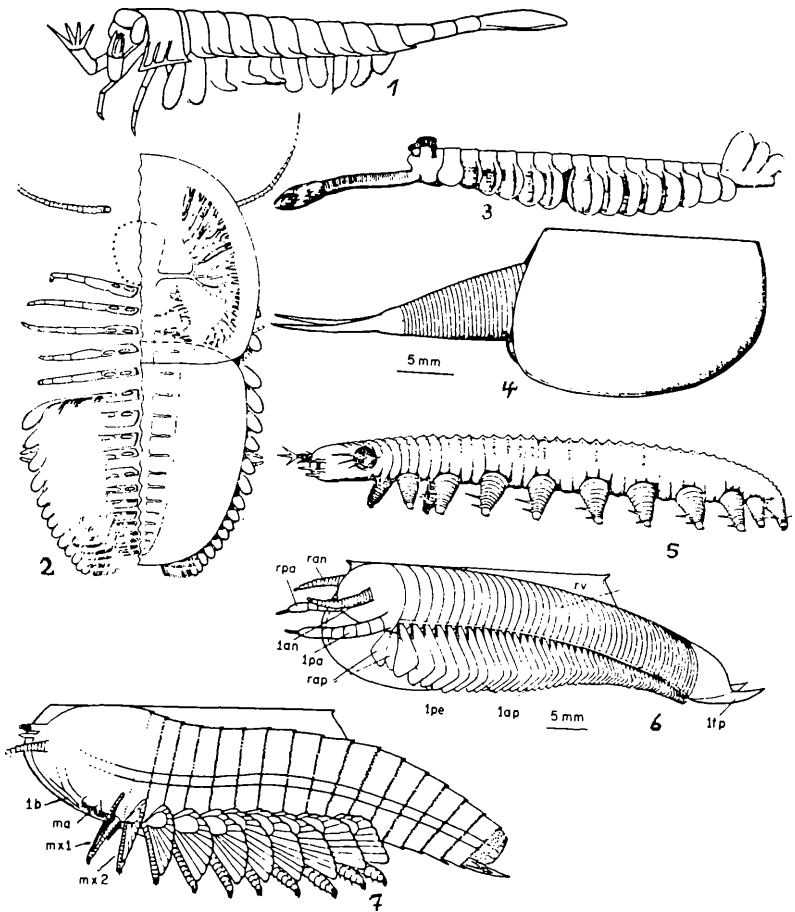


Abb. 8 Arthropoden aus dem Mittl. Kambrium (Burgess-Schiefer), USA.

1 *Aysheaia*; vgl. die neue Rekonstruktion von WHITTINGTON 1978 (hier Abb. 9). 2 *Hymenocaris*, ein Phyllocaride. 3 *Waptia*, niederer Krebs. 4 *Opabinia*, vgl. Abb. 9. 5 *Marella*, niederer Krebs. 6 *Burgessia*, ähnlich *Cheloniellon* des Unt. Devon (*Cheloniellida* BROILI), neue Rekonstruktion bei HUGHES 1975. 7 *Aglaspella*, den Merostomen ähnlich, Kambrium. 8 *Yohoia* (neue Rekonstruktion bei WHITTINGTON 1974), niederer Krebs, inc. sed. 9 *Molaria*, "Trilobitoidee", Kambrium. 10 *Palaeomerus*, ein Aglaspide, Unt. Kambrium, 2/5. Nach STORMER, TIG & MANTON u.a.



**Abb. 9** Arthropoden und Aysheaia (Protracheata ?) aus dem Kambrium.  
 1 Yohoia. 2 Naraoia (Trilobit), Ober- und Unterseite.  
 3 Opabinia. 4 Protocaris, primitiver Krebs mit Furca.  
 5 Aysheaia (Protracheata ?). 6 Branchiocaris, primitiver Krebs.  
 7 Canadaspis, primitiver Krebs.  
 Nach verschiedenen Autoren.

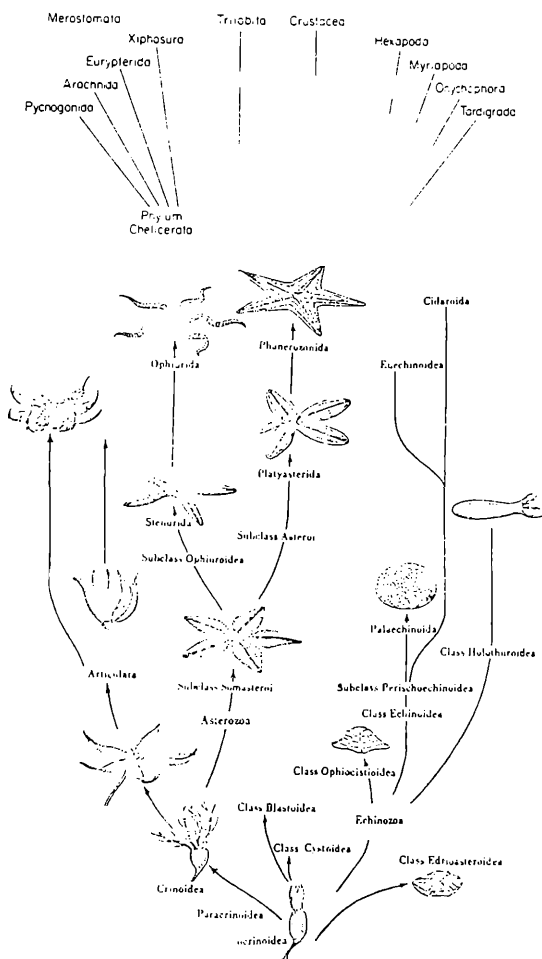


Abb. 10 Oben: Die Phyla der Arthropoda in ihren Beziehungen; die Uniramia halte ich für nicht valid. Nach MANTON 1977.

Unten: Der Stammbaum der Echinodermata. Nach FELL 1963.  
Diese Form der Evolution, von den Eocrinoidea ausgehend, halte ich für illusorisch, man hat eine Stammgarbe anzunehmen.

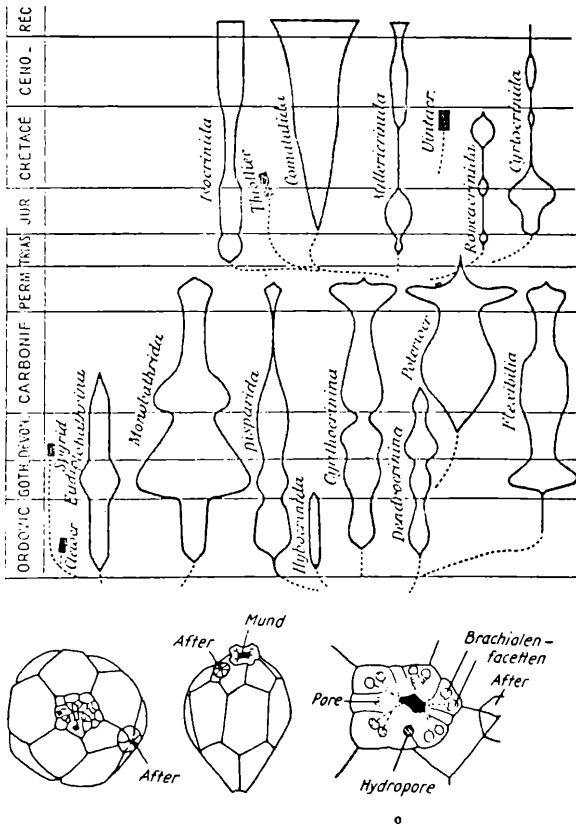


Abb. 11 Oben: Stammbaum der Crinoidea, aus PIVETEAU, Traite Paleont.; man beachte die zwei Explosivphasen und Unabhängigkeit der einzelnen Entwicklungslinien.

Unten: *Cryptocrinites*, eine Eocrinoidee aus dem Ordovici-  
um, ca. 1/1, a oral, b lateral, c Ausschnitt aus a,  
stark vergrößert; nach BATHER aus A.H. MÜLLER



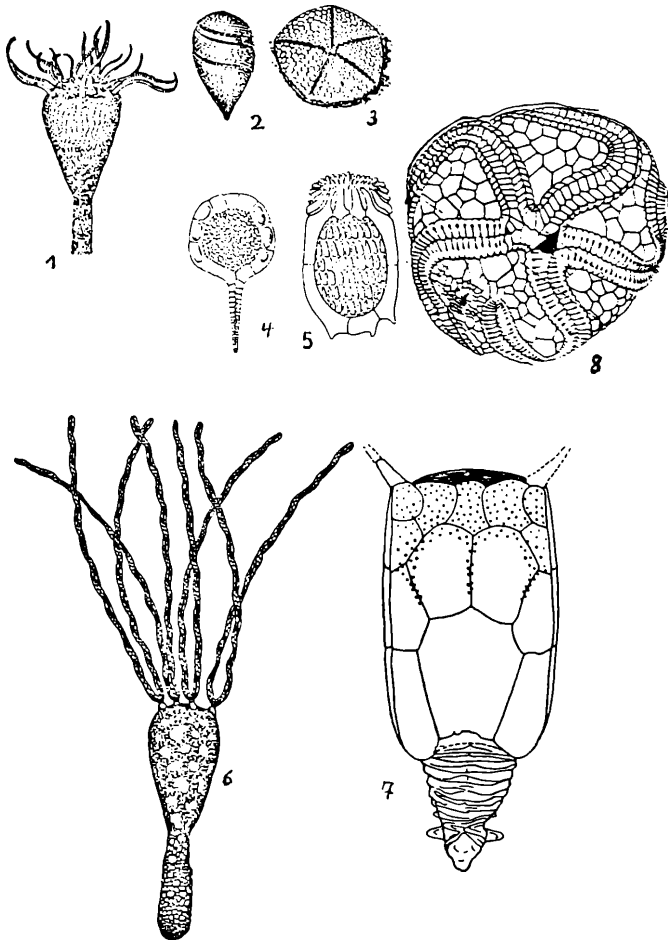
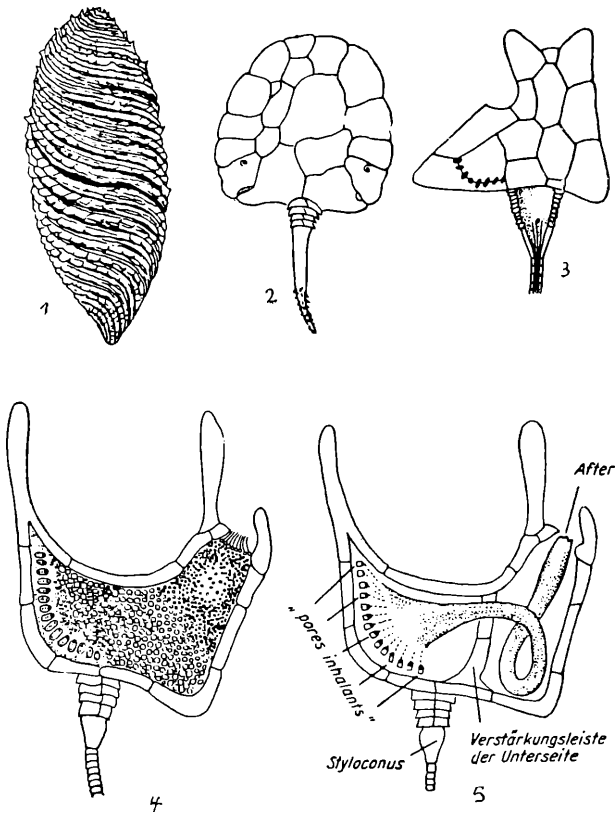
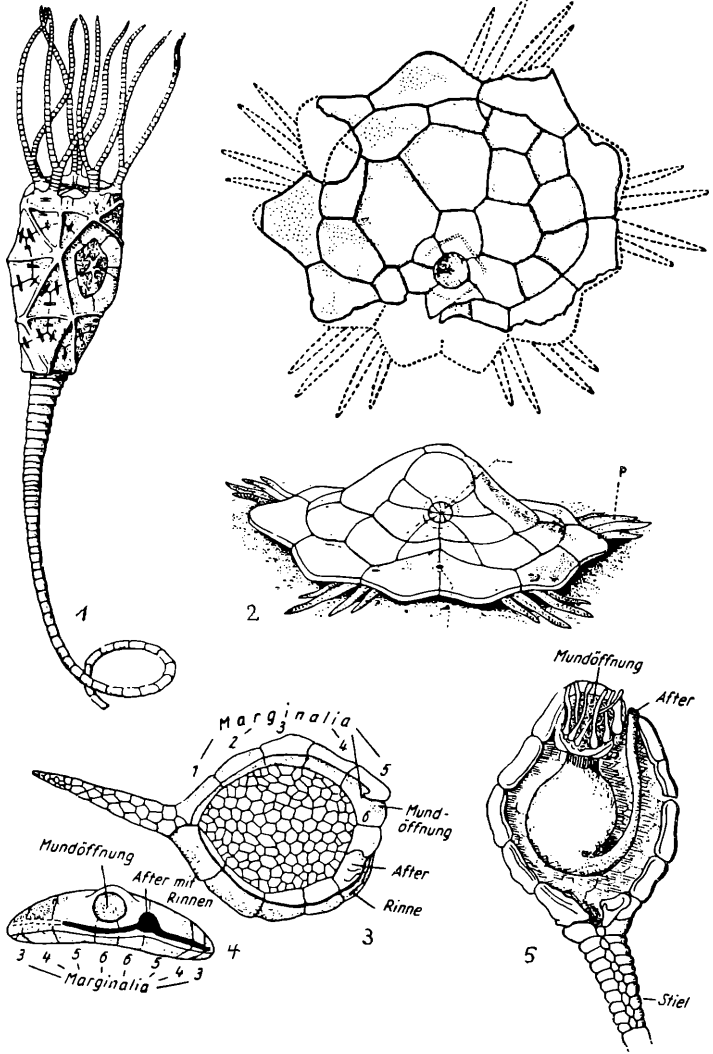


Abb. 12 Sehr frühe Echinoderman ("Pelmatozoen"), meist aus dem Kambrium.

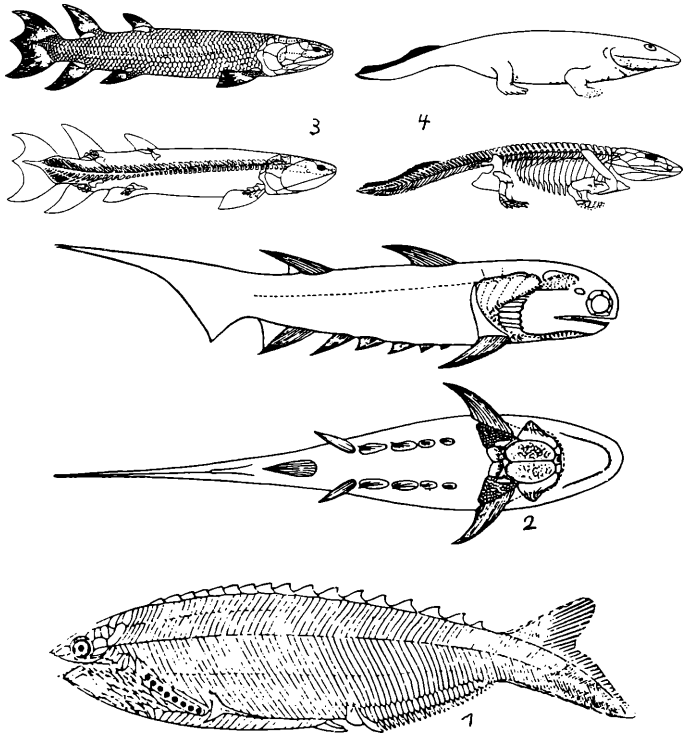
- 1 Kinzercystis (imbricate Eocinoidea), Unt. Kambrium.
- 2 Heliocoplacus (Helicoplacoidea), Unt. Kambrium.
- 3 Stromatocystites (ältester Edrioasteroidee) Unt. Kambrium.
- 4 Trochocystites (Cincta), Mittl. Kambrium.
- 5 Ctenocystis (einzige Ctenocystoidea), Mittl. Kambrium.
- 6 Gogia (tessellate Eocrinoidea), Ob. Kambrium
- 7 Enoploura, konvexe Seite, eine Carpoidea, Ob. Ordoviciun;  
nach CASTER 1952
- 8 Edrioaster, Ordoviciun, ca. 1, 3, nach BATHER.



- Abb. 13 1 *Helicoplacus*, Unt. Kambrium, Länge 3,6 cm, expandierte Theca von der Seite, Helicoplacoidea; aus MÜLLER
- 2 *Mitrocystites*, Unterseite, Ordoviciun, nach JAEKEL bzw. CUENOT; eine Carpoidee
- 3 *Ceratocystis*, Oberseite schematisch, Mittl. Kambrium, eine Carpoidee; nach CUENOT 1953
- 4 *Cothurnocystis*, Ordoviciun, Carpoidee, Oberseite
- 5 wie 4, Unterseite, etwas vergrößert, Darm hypothetisch eingezeichnet; nach BATHER.



- Abb. 14 1 *Macrocystella*, Ob. Kambrium (Tremadoc), Höhe der Theca 23 mm, nach CUENOT 1953, ältester Vertreter der rhombiferen Cystoidea (nach MÜLLER ein Eocrinoidee).  
 2 *Volchovia*, oben Apikalseite, unten Rekonstruktion in Lebensstellung, Unt. Ordoviciun, eine Ophiocistioidee.  
 3 *Trochocystites*, Carpoidee, Mittl. Kambrium, Oberseite, Theka längs geöffnet um die kleinen Platten der Unterseite zu zeigen.  
 4 wie 3, Scheitel der Theca, nach GISLEN und CUENOT, aus A.H. MÜLLER  
 5 *Gyrocystis*, Carpoidee, Kambrium, Oberseite, die Platten entfernt um die Weichteile zu zeigen; nach CUENOT, aus A.H. MÜLLER.



- Abb. 15 1 Der Anaspide *Rhyncholepis*, Ob. Gotlandium, ca. 1,5 mal; nach STENSIOE  
 2 der Acanthodier *Climacodus* Unt. Devon, seitlich und ventral; nach WATSON 1937  
 3 der Crossopterygier *Eusthenopteron*, Devon. Mit und ohne Schuppenkleid; nach ROMER  
 4 das primitivste Amphib *Ichthyostega*, Ob. Devon, Skelett und Lebensbild.

Diese 4 Stadien gehen übergangslos auseinander hervor und belegen den wichtigsten Abschnitt der ältesten Wirbeltierevolution.

[illegible]

Abb. 16 Stratigraphie des Kambriums und jüngsten Präkambrium (Vendium). Nach Angaben des Autors sind noch manche Korrekturen nötig, die er selbst in einem Nachtrag angibt. Nach SEPKOSKI Jr. 1979.

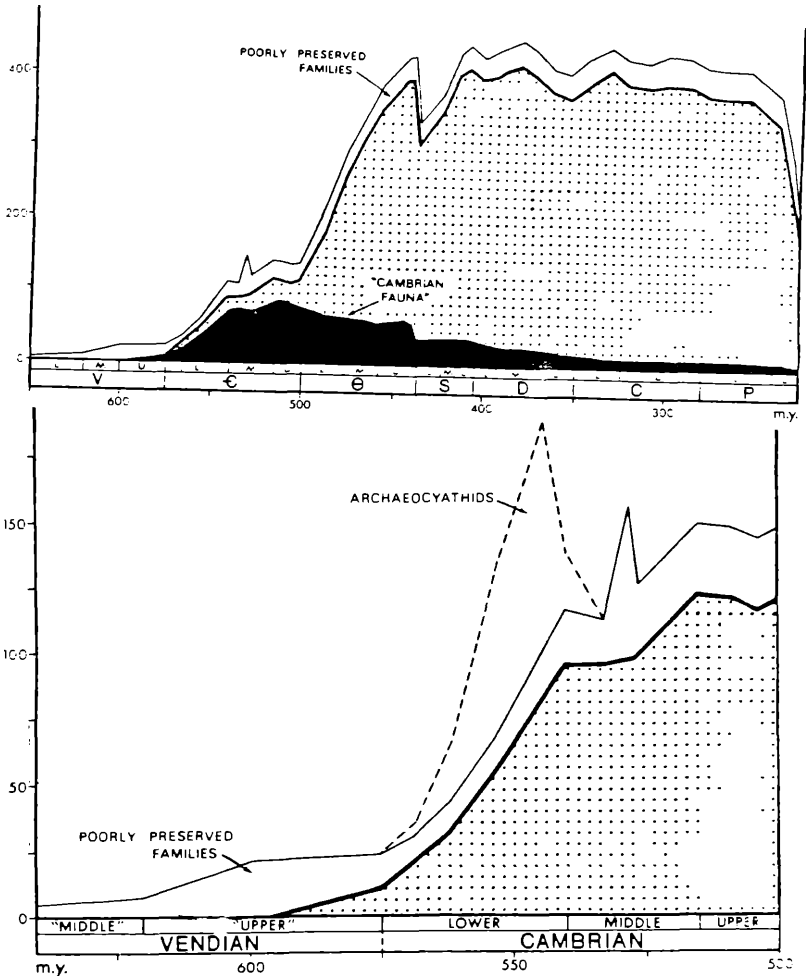


Abb. 17

Oben: Diagramm zur Darstellung der Zunahme der Familien der Tiere im Paläozoikum (Vendium-Perm). Links am Rand die Zahl der Familien, unten die Zahlen der Formationsdauer (Zahl in Jahrmillionen) und die Formationen (Vendium, Kambrium, Ordovici-um, Silur, Devon, Karbon, Perm). Schwarz die Fauna des Kambriums, nach oben allmählich abklingend; punktiert gibt die Tiergruppen mit Skelettbildungen an, helles Feld gibt die den Anteil der nur wenig überlieferten, zumeist weichhäutigen Gruppen an.

Unten: Diagramm zur Darstellung der Tiergruppen des Vendiums und Kambriums, links am Rande die Zahl der Tierfamilien, unten Angabe des absoluten Alters, Zahlen geben die Jahrmillionen an. Helles Feld gibt die wenigen, da weichhäutigen Familien an; die Archaeocyathiden sind Skelette ausscheidende Cnidarier. Punktiert ist das Feld der Skelettbildner; die Archaeocyathiden sind besonders dargestellt. Nach SEPKOSKI Jr. 1979.