



# MITTEILUNGEN

DER ABTEILUNG FÜR ZOOLOGIE UND BOTANIK  
AM LANDESMUSEUM „JOANNEUM“ IN GRAZ

HEFT 27

1967

## Was wissen wir über die Entwicklung der Tetrapoden?

Von FRITZ KINCEL, Bruck an der Mur

Eingelangt am 19. August 1966

Den Weg, den eine Entwicklung gegangen ist, aufzuzeigen, gibt es folgende Möglichkeiten:

1. Die lückenlose Kette der geneologisch und morphologisch aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen aus der Phylogenie, also Fossilfunde. Dies ist die Sicherste und einzig Unangreifbare, aber sie ist sehr selten, z. B. *Equus*, *Elephas*, *Homo* (soweit es sich um größere Linien handelt).

2. Die Rekonstruktion aus der Ontogenese, gestützt auf das biogenetische Grundgesetz mit Zuhilfenahme eventuell vorhandener rudimentärer Organe, Atavismen (wenn man an diesem Ausdruck auch heute gern herumdeutelt) und mit teilweiser Bestätigung durch einzelne spärliche Fossilfunde.

3. Durch Betrachtung rezenter Formen, die zusammen das Modell einer Entwicklungsreihe darstellen. Wohlgermerkt, das Modell! Denn, da sie alle im gleichen Zeitpunkt leben, können sie keine wirkliche Entwicklungsreihe bilden. Sie können alle im gleichen Zeitabschnitt auf verschiedenen Entwicklungsstufen stehen geblieben sein oder aber Wiederholungen schon einmal aufgetretener Formen mit bestimmten Entwicklungsmerkmalen (es müssen nicht unbedingt Konvergenzen sein) darstellen. Diese Möglichkeit wurde schon von ARISTOTELES in Betracht gezogen. Auch sie benötigt jedoch zu ihrer Erhärtung wenigstens einzelne Fossilfunde, die in die Reihe hineinpassen. Dabei ist wieder festzuhalten, daß Fossilien nur von Formen mit Hartgebilden zurückgelassen werden. Wo jedoch Funde fehlen, ist noch nicht gesagt, daß die fehlenden Formen überhaupt nicht da waren. Dies gilt besonders für jene primitiven Formen, aus denen sich die niederen *Vertebraten* entwickelt haben. Der Vorteil dieser Betrachtung liegt aber auch darin, daß man zum Modell

der Entwicklungsreihe auch die Lebensweise der einzelnen Stufen belegt vor sich hat.

Was nun die Entwicklung der *Tetrapoden* betrifft, so waren jene Formen, aus denen diese Entwicklung ihren Anfang genommen hat, bestimmt schon im Besitz von Hartgebilden.

Vergegenwärtigt man sich die Merkmale, die für die *Tetrapoden* charakteristisch sind, so kommen dafür folgende in Frage:

1. Choanen. 2. Autostylie. 3. Der Stapes = die Columella auris. 4. Das Cheiropterygium = die pentadactyle Extremität. 5. Funktionierende Lungen. 6. Das völlige Fehlen des Opercularapparates. 7. Die feste Verbindung des Beckengürtels mit der Vertebra. 8. Ein Palpebralapparat.

Wenn ich in meiner Aufzählung das Cheiropterygium erst an vierter Stelle anführe, obwohl es dieser Gruppe sozusagen den Namen gegeben hat, so deshalb, weil dieses Merkmal am wenigsten konstant auftritt. Völlige Reduktion desselben bei reptanten und subterranean Formen (*Gymnophionen*, *Amphisbaenidae*, *Ophidia*), Rückentwicklung zur Flosse, allerdings unter Beibehaltung der topographischen Anordnung der knöchernen Bestandteile bei natanten Formen (*Sphenisciformes*, *Cetacea*, *Sirenea*, *Pinnipedia*). Auch die funktionierende Lunge gehört unter die letzten Stellen, denn es gibt Formen, die sie völlig abgebaut haben (*Plethodontidae*) und durch Integumentatmung ersetzen. Außerdem ist sie ein Weichteil und bei Fossilformen nirgends mit Sicherheit nachzuweisen\*. Ihre Anwesenheit kann bei diesen nur durch korrespondierende Merkmale und Verwandtschaft erschlossen werden.

Das völlige Fehlen eines Opercularapparates haben die *Tetrapoden* auch mit den *Elasmobranchiern* gemeinsam, obwohl zwischen beiden weder in Funktion noch in Verwandtschaft Übereinstimmungen bestehen. Der Palpebralapparat ist ein notwendiges Erfordernis für das Leben außerhalb des Wassers, doch fehlt er einerseits rezenten aquatilen *Tetrapoden* (*Cryptobranchidae*, *Amphiumidae*, *Proteidae*), haben ihn andererseits auch manche *Elasmobranchier* in Form einer Membrana nictitans (*Carcharinidae*), und er ist schließlich ein Weichteil, dessen Vorhandensein oder Fehlen gerade bei fossilen Formen weder nachgewiesen noch erschlossen werden kann und daher an die letzte Stelle zu verweisen war.

Auch die feste Verbindung des Beckengürtels mit der Vertebra muß in der Betrachtung hintangestellt werden, denn erstens fehlt sie fast allen anguiden Typen sowohl der *Tetrapoden* als auch der *Pisces*, auch vielen natanten Typen, wie *Cetacea*, *Sirenea*; sie findet sich sicher nachweisbar nur bei *Tetrapoden*, aber, und das soll in der Reihung das Entscheidende sein, unter den *Pisces* sind nirgends Anklänge dazu zu bemerken, die einen Hinweis auf die Entwicklung geben könnten.

Der Stapes = die Columella auris ist ein wichtiges Merkmal der *Tetrapoden*, gerade bei *Amphibien* jedoch nicht immer vorhanden und in seiner Funktion oft irgendwie ersetzt. Seine Entstehung hängt mit der Autostylie und der Reduktion des Opercularapparates zusammen und soll daher auch später besprochen werden.

---

\* Siehe Nachtrag!

Die ersten beiden jedoch, Choanen und Autostylie, sind ausnahmslos bei allen *Tetrapoden*, ob rezent oder fossil, vorhanden. Sie fehlen auch nicht, wenn das Kieferskelett aus der Notwendigkeit, große Nahrungsbrocken unzerteilt verschlingen zu müssen, wieder größtmögliche Beweglichkeit erhalten hat (*Ophidia*) oder wenn die Lunge völlig rückgebildet wurde (*Plethodontidae*) oder eine accessorische Atmung durch das Zahnfleisch (*Hydrophidae*) oder durch den Pharynx (*Trionychidae*) aufgetreten ist. Allerdings sind auch diese beiden Merkmale nicht trennend zwischen *Pisces* und *Tetrapoden*, denn die *Dipnoer* haben beide auch, aber sie fehlen bei *Tetrapoden* nie, während sie bei *Pisces* sehr selten auftreten. Und es ist bezeichnend, daß sie zusammen gerade bei *Dipnoern* auftreten, ebenfalls zusammen mit einer funktionierenden Lunge und paarigen Flossen, die, wenn auch nicht im topographischen Knochenbau, so doch in ihrer Ausbildung als Sarcopterygien wenigstens funktionell, den Extremitäten der *Tetrapoden* nahekommen. Dabei muß allerdings bemerkt werden, daß sie bei den rezenten *Dipnoern* mehr oder weniger eine Rückbildung erfahren haben.

Rekapitulierend läßt sich also festhalten: Choanen und Autostylie beim selben Individuum vereint sind bei *Tetrapoden* ausnahmslos vorhanden, bei *Pisces* nur bei Formen, die auch noch andere *Tetrapoden*-merkmale besitzen, wie funktionierende Lunge und Extremitäten vom Sarcopterygiumtyp, der funktionell zur Fortbewegung auf festem Untergrund, sei es auch nur am Grunde eines Gewässers, geeignet ist. Als einziges Beispiel sind hier nur die *Dipnoer* bekannt, deren Entwicklung zweifellos die Richtung zu *Tetrapoden* eingeschlagen, dieses Ziel aber nie erreicht hat, sondern wieder zur aquatilen Lebensweise abgelenkt ist. Da hier als *Tetrapoden*-merkmal auch immer die funktionierende Lunge in den Kreis der Betrachtungen gezogen wird, also ein Weichteil, werden hier vor allem rezente Formen berücksichtigt, wo es sich um ein Zusammentreffen aller Merkmale handelt.

Jedes der beiden Merkmale, Choanen und Autostylie, für sich aber steht, wie Beispiele zeigen, in keinem kausalen Zusammenhang mit der *Tetrapoden*-entwicklung.

Choanen allein finden sich bei rezenten *Myxinoidea* und fossilen *Rhipidistia*. Die *Myxinoidea* stehen an der untersten Stufe der *Vertebraten* und sind die niedrigsten von allen *Pisces* im weitesten Sinne. Von einer Lunge ist noch nicht einmal eine Andeutung vorhanden, und doch wohlentwickelte Choanen (allerdings nur als ein unpaarer Ductus nasopharyngeus). Leider geht nirgends aus der Literatur hervor, ob die fossilen *Agnathi* Choanen gehabt haben oder nicht. ROMER äußert die Ansicht, daß der Kiemenkorb bei ihnen im Hinblick auf die Größe dieser Anlage mehr nutritorische als respiratorische Funktion hatte, somit vorwiegend als Nahrungsfilter, und erst in zweiter Linie als Atmungsorgan diente. In diesem Fall wären die Choanen unzweckmäßig gewesen, da sie ja Atmungs- und Nahrungsweg trennen. Die ganz im Schlamm eingewühlt lebenden, als *Ammocoetes* bezeichneten Larven der *Petromyzontia*, bestätigen diese Ansicht ROMERS. Die Trennung von Nahrungs- und Atmungsorgan ist entschieden auch die Bedeutung der Choanen bei den *Myxinoidea*. Auch die adulten *Petromyzontia* trennen die beiden Wege, aber erst im proximalen Abschnitt in einen dorsalen Oesophagus und

einen ventralen Ductus branchialis. Die Choanen der *Myxinoidea* sind somit nur eine Modernisierung, die, wenn ROMER die fossilen *Agnathi* richtig gedeutet hat, möglicherweise erst bei den rezenten Formen aufgetreten ist, also zu einer Zeit, als sich aus den *Agnathi* schon längst alle Bautypen der *Pisces* und zumindest die meisten der *Tetrapoden* entwickelt hatten. Die Trennung der beiden Wege auf andere Art bei den rezenten *Petromyzontia* (ebenfalls eine solche Modernisierung, die für die ectoparasitische Lebensweise der rezenten *Cyclostomen* zweckmäßig ist) und die doppelte Funktion des Kiemenkorbes als Nahrungsfilter und Atmungsorgan durch das Fehlen einer solchen räumlichen Trennung bei den Larvenformen *Ammocoetes* spricht dafür (biogenetisches Grundgesetz). Es ist aber auch möglich, die Choanen bzw. den Ductus nasopharyngaeus als accessorisches Einatmungsorgan auf dieselbe Weise zu erklären, wie WAHLERT es für das Spiraculum der *Placodermen* festsetzt. Die fossilen *Agnathi* mögen bei benthonischer Lebensweise mit den ventralen Kiemenöffnungen auf dem Boden gelegen und durch Auftreten eines Ductus nasopharyngaeus in die Lage gekommen sein, einzusatmen, ohne den Körper von der Unterlage zu lüften. In diesem Fall wäre das erste Auftreten von Choanen fast so alt wie die *Vertebraten*.

Bei den *Polypterini* findet sich wohl eine funktionierende Lunge neben der Kiemenatmung, aber keine Choanen. Die Fälle *Myxinoidea* und *Polypterini* zeigen also, daß Choanen und Lungenatmung, wenn auch nur accessorische, in keinem kausalen Zusammenhang stehen müssen.

Bei den fossilen *Rhipidistiern* waren ebenfalls Choanen vorhanden. Nachdem aber Weichteile nicht erhalten sind, läßt sich das Vorhandensein einer Lunge nicht direkt nachweisen. Es kann nur erschlossen werden\*. Nachdem sich aber aus dem Vorhergesagten ergibt, daß Choanen in keinem kausalen Zusammenhang mit Lungen stehen müssen, kann man letztere nicht als Beweismittel für das Vorhandensein funktionierender Lungen heranziehen. *Latimeria*, der rezente *Crossopterygier*, hat nach Literaturangaben keine Choanen und eine „große, zur Schwimmblase umgestaltete Lunge“. *Latimeria* lebt in tiefen Wasserschichten vor 70 bis 400 m, Lungenatmung kommt dort überhaupt nicht in Frage. Wenn also eine Lunge vorhanden war, kann sie nur noch zur Schwimmblase umgestaltet worden sein. Nachdem bei den primitivsten gebauten rezenten *Actinopterygiern* dieses aus einer Ausstülpung des Vorderarms hervorgegangene Organ seinem Bau und seiner Funktionsfähigkeit nach, bei *Polypterus* auch der Lage und Funktion nach, mehr als Lunge denn als Schwimmblase anzusprechen ist, bei rezenten *Dipnoern* auch im Verein mit Choanen noch Lunge geblieben ist, während es bei den hoch spezialisierten *Teleostern* eindeutig zur Schwimmblase geworden und seine Verbindung zum Vorderdarm obliteriert ist, und dies gerade bei der höher spezialisierten Formen, schließt ROMER ganz richtig, daß die ancestralen Verwandten dieser Formen dieses Organ als Lunge ausgebildet hatten und erst später mit der Wahl des Wassers als einziges Lebenselement zur Schwimmblase umgebildet haben. Daß er als Anlaß zur Entwicklung der Lunge die großen Trockenheitsperioden am Beginn des Devons mit Stagnation und Austrocknung verantwortlich macht, ist eben

---

\* Siehe Nachtrag!

falls a priori einzusehen. Die weitgehende Übereinstimmung der fossilen *Dipnoer* mit den rezenten erlaubt es daher auch für die fossilen *Dipnoer*, Lungen als zumindest accessorisches Atmungsorgan anzunehmen. Die Choanen als Trennung von respiratorischem und nutritorischem Weg haben sich dabei für diese Formen ebenso zweckmäßig erwiesen wie die Trennung dieser beiden Wege bei den rezenten *Cyclostomen* auf die beiden obenerwähnten Arten, besonders zweckmäßig aber für die Lungenatmung, weshalb die Choanen bei allen *Tetrapoden* auch ausnahmslos beibehalten wurden. Aus dieser Betrachtung heraus, nämlich dem Besitz von Lungen bei primitiven Formen von *Pisces* im engeren Sinn und Choanen als Modernisierung dazu, kann man den fossilen *Rhipidistiern* im Analogieschluß Lungen zubilligen und Choanen, die dort tatsächlich vorhanden sind, damit in Zusammenhang bringen.

Daß die in tiefen Wasserschichten lebende *Latimeria* ihre Lunge zur Schwimmblase transformiert hat, ist daher leicht verständlich. Warum aber wurde die Trennung der Nahrungs- und Atemwege abgebaut? Zumal ja *Latimeria* räuberisch lebt. Von kiemenatmenden Formen haben nur rezente *Cyclostomen* die Trennung von Nahrungs- und Atemweg durchgeführt, Formen mit parasitischer Lebensweise. Bewegungsenergie wird hier wenig verbraucht, und das Atemwasser, das durch die Choanen, besser gesagt: Ductus nasopharyngaeus oder den Ductus branchialis zu den Kiemen gelangt, liefert hierfür Sauerstoff genug. Für pelagische Formen, insbesondere, wenn diese auch noch räuberisch sind, dürfte aber der immerhin schmale Wasserstrom, der durch die Choanen hereinfließt, nicht genug Sauerstoff zur Erzeugung der großen Menge Bewegungsenergie liefern, die hier benötigt wird. Der große Wasserstrom, der durch die weite Mundöffnung hereinfließt, ist aber dazu wohl imstande. Sind doch im Vergleich dazu auch landbewohnende *Tetrapoden*, vor allem *Mamalia* und selbst der *Homo sapiens*, bei Verbrauch großer Energiemengen genötigt, durch die Mundöffnung zu atmen, weil der Luftstrom durch die Choanen nicht mehr ausreicht. Aus diesem Grund mögen sich auch nirgends bei allen *Actinopterygiern* und *Chondrichthyes* Choanen finden.

Eine Analogie dazu liefert auch die Tatsache, daß bei den rezenten *Elasmobranchiern* das Spiraculum bei den benthonischen *Batoidei* und *Scyllorhiniden* gut erhalten fortbesteht (als accessorisches Einatmungsorgan), während gerade die am meisten an das pelagische Leben angepaßten *Carchariniden* und *Isuriden* es bis zum völligen Verschwinden reduziert haben.

Interessant ist, daß die *Scyllorhiniden* (früher *Scylliden*) aber doch eine durch eine Hautfalte gebildete Rinne besitzen, die mehr oder weniger den Mundrand erreicht und an die primitive Choanenbildung der *Ichthyostegalia* erinnert\*. In einer früheren Arbeit habe ich schon darauf hingewiesen, daß nur das Fehlen von Labialknorpelderivaten hier die Bildung von vollständigen Choanen, wie sie bei fossilen *Dipnoern* vorkommen, verhindert. Sind nun diese orimentaeren Choanen bei *Selachiern* ein Beginn der Trennung von Nahrungs- und Atemweg? Wohl kaum, es sei denn eine fakultative Trennung, um eine Atmung zu ermöglichen,

---

\* Siehe Nachtrag!

wenn die Mundöffnung durch einen großen Brocken als Atemweg einige Zeit verlegt ist, analog dem weit oral verlagerten Larynx der *Ophidia*. Wahrscheinlich aber handelt es sich hier um eine Mutation, die, da indifferent, eine Reihe von Generationen mitgeschleppt wird, um dann wieder zu verschwinden.

Viele rezente, mehr oder weniger hochspezialisierte *Teleosteer* machen längere Landwanderungen und müssen dabei zur Luftatmung greifen. Keine aber von diesen Formen benützt mehr dazu die Schwimmblase (Lunge) oder bildet Choanen aus. Diese fakultative Luftatmung wird durchwegs auf andere Weise besorgt. Entweder durch enge Kiemenöffnungen, die das Luftatmen mittels Kiemen eine Zeit lang erlauben ohne die Gefahr eines Austrocknens derselben (*Anguilla*, *Callichthyidae*, *Periophthalmus*), oder durch ein zusätzliches Organ wie das Labyrinth z. B. bei *Anabas*. Choanen böten dabei keinen Vorteil.

Aus dieser Betrachtung ergibt sich also, daß Choanen eine Trennung von Nahrungs- und Atemweg bedeuten, die nicht in kausalem Zusammenhang mit Lungenatmung stehen und auftreten muß, aber sich bei Lungenatmung außerordentlich zweckmäßig erweist und, wo mit derselben zusammen vorhanden, beibehalten wird. Soviel ist aber jedenfalls sicher, daß Choanen im Laufe der *Vertebratenentwicklung* unabhängig voneinander und von anderen Organisationen des Körpers bei verschiedenen Klassen, also wiederholt, entstanden sind.

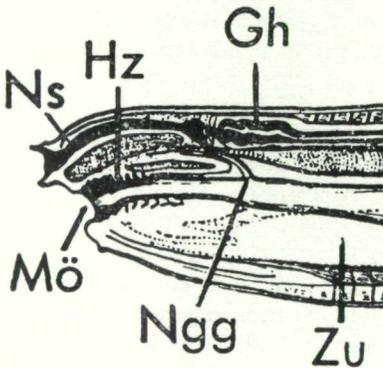


Abb. 1: *Polistotrema stoutii*, ductus nasopharyngaeus. (Aus ROMER, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.)

Man kann dabei vier Arten von Choanenbildung ihrer topographischen Lage nach unterscheiden:

1. Der unpaare Ductus nasopharyngaeus bei den *Myxinoidea* (Abb. 1). In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß experimentell mit Hilfe von mechanisch-chemischen Einflüssen durch Schwächung der praechordalen Organisationssubstanz *Amphibienlarven* monorhin erzogen wurden (DEVILLIERS). Das könnte dahin ausgelegt werden, daß die ganzen *Monorhinen* ein Seitenzweig der Entwicklung mit degeneriertem praechordalen Abschnitt wäre, der aus dirhinen Ascendenten ohne Hartgebilde hervorgegangen ist, soweit man die Monorhinie nicht als Urzustand auffassen will, in welchem ein praechordaler Abschnitt noch vor seiner Entwicklung stand. Die Dirhinie der ganzen anderen *Vertebraten*

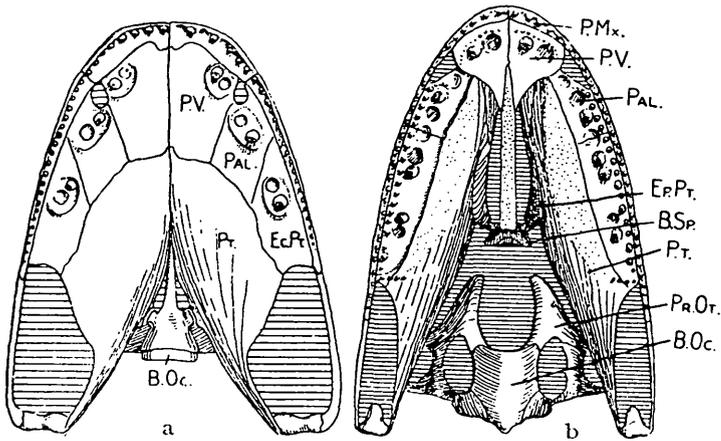


Abb. 2: Vergleich der Schädel des Embolomeren *Baphetes* und des Crossopterygiers *Eustenopteron*, Lage der Choanen. (Aus KUHN, Phylogenie der Wirbeltiere auf palaeontologischer Grundlage.)

von den *Aphetohyoidea* an, die Nichthomologisierbarkeit der Hartgebilde der fossilen *Agnathi* würde für die Degenerationshypothese der *Monorhinen* sprechen. Die Monorhinie der Larvenformen allerdings dagegen, wenn man nicht das Überspringen ursprünglicher Merkmale in der Ontogenie wie z. B. das Fehlen von Zahnanlagen bei Vogelembryonen als Ursache annehmen will. Auch die experimentelle Züchtung von tetrapteren *Drosophila*-Exemplaren würde für die Ursprünglichkeit der Monorhinie sprechen, da die Entwicklung der *Dipteren* von tetrapteren Insekten ausgegangen ist.

2. Die Choanen, die aboral der Labialknorpelderivate (Intermaxillare und Maxillare) und oral des Palatoquadratbogens (Palatinum und Pterygoide) das Munddach durchbrechen. Das sind die Choanen der fossilen *Dipnoer* (Abb. 3), *Rhipidistier*, *Amphibien* (Abb. 2), streptostylen *Reptilien*, wo die Choanen in den offenen Raum medial der sagittalen Palatina als aboral verlängerte Rinnen münden, der monymostylen *Reptilien*, *Aves* und *Mamalia*, bei denen sich die Palatina ventral median der Choanenfurche zusammenschließen und diese aboral abdrängen. Auch die Nasolabialfurchen und Falten der *Scyllorhiniden* gehören topographisch diesem Typ an (Abb. 6).

3. Die Choanen der rezenten *Dipnoer* vom Typ *Protopterus* (Abb. 4) dagegen münden, wie ich in einer früheren Arbeit behandelt habe, aboral des median geschlossenen Palatoquadratbogens aus. Da dieser aber schon bei den fossilen *Dipnoern* median geschlossen war und die Choanen dort noch oral davon ausmündeten, müssen sie bei *Protopterus* als topographische Neubildung betrachtet werden.

4. Die Choanen der *Ichthyostegalia* (Abb. 5), die rinnenförmig mit nur lappenförmiger Überdeckung in die Ventralfläche der Intermaxillaria, also eines Labialknorpelderivates, eingelassen sind. Auch sie können topographisch nicht homolog dem konventionellen Choanentyp der *Vertebra-*

ten sein, da dieser aboral der Labialknorpelderivate das Mundhöhlendach durchbricht. Dies läßt den Schluß zu, daß die *Ichthyostegalia* nicht von dem bekannten *Rhipidistiertyp* abzuleiten sind\*.

Autostylie bietet den Vorteil einer gewissen Festigkeit in der Verbindung des Neurocraniums mit dem Viscerocranium, insbesondere mit dem Kieferbogen, was beim Zerkleinern großer Nahrungsbrocken, insbesondere Durophagie, von großer Bedeutung ist. Viele Beispiele zeigen aber, daß dieses Ziel auch bei Hyostylie ebensogut erreicht werden kann. *Myliobatis* unter den *Chondrichthyes* ist hyostyl, sein Kieferbogen sogar knorpelig, die Zähne zu Kauplatten vereinigt und doch stellt er an Festigkeit und Leistungsfähigkeit die autostylen *Holocephalen* weit in den Schatten. Der

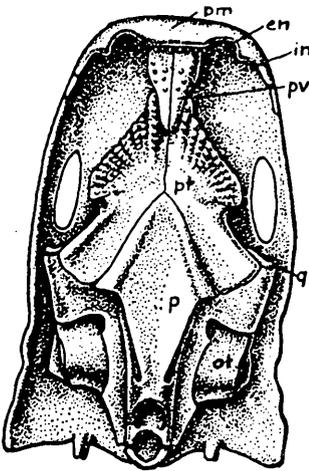


Abb. 3: *Dipterus*, Lage der Choanen. (Aus KUHN, Phylogenie der Wirbeltiere auf palaeontologischer Grundlage.)

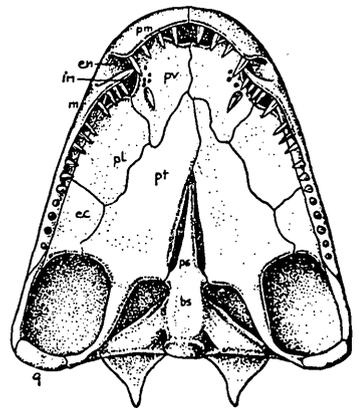


Abb. 5: *Ichthyostega*, Lage der Choanen. (Aus KUHN, Phylogenie der Wirbeltiere auf palaeontologischer Grundlage.)

*Teleosteer Chrysophris aurata* (jetzt *Sparus aurata*) Abb. 11, ein ebenfalls hyostyler Durophage, besitzt jedoch einen Schädel von hoher Festigkeit. Das Hyomandibulare sitzt in breiter Front der otischen Region an, das Palatinum ebenfalls in breiter Front der Ethmoidalregion. Die Verbindung Hyomandibulare-Quadratum-Pterygoid-Palatinum ist sehr solide und fest, hält allerdings Kochen nicht stand. Die Intermaxillaria sind außerordentlich kompakt und bilden mit den ebenfalls ziemlich soliden Maxillaria ein Hebelwerk, das am Ethmoid inseriert. Trotz dieser Beweglichkeit mag der Schädel in seiner Festigkeit etwa einem *Lacertiden*-schädel (ich meine hier die Familie *Lacertidae*) gleichkommen. Als Illustration sei bemerkt, daß *Lacerta ocellata* mit einem Biß einen *Muriden*-schädel (*Mamalia*) zermalmen kann. Auch bei *Anarhichas* (Abb. 12), dessen Gebiß noch kräftiger ist als das der eben geschilderten Art, ist das Hyomandibulare in breiter Front der otischen Region angegliedert. Die Verbindung Ethmoidalregion-Palatinum ist jedoch weit schwächer. Die

\* Siehe Nachtrag!

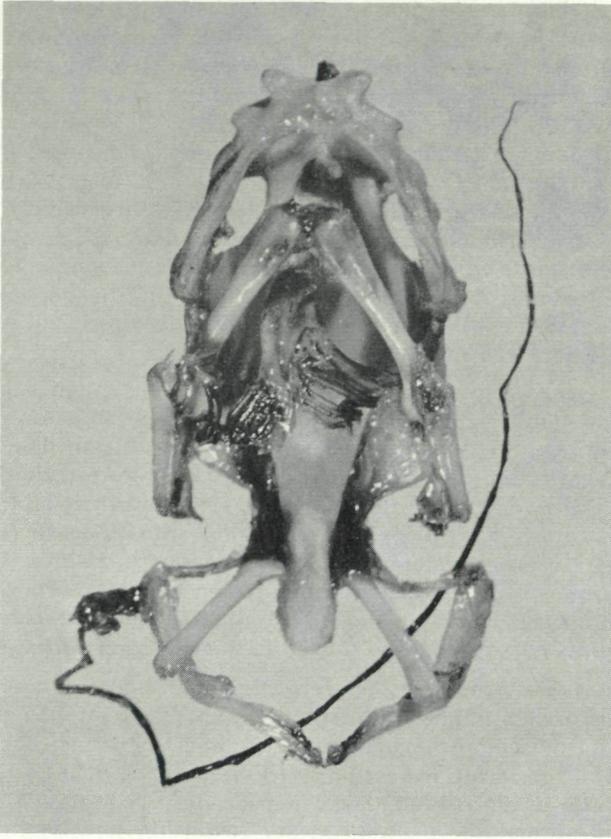


Abb. 4: *Protopterus aethiopicus*, Lage der Choanen;  
aus Sammlung Dr. KINCEL.

Labialknorpelderivate sind schwach, spangenförmig. Die riesigen Kegelhörner sitzen nur an der Symphyse der Intermaxillaria. Auch dieser Schädel ist hyostyl.

Bei den primitivsten rezenten *Actinopterygiern*, den *Polypterini* und *Lepidosteidei* sind die Palatina neben ihrer Aufhängung mittelbar am Hyomandibulare auch mit der Ethmoidalregion in ziemlich fester Verbindung; auch diese Schädel sind hyostyl. Bei *Polypterus* ist das Palatinum sogar der ganzen Länge nach in engem Kontakt mit dem Vomer und dem oralen Teil des Parasphenoids. Außerdem sind die Knochen des Kieferbogens und der Labialknorpelderivate (Intermaxillare und Maxillare) fest mit den Allostosen der äußeren Zirkumferenz des ganzen Craniums verbunden, so daß dieses, wenn auch nicht autostyl, eine feste Kapsel bildet, die ebenfalls an Festigkeit einem autostylen *Lacertidenschädel* in nichts nachsteht. Diese durch die Allostosen der äußeren Circumferenz des Craniums mit den Derivaten der Labialknorpel und des Palatoquadratbogens feste Verbindung von Neuro- und Viscerocranium zu einer festen Einheit entspricht somit in ihrer Funktion ganz und gar dem autostylen Schädel von *Reptilien*charakter, ist daher diesem analog, je-

doch dadurch, daß das Quadratum noch immer mit einem Symplecticum am Hyoidbogen hängt, und mit der otischen Region (Squamosum, Supratemporale) keine direkte Verbindung aufweist, dem hyostylen Schädel homolog. Ich würde es für vorteilhaft erachten, diesem Schädeltyp der *Polypterini* (Abb. 17) und *Lepidosteidei*, zu dem vielleicht auch noch die fossilen *Cheirolepiden* (Abb. 18, 19) zuzurechnen sind, einen eigenen Namen zu geben, nämlich: Osteostyles Cranium, da die feste Verbindung des Kieferapparates in seinem oralen Teil mit dem Neurocranium nur durch Knochen erfolgt. Nicht hieher gehören die Schädel der *Ostraciontidae*, da hier der Kieferbogen unterhalb des dermalen Knochenpanzers für sich frei beweglich, somit hyostyl ist. Dasselbe gilt für die gepanzerten Formen der *Siluroidea* (Abb. 20) und wahrscheinlich auch für die fossilen *Antiarchi* und *Arthrodira*\*.

Diese Beispiele zeigen, daß Festigkeit durchaus nicht an Autostylie gebunden und daher nicht Ursache der Autostylie sein kann. Auch ist ein Zusammenhang zwischen Choanen und Autostylie in dem Sinne, daß die stete Wegsamkeit des Choanenganges durch Autostylie und damit verbundene Unbeweglichkeit der Gaumenpartie gewährleistet wird, nicht gegeben. Die außerordentliche Beweglichkeit des Viscerocraniums der *Ophidia* stört die Wegsamkeit des Choanenganges in keiner Weise, wenn auch dieser beim Schlingakt nicht zum Atmen benützt wird. Die Ursache der Autostylie mag woanders liegen, nämlich in der Differenzierung des Viscerocraniums vom oralen und dessen Reduction vom aboralen Ende her.

Das Viscerocranium ist nach der allgemein herrschenden Meinung, und es spricht nichts dagegen, entstanden aus Versteifungen der Körperwandbrücken zwischen den Kiemenöffnungen und als Festigung des Mundrandes durch locale Induction des Ectomesenchyms. Da die dorsalen Skelettelemente in die Bildung des Neurocraniums eingingen, blieben die des Viscerocraniums dorsal offen. Da der respiratorische Teil des Vorderdarmes einer gewissen Beweglichkeit bedarf, entstanden in jedem Bogen bewegliche Stellen zwischen den Skelettelementen. Mutationen, bei denen dies nicht der Fall war, konnten sich wegen dieser Unzweckmäßigkeit nicht weiterentwickeln. Auch jene Formen, bei denen infolge Panzerung die äußere Körperwand unbeweglich wurde, bedurften wenigstens im Innern einer gewissen Beweglichkeit (rezent: *Ostraciontidae*, gepanzerte *Siluroidea*). Versulzungen, Versteifungen, Verkalkungen, Skelettbildungen finden in der Regel besonders an bewegungslosen oder bewegungsarmen Stellen statt (so die Folgen der Stilllegung von Gelenken durch Gipsverband). Bei einer durch Generationen stattfindenden Entwicklung spielen dabei allerdings Mutation, Vererbung, Selektion, Morphogenesis, und wie alle die einschlägigen Faktoren heißen, mit. Die Induction der Knochenbildung durch das Ectomesenchym scheint dabei weit über das larvale Leben hinaus anzudauern. Daraus ergeben sich zwei Möglichkeiten: a) Behinderung der Beweglichkeit durch fortschreitende Skelettbildung und dadurch bedingte Selektion, also Ausmerzungen bei Unzweckmäßigkeit, oder b) Behinderung und Abstoppen der Induction der Skelettbildung an bestimmten Stellen, wo dauernde und häufige Bewegung stattfindet, noch bevor das Endstadium der induzierten Skelettbildung erreicht ist.

---

\* Siehe Nachtrag!

Die größte Beweglichkeit haben die Branchialbogen in der Frontalebene, die geringste Bewegung findet in der ventralen Mediane statt. Dort konnten sich also, ohne die Zweckmäßigkeit zu stören, Skelettelemente entwickeln, die die hintereinandergelegenen Branchialbogen longitudinal miteinander verbinden. Der Kieferbogen (oder die Kieferbogen, wenn man die Labialknorpel als Reste mehrerer früherer Kieferbogen ansieht) braucht aber zur Nahrungsaufnahme die größte Beweglichkeit in der Medianebene, seine ruhigsten Stellen in bezug auf Ortsveränderung sind die Kiefergelenke. Dabei mag es bei Formen der einen

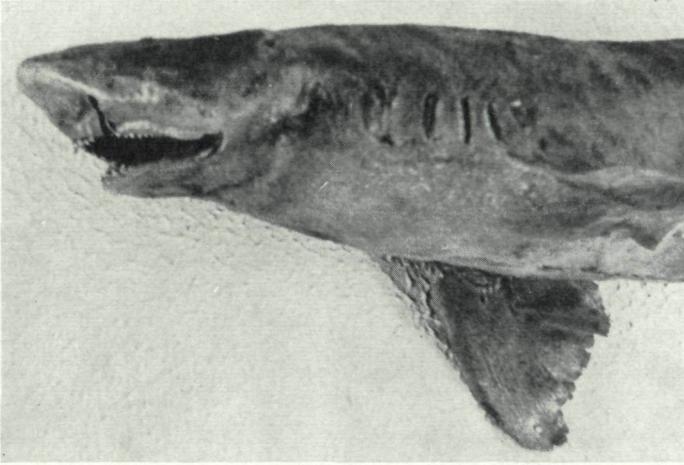


Abb. 6: *Scyllorhinus canicula*, Nasolabialfalte. Stopfpräparat aus dem Landesmuseum Joanneum.

Richtung zu einer zunächst bindegewebigen, später vielleicht festeren Verbindung des Palatoquadratum mit dem Neurocranium gekommen sein, also zu einer primären Autostylie. ROMER nimmt eine solche für die primitiven *Acanthodi* an und begründet sie mit der Autostylie bei *Acanthodes* aus dem Perm. Eine solche Befestigung des Kieferbogens konnte nur erfolgen, weil ein Hyoidbogen als solcher noch nicht spezialisiert war. Durch die Autostylie, egal in welcher Form, wurde der Kieferbogen in seinem dorsalen Teil, dem Palatoquadrat, stillgelegt, und die Beweglichkeit blieb nur noch dem Mandibulare allein überlassen. Solche Formen waren prädestiniert für das benthonische Leben, insofern dort die Nahrung von unten aufgenommen wird. Bei den Formen der anderen Richtung blieb der ganze Kieferbogen frei beweglich. Seine Bewegung folgte in der Medianebene, während die der Branchialbogen in der Frontalebene erfolgte, also in rechtem Winkel dazu. Dadurch entstand dazwischen eine stillgelegte Zone, in der die Kiemen mangels geeigneten Wirkens funktionslos und rückgebildet wurden, dafür aber sich Skelettelemente entwickeln konnten, ohne zu stören. In dieser Zone befand sich der 2. Visceralbogen, der hiebei zum Hyoidbogen auswuchs und in feste Verbindung mit dem Neurocranium trat. Seine ventral-mediane Verbindung mit den Branchialbogen hatte schon bestanden.

Der in beiden Teilen freie Kieferbogen wurde nun in seinem ruhigsten Teil, den Kiefergelenken, durch Auftreten von Skelettelementen (Symplecticum) mit dem Hyoidbogen verbunden, so daß dieser zum Träger des ganzen Visceralskelettes wurde. So entstand die Hyostylie. Sie befestigte einerseits den Kieferbogen, beließ ihm aber andererseits die volle Beweglichkeit beider Teile. Diese Formen waren für das pelagische Leben prädestiniert, wo die Nahrung von allen Seiten zu erwarten ist bzw. die benthonischen Räuber, die ebenfalls die Nahrung von allen Seiten aufnehmen. So erscheint es daher erklärlich, daß die große Masse der *Pisces*, deren adaequate Lebensweise die pelagische ist, hyostyl ist. Nun trat bei manchen Formen wieder das Palatoquadratum darüber hinaus mit dem Neurocranium in direkte Verbindung; so entstand die Amphistylie. Später wurde diese Verbindung durch Auflösung des Symplecticum bei manchen Formen zu einer secundären Autostylie. Bei manchen hyostylen Formen blieb trotz der Stilllegung des Palatoquadratum die Beweglichkeit beider Teile des Kieferbogens dadurch gewahrt, daß die Labialknorpelderivate: Intermaxillare und Maxillare teleskopartig vorschiebbar wurden (*Percomorphi*, *Zeomorphi*, Abb. 13). Oder, wie bei den *Crossopterygiern*, wo eine ursprüngliche Hyostylie durch Übergang in Osteostylie zur Stilllegung der dorsalen Kieferpartie führte, später aber durch ein transversales Intercranialgelenk und dazugehörigen Muskel-

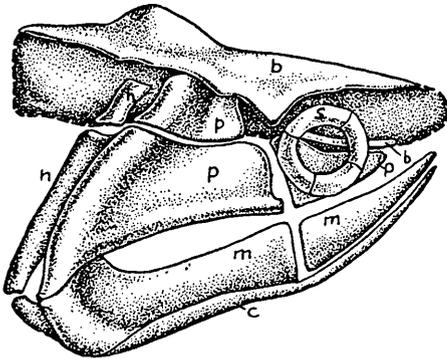


Abb. 7: *Acanthodes*, Schädel. (Aus KUHN, Phylogenie der Wirbeltiere auf palaeontologischer Grundlage.)

apparat wieder die ursprüngliche Beweglichkeit beider Kiefer herstellte (Abb. 14). Entschieden eine höhere Spezialisierung für diese benthonischen Räuber, die nicht zu Unrecht gegen eine Ableitung der primitiven *Amphibien* von dieser Klasse ins Treffen geführt wird\*. Betrachtet man Mutation (im weitesten Sinne, einschließlich aller dabei mitspielenden Faktoren) und Selektion als die wichtigsten Voraussetzungen der Entwicklung, so bewirkt die Selektion bei den vielen Möglichkeiten der aquatilen Lebensweise eine Vielfalt von Spezialisierungen nebeneinander eher als ein strenges Entweder — Oder. Wie steht es nun aber mit der Entwicklung der tatsächlich vorhandenen rezenten und fossilen Formen?

*Acanthodes*, ein *Aphetohyoideer*, bei dem der Hyoidbogen noch nicht spezialisiert war, zeigt tatsächlich in den Abbildungen von KUHN und

\* Siehe Nachtrag!

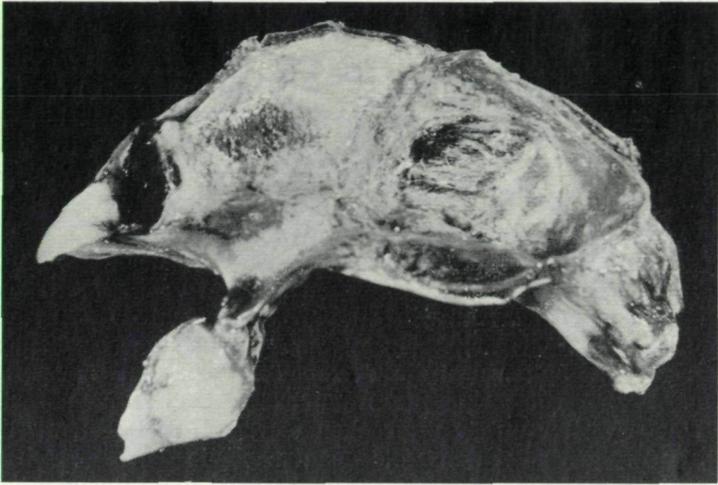


Abb. 8: *Chimaera affinis*, Schädel; aus Sammlung Dr. KINCEL.

ROMER eine Abzweigung des Palatoquadratum, die sich an die otische Region des Neurocraniums anschließt, also Autostylie, wenn auch in sehr primitiver und lockerer Form (Abb. 7). Dabei tritt aber *Acanthodes* mit dieser primitiven Form der Autostylie erst im Perm, die ebenfalls autostylen *Holocephalen* mit ihren primitivsten Formen (*Chondrenchelys*) schon im Karbon auf. Bei diesen Formen war aber die Autostylie schon bedeutend weiter fortgeschritten als bei *Acanthodes*.

Die primitivsten *Chondrichthyes* vom Typ *Cladodus* waren amphistyl, diese Amphistylie blieb auch bis zu den triassischen *Hybodontiden* erhalten, während die modernen *Selachier* alle hyostyl sind. Sollte den *Cladodontiern* etwa eine primär autostyle Stammform ähnlich dem viel später auftretenden *Acanthodes* vorausgegangen sein, dann wäre bei den *Chondrichthyes* die Kieferbildung den umgekehrten Weg gegangen, nämlich von primärer Autostylie über Amphistylie zur Hyostylie, wobei sich der Hyoidbogen erst später, d. h. erst bei der autostylen Stammform, spezialisiert hatte. Die *Holocephalen*, die mit ihren ältesten Angehörigen, den *Bradyodontiern*, schon ab dem Karbon autostyl waren, könnten sich aus amphistylen Formen, und solche waren in den *Hybodontiden* bis ins Trias vertreten, wieder zu rein autostylen Formen rückentwickelt haben, wobei die Autostylie eine weitaus vollkommenere Form als bei *Acanthodes* (Abb. 8) darstellt.

In chronologischer Reihenfolge tritt Autostylie zuerst bei *Dipnoern* auf (Devon), dann bei den ersten *Tetrapoden* (späteres Devon), dann bei den *Holocephalen*, wenn man die *Bradyodonten* mit einschließt (Karbon), in allen diesen Fällen bereits mit vollständiger Verschmelzung von Palatoquadrat und Neurocranium und bei *Acanthodes* erst im Perm und in seiner primitivsten Form.

In phylogenetischer Reihenfolge, also nur in bezug auf die Entwicklungshöhe ungeachtet des chronologischen Auftretens, findet sich Autostylie zuerst bei den *Aphetohyoideern* (*Acanthodes*), dann bei den *Holocephalen*, dann bei den *Dipnoern* und zuletzt bei den *Tetrapoden*. Nun

waren die *Aphetohyoidea* in ihren primitivsten Formen tatsächlich als erste der hier aufgezählten Klassen auf der Erde erschienen, aber diese Formen zeigen in dieser Hinsicht nichts. Entweder, sie sind so gepanzert, daß nichts festzustellen ist (*Antiarchi*, *Arthrodira*)\*, oder es fehlen gerade an der kritischen Stelle fossilisierte Hartgebilde, wie z. B. bei *Climatias* aus dem Devon, aus der Ordnung *Acanthodi*, aus der auch der oben erwähnte *Acanthodes* aus dem Perm stammt. Zudem zeigen die Funde von Resten der umstrittenen *Conodontophoridae* im ganzen Palaeozoikum, daß auch in dieser ganzen Epoche noch Formen mit höchstens knorpeligem, jedenfalls nicht fossilisierbarem Skelett vorhanden waren, so daß auch die Möglichkeit besteht, daß alle autostylen Formen sich aus diesen weichen Formen separat entwickelt haben. Das würde dann allerdings bedeuten, daß die *Holocephalen* keine gemeinsame Wurzel mit den *Elasmobranchiern* haben und die *Tetrapoden* nicht von *Crossopterygiern* stammen. Will man das aber nicht annehmen (über die Wahrscheinlichkeit soll noch weiter unten gesprochen werden), so bleibt nur die Möglichkeit, daß man es bei den *Holocephalen* sowie den Permschen *Acanthodes* mit einer Modernisierung zu tun hat, die der Choanenbildung bei den *Myxinoideern* analog (jedoch nicht in bezug auf die Funktion) und, wie oben bemerkt, bei *Holocephalen* über Amphistylie zu einer Zeit erfolgt ist, wo die ersten *Tetrapoden* schon auf der Erde erschienen waren. Sie hat daher mit der *Tetrapodenentwicklung* als solcher nichts zu tun. Nachdem Autostylie also schon vorher bei *Dipnoern* und *Tetrapoden* unabhängig voneinander aufgetreten ist, haben wir auch hier den Nachweis, daß Autostylie in verschiedenen Klassen, also wiederholt als Konvergenz entstanden ist. Wenn die *Tetrapoden* (und Schädel sowie Extremitätenskelett sprechen dafür) aus hyostylen *Crossopterygiern* hervorgegangen sind, so ist Autostylie unabhängig voneinander bei vier verschiedenen Klassen zu vier verschiedenen Zeiten, durch Funde belegt, aufgetreten: Bei *Dipnoern* im frühen Devon, bei *Tetrapoden* (*Ichthyostegalia*) im späten Devon, bei *Holocephalen* im Karbon und bei *Acanthodes* im Perm.

Es ergeben sich also nach dem bisher Gesagten folgende Entwicklungsmöglichkeiten:

Fall A: Sämtliche autostylen Formen entstanden durch primäre Autostylie aus primitiven *Aphetohyoideern*. Eine sekundäre Autostylie, die sich aus Hyostylie oder Amphistylie entwickelt hat, gibt es nicht.

Dann hätten sich alle autostylen *Vertebraten*, als da sind: *Dipnoer Tetrapoden*, *Holocephalen* und *Acanthodes* separat aus *Aphetohyoideern* entwickelt, wahrscheinlich, da irgendwelche Übergangsformen fehlen aus solchen mit nicht fossilisierbarem Skelett. Dazu möchte ich meine früher geäußerte Bemerkung, daß das Fehlen von fossilen Übergangsformen nicht bedeuten muß, daß es solche überhaupt nicht gibt, wiederholen. Das Vorhandensein fossiler Reste der *Conodontophoridae* im ganzen Palaeozoikum läßt diese Annahme nicht ausgeschlossen erscheinen. Sind doch diese Fossilien verschiedenen Tiergruppen, wie *Anneliden*, *Agnathen*, *Aphetohyoideern* und *Pisces*, zugeordnet worden, in keiner Fall aber mit absoluter Sicherheit bisher zu bestimmen gewesen, und lassen daher viele Möglichkeiten offen. Als erste chronologisch wärer

---

\* Siehe Nachtrag!

die *Dipnoer* aus knorpeligem, primitivem *Aphetohyoideern* hervorgegangen, als zweite die *Tetrapoden* (*Ichthyostegalia*), im Karbon dann die *Holocephalen* und als jüngste *Acanthodes*.

Was die *Dipnoer* betrifft, stehen sie zwar im System so isoliert da, daß diese Entstehung als wahrscheinlich angenommen werden könnte, wenn nicht ein *Processus symplecticus* im primordialen Hyoidbogen (PARKER) für eine vorausgegangene Hyostylie oder Amphistylie sprechen

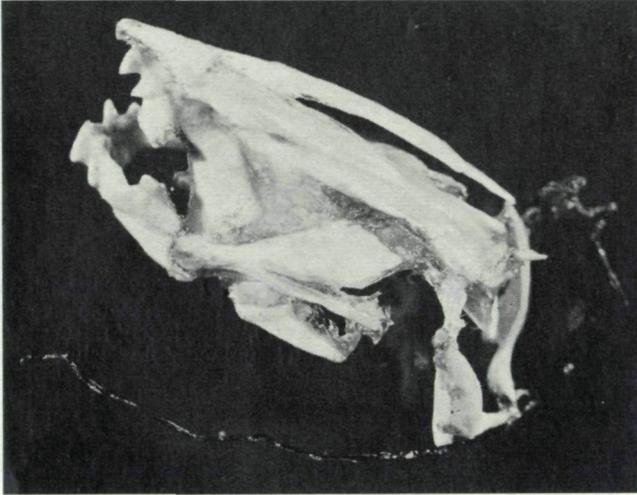


Abb. 9: *Protopterus aethiopicus*, Schädel; aus Sammlung Dr. KINCEL.

würde. Wie bei den *Holocephalen*, deren hochentwickelte Autostylie aller Wahrscheinlichkeit aus Amphistylie hervorgegangen ist, kann auch die ebenso hoch spezialisierte Autostylie der *Dipnoer*, die überdies noch Ossifikationen aufweist, ihren Ausgangspunkt von amphistylen, knorpeligen Ascendenten genommen haben. Mögen die Stammformen dieser amphistylen Ascendenten auch primär autostyl gewesen sein, die vorliegenden *Dipnoer* und *Holocephalen* sind dann jedenfalls sekundär autostyl. Beachtenswert ist auch, daß der biserialer *Archipterygium*typ der paarigen Extremität der *Dipnoer* auch bei so manchen *Chondrichthyes* auftritt, so bei *Chondrenchelys*, *Pleuracanthus* und *Hybodus* (Abb. 26). Die Tendenz beider Klassen, weitgehende Autostylie und Paarflossen vom biserialen *Archipterygium*typ zu bilden, könnte als Hinweis auf zumindest nahe verwandte Wurzeln im Bereich des *Aphetohyoideerstammes* gedeutet werden, die möglicherweise von primärer Autostylie ihren Anfang genommen und dann aber über Amphistylie sich weiter entwickelt haben.

Die *Tetrapoden* wären dann nicht aus hyostylen *Crossopterygiern* hervorgegangen, sondern aus knorpelig primitiven *Aphetohyoideern*. Jenen Zoologen, die diese Differenz in der Organisation dieser beiden Klassen als Hindernis für eine Ableitung betrachten, würde diese Ansicht wohl zurecht kommen. Dagegen spricht aber zumindest die Tatsache, daß der Schädel der primitivsten *Tetrapoden*, der *Ichthyostegalia*, schon eine

so weitgehende Verknöcherung und eine so weit fortgeschrittene Autostylie besitzt, daß es sehr unwahrscheinlich ist, daß dieser hohe Stand der Entwicklung sich plötzlich ohne Zwischenform aus primitiv-knorpeligen *Aphetochoideern* entwickelt haben soll. Ein rudimentäres Praeoperculum bei *Ichthyostega* weist ebenfalls auf Ascendenten mit knöchernem Cranium aus der Reihe der *Pisces* hin (Abb. 10). Nicht zuletzt die auffallende Übereinstimmung und Homologisierbarkeit der Schädel-

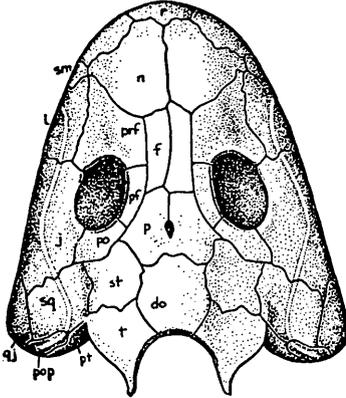


Abb. 10: *Ichthyostega*, Schädel, po - Rudiment des Praeoperculum. (Aus KUNN, Phylogenie der Wirbeltiere auf palaeontologischer Grundlage.)

knochen und des Extremitätenskelettes zwischen primitiven *Tetrapoden* und *Crossopterygiern* spricht dagegen. Eine Annahme betreffs getrennter Entstehung der *Ostracodermen*, der *Aphetoideer*-Unterklasse der *Placodermen* sowie der devonischen, primitiven *Pisces* aus primitiven, knorpeligen Formen kann getroffen werden mit der Begründung, daß deren Skelettelemente nicht homologisierbar sind. Also muß umgekehrt der Besitz von homologisierbaren Skelettelementen bei verschiedenen Formen als Begründung für deren gemeinsame Entstehung gelten können. Abgesehen davon, wurde schon von HUXLEY nachgewiesen, daß die *Batrachier* in ihrem frühen Stadium hyostyl sind und erst später, im Laufe der ontogenetischen Entwicklung, autostyl werden (biogenetisches Grundgesetz).

Nimmt man die *Holocephalen* ebenfalls primär autostyl aus primitiven, knorpeligen *Aphetochoideern* direkt entstanden an, dann müßte man aber ihre Verwandtschaft mit den übrigen, vorwiegend hyostylen und sonst amphistylen *Chondrichthyes* kündigen, die sich dann separat entwickelt hätten. Nun sind aber die *Holocephalen* mit ihren als *Bradyodonten* bezeichneten Primitivformen im Ganzen sowie inklusive Skelett so eng mit den *Elasmobranchiern* und primitiven *Chondrichthyes* verbunden, daß eine Trennung mehr verwandtschaftliche Merkmale zerreißen würde, als die Autostylie die *Holocephalen* von ihren Verwandten trennt. Die autostylen *Holocephalen* inklusive *Bradyodonten* sind seit dem Karbon bekannt, die hyostylen *Plagiostomi* (*Selachoidei* und *Batoidei*) erst seit dem Trias. Jedoch die ältesten Glieder der *Chondrichthyes*; die *Pleuropterygia* (*Cladodontia*) aus dem Devon, waren, wie schon bemerkt, amphistyl. Wenn man also von den gemeinsamen Merkmalen der Ver-

wandtschaft der *Chondrichthyes* ausgeht, so haben sich die *Holocephalen* aus amphistylen *Chondrichthyes* entwickelt, und ihre Autostylie ist sekundär und als Modernisierung aufzufassen, als solche auch die Reduktion der Branchialbogen auf vier sowie die Bildung eines knorpeligen Operculums. So muß also die Hypothese Fall A als unwahrscheinlich und zu extrem aufgegeben werden.

Fall B: Hyostylie ist primär. Alle autostylen Formen sind sekundär aus hyostylen hervorgegangen.

Nachdem der *Aphetohyoideer Acanthodes* eine primäre Autostylie aufweist, bevor noch der Hyoidbogen als solcher spezialisiert war, liegt hier zweifellos ein Fall von primärer Autostylie vor, auch kann die Amphistylie der *Cladodontier*, wie bemerkt, aus primärer Autostylie hervorgegangen sein. Auch die Annahme ROMERS, daß die primitiven *Acanthodi (Climatius)* autostyl waren, kann bisher, wenn schon nicht bewiesen, so auch nicht widerlegt werden. Somit ist auch die Hypothese Fall B als unwahrscheinlich und zu extrem aufzugeben. Die Natur hat bis jetzt noch immer gezeigt, daß sie in der Entwicklung verschiedene Wege geht, weshalb Hypothesen, die sich zu extrem auf eine Richtung festlegen, von vornherein wenig Aussicht auf Bestätigung haben. So bleibt als einzig wahrscheinlicher nur der

Fall C: Autostylie und Hyostylie sind unabhängig voneinander entstanden; eine Entwicklung vom einen Typ zum anderen ist möglich und kann im Laufe der Entwicklung erfolgt sein.

Diese Hypothese entspricht am ehesten der Wirklichkeit, allein durch ihren weiten Umfang, der viele Möglichkeiten offen läßt. Die Frage ist nur: Wer ist wie entstanden?

Ich habe schon weiter oben aufgezeigt, daß die Autostylie der *Dipnoer* die chronologisch erste, bekannte, unzweifelhafte unter den *Vertebraten* ist. Für die Möglichkeit einer primären Autostylie spräche die Tatsache, daß das Palatoquadratum in seiner ganzen Länge mit sämtlichen Ossifi-

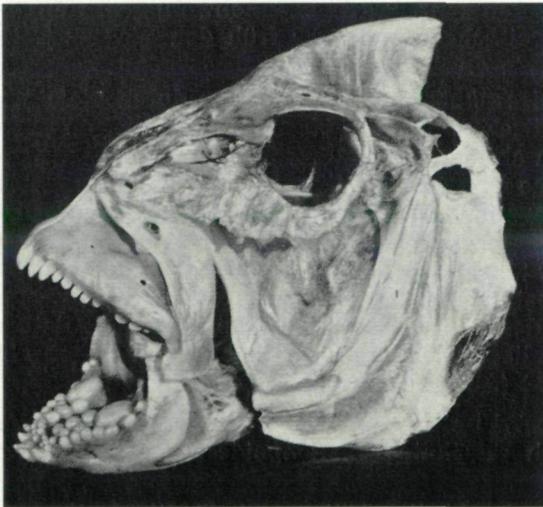


Abb. 11: *Sparus aurata*, Schädel; aus Sammlung Dr. KINCEL.

cationen mit dem Neurocranium verschmolzen ist, also eine sehr hoch entwickelte Autostylie (Abb. 9). Das Quadratum erstreckt sich weit aboral bis in die otische Region. Auch das sehr einfach gebaute Hyale, ein einziger ungegliederter Knochen jederseits, die beide median zusammenschließen, könnte in diesem Sinne gedeutet werden. Das rudimentaere Praeoperculum\* und Interoperculum, beides Allostosen, könnten als Reste der Panzerung des devonischen *Dipnoerschädels* anzusehen sein, die nach GRASSE aus an die hundert Allostosen bestand und möglicherweise unabhängig vom Viscerocranium entstanden ist. Dagegen spricht aber der schon im Fall A erwähnte Processus symplecticus im Ligamentum hyosuspensorium des primordialen Hyoidbogens. Das Symplecticum, das im hyostylen Schädel Palatoquadratum und Hyoidbogen verbindet, ist nämlich an sich schon klein. Wo es als Rudiment auftritt, muß man daher mit ganz unbedeutenden und leicht zu übersehenden Bildungen rechnen. Wenn also im Primordialcranium ein Processus symplecticus auftritt, dazu noch ebenfalls reduzierte Allostosen (Praeoperculum und Interoperculum), die bei allen hyostylen *Pisces* topographisch zum Hyoidbogen gehören, egal, wann und wie sie entstanden sind (bei *Holocephalen* ist ein häutiges oder knorpeliges Operculum verhältnismäßig spät aufgetreten, aber dem Hyoidbogen angegliedert), wenn ferner das Hyale im wesentlichen nur aus einem paarigen, ungeteilten Knochen besteht, was ebenfalls als Reduktion zu deuten ist, die mit der Verwachsung der Glieder des Hyales begonnen hat (was ja oft zu beobachten ist, z. B. *Reptilien*, *Mamalia*), so kann man schon mit großer Wahrscheinlichkeit rechnen, daß der autostyle *Dipnoerschädel* sekundär aus einer hyostylen oder, wahrscheinlicher, amphistylen Form hervorgegangen ist. Für diese Deutung spricht auch das lang aboral ausgezogene Quadratum, das durch sekundäres Längenwachstum die Verbindung zur otischen Region hergestellt hat, während das Symplecticum und Hyomandibulare reduziert wurde.

In ihrer ganzen Organisation einen eigenen Weg gehend, sind die *Dipnoer* immer Seitenzweig geblieben, obwohl sie in ihrem Bau als erste Klasse schon weitgehend und sehr früh den Weg zu *Tetrapoden* eingeschlagen, aber nie erreicht haben.

Daß die *Holocephalen* auf Grund ihrer durch viele Merkmale bestätigten Verwandtschaft mit den *Elasmobranchiern* von deren amphistylen Primitivformen abstammen, und zwar zu einem Zeitpunkt, als die *Tetrapoden* schon eine formenreiche Gruppe auf der Erde bildeten, wurde schon unter Fall A erwähnt. Also sekundäre Autostylie, und zwar das allein vorhandene Knorpelcranium betreffend und darum interessant, mit der Entstehung der *Tetrapoden* jedoch in keinem Zusammenhang. Interessant ist auch, daß bei der rezenten *Chimaera* und der *Acanthorhina* aus dem Lias das mit dem Neurocranium verschmolzene Palatoquadratum nur oral der Orbita liegt, während es sich bei *Chondrenchelys* bis zur otischen Region erstreckt (Abb. 8 und 26).

Primär autostyl unter den *Pisces* verbleibt somit nur *Acanthodes*, der schon mehrfach erwähnte *Aphetohyoideer* aus dem Perm, als chrono-

---

\* Siehe meine Publikation Mitteilungsheft 22/1965, „Zusammenfassung und Ergänzung der Kenntnisse über den Dipnoer-Schädel vom Typ *Protopterus*“.

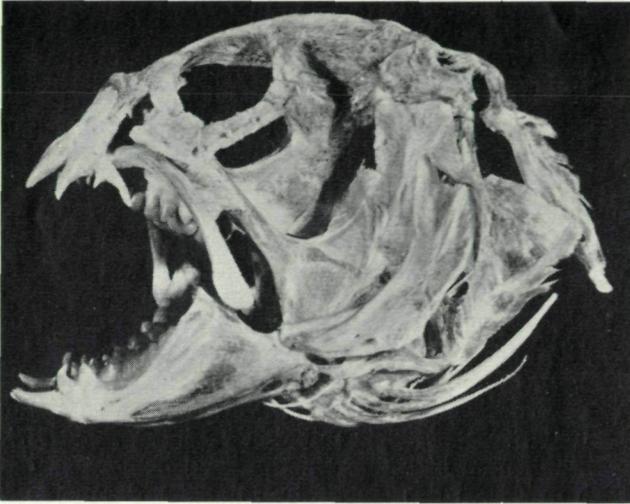


Abb. 12: *Anarhichas lupus*, Schädel; aus Sammlung Dr. KINCEL.

logisch letzte und dabei primitivste Form, was beides für eine Wiederholung dieses Entwicklungsvorgangs an anderer Stelle und Zeit spricht. Wenn nach ZEUNER und DAY eine Form nach Ablauf einer bestimmten Zeit sich entweder transformiert oder ausstirbt (für Species werden da Zeiträume von 200.000 bis 12.000.000 Jahren angegeben), so ist es unwahrscheinlich, daß eine so primitive Form wie die *Acanthodes* vom Devon bis zum Perm sich unverändert erhält. Dasselbe gilt auch für den umstrittenen *Polypterus*, der noch an anderer Stelle behandelt wird. Betrachtet man die primitiven Entwicklungsformen, soweit sie rezent sind, wie beispielsweise die rezenten *Agnathi* (*Cyclostomen*), so findet man überall Spezialisationskreuzungen, die ihnen das Überleben erst möglich

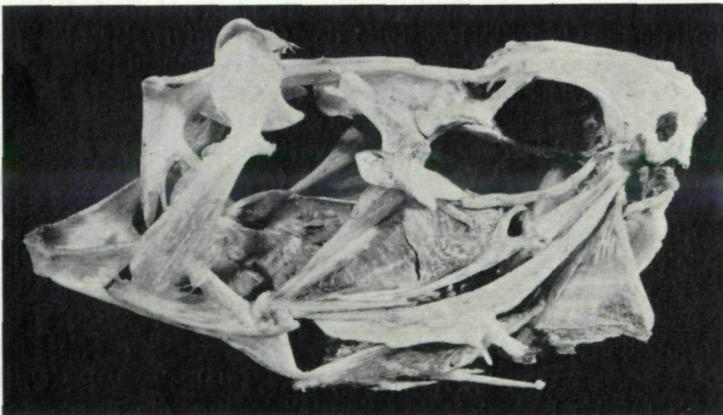


Abb. 13: *Zeus pungio*, Intermaxillare und Maxillare teleskopartig vorgeschoben; aus Sammlung Dr. KINCEL.

gemacht haben, zumeist als Parasiten. In der ursprünglichen Primitivform ist keine geblieben.

Es verbleiben nun von den schon im Devon erschienenen *Vertebraten* nur noch die *Crossopterygia*, *Actinopterygia* und *Tetrapoden*, diese in der primitiven Form der *Ichthyostegalia* und etwas später *Embolomeren*. Alle drei treten von Anfang an schon mit reichlich verknöcherten Schädeln auf, deren Knochen, insbesondere Allostosen, an der äußeren Circumferenz einen panzerartigen Mantel bilden und bei allen drei Klassen untereinander homolog sind. Dies spricht, wie schon früher und öfter bemerkt, für gemeinsame Entstehung, und zwar aus *Aphetohyoideern*, deren Skelett höchstens knorpelig war, da die Ossifikationen der *Aphetohyoidea* mit Knochenskelett (*Placodermen*) mit denen dieser drei Klassen nicht homologisierbar sind. *Actinopterygier* und *Crossopterygier* sind ihrer Entstehung nach zweifellos hyostyl, die *Tetrapoden* seit ihrem ersten Auftreten in der Erdgeschichte autostyl. Vergleicht man die devonischen *Cheirolepiden* und *Crossopterygia* mit den rezenten *Polypterini* und *Lepidosteidei*, so kann man hier übereinstimmend bemerken, daß die Hyostylie eigentlich nur noch das Quadratum betrifft, das keine Verbindung mit der otischen Region aufweist, während die oralen Knochen des Palatoquadratum und die Labialknorpelderivate mit den Allostosen des Neurocraniums, besonders der äußeren Circumferenz, eine feste Verbindung eingegangen sind wie bei den autostylen *Reptilien*; eine Form, für die ich am Anfang meiner Betrachtungen über die Autostylie die Bezeichnung Osteostylie vorgeschlagen habe. Die rezente *Latimeria* ist allerdings mit beweglichem Maxillare ebenso hyostyl wie *Amia*. Die primitiven *Tetrapodenschädel* der devonischen *Ichthyostegalia* und frühcarbonischen *Embolomeren*, die in Büchern immer mit den Schädeln der devonischen *Rhipidistier* verglichen werden, haben diesen in bezug auf Autostylie nur noch das eine voraus, daß das Quadratum in direkter Verbindung mit den Knochen der otischen Region (Squamosum, Supratemporale) ist. Dazu kommt noch der Wegfall des Opercularapparates und die Umwandlung des seine ursprüngliche Funktion nun entbehrenden Hyomandibulare zum Stapes.

Ich möchte hier einen Gedanken besonders herausarbeiten: Von mancher Seite (KUNN) wird die Hyostylie der *Crossopterygier* als Hindernis betrachtet, die autostylen *Tetrapoden* von ihnen abzuleiten. So ausgedrückt, erscheint zwischen *Crossopterygiern* und *Tetrapoden* formal eine tiefe Kluft, wie etwa zwischen hyostylen *Selachiern* und autostylen *Tetrapoden*. Wenn man sich aber vergegenwärtigt, wie diese Hyostylie der *Crossopterygier*, insbesondere *Rhipidistier* (Abb. 25) tatsächlich aussieht, de facto nur noch die Stellung des Quadratum betrifft, daher besser als Osteostylie zu bezeichnen ist, dann wirkt diese Kluft auf einmal ganz unwesentlich und kann kaum mehr als Hindernis betrachtet werden. Eine Streckung des Quadratum (wie sie bei den *Dipnoern* tatsächlich vorliegt) bis zum Angrenzen an das Squamosum bzw. Supratemporale, und das Hindernis ist überwunden.

Eine besondere Sache ist nun das Intercranialgelenk der *Crossopterygier* (Abb. 14). Es bedeutet eine Spezialisierung, die dem osteostylen Kieferapparat die Beweglichkeit der Hyostylie zurückgibt und sich für pelagische oder benthonisch-räuberische Lebensweise besonders zweck-

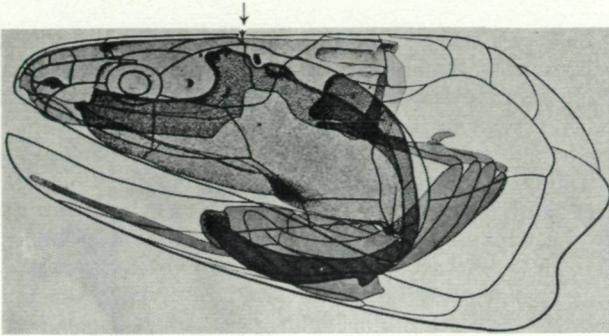


Abb. 14: *Eustenopteron*, Schädel; der Pfeil deutet auf das Intercranialgelenk.  
(Aus SCHÄFFER, Rhipidistian-Amphibian-Transition.)

mäßig erweist, wo die Nahrung von allen Seiten rasch und sicher erfaßt werden kann. Ganz dieselbe Einrichtung wiederholt sich bei einer weit höheren *Vertebraten*klasse, nämlich bei den *Psittaciden* unter den *Aves* (Abb. 15). Der aus Intermaxillare, Maxillare und Nasale bestehende Oberschnabel ist ebenfalls gelenkig mit dem Neurocranium verbunden und wird in seiner Gegenbewegung zur Mandibula gesteuert durch Quadratum, Quadratojugale und Jugale einerseits und Pterygoid, Palatinum andererseits. Die *Psittaciden* sind aber hochspezialisierte *Aves*, und es ist begreiflich, wenn man in derselben Spezialisierung der *Crossopterygier* ein Hindernis sieht, sie als Ausgangspunkt einer weitgehenden und tiefgreifenden Entwicklung zu betrachten. Es gibt aber unter den rezenten *Vertebraten* immerhin Beispiele, daß auch mehr oder weniger hohe Spezialisierungen im Laufe der Entwicklung wieder rückgängig gemacht wurden. So ist z. B. bei den hyostylen *Siluriden* das Intermaxillare fest mit dem Neurocranium, das Maxillare stark reduziert, der dorsale Kiefer somit unbeweglich. Wenn auch die ganzen *Ostariophysen* nach ihrer

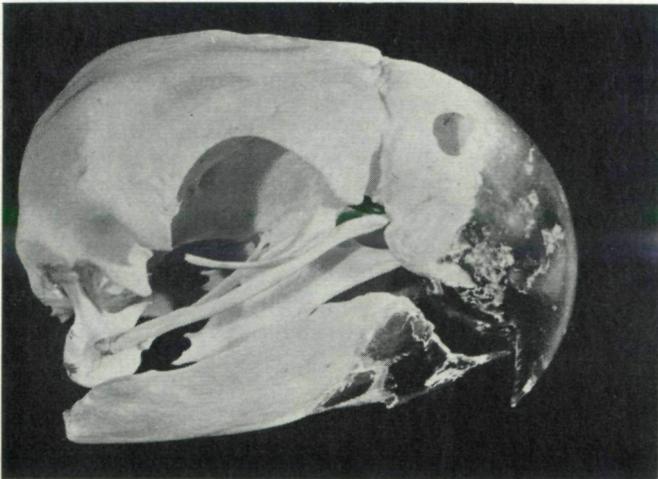


Abb. 15: *Ara ararauna*, Schädel, transversales Gelenk zwischen Oberschnabel und Neurocranium; aus Sammlung Dr. KINCEL.

Stellung der paarigen Flossen zu den primitiveren *Actinopterygiern* gehören, ist doch nicht anzunehmen, daß die Stellung des dorsalen Kiefers ursprünglich ist, denn die Beweglichkeit von Maxillare und Intermaxillare ist schon bei weit primitiveren Formen sowie vielen Formen der *Ostariophysen*, wie z. B. *Cypriniden*, weitgehend entwickelt. Ein weiteres Beispiel, wie plötzlich ein solches Rückgängigmachen von Spezialisierungen erfolgt, ist zum Beispiel die gänzliche Reduktion der als hydrostatisches Organ entwickelten Schwimmblase bei dem pelagischen *Scombresox rondeletii*, während die nahe verwandte Species *Scombresox saurus* diesen Apparat noch voll entwickelt hat. Auch die benthonischen *Cottiden* haben die Schwimmblase völlig reduziert. So besteht die Möglichkeit, die *Amphibien* von den bekannten devonischen *Rhipidistiern* abzuleiten trotz Intercranialgelenk oder sie von noch unbekanntem, primitiveren *Crossopterygiern*, die das Intercranialgelenk noch nicht entwickelt hatten, entstanden, zu denken\*.

Die Entwicklung hat also aller Wahrscheinlichkeit nach folgenden Weg genommen: Bis jetzt nicht näher durch Funde belegte *Aphetohyoidea* mit nicht fossilisierbarem, wahrscheinlich knorpeligem Skelett und hyostylem Cranium entwickelten sich unter reichlicher Knochenbildung zu osteostylen *Crossopterygiern* und *Actinopterygiern*. Beide hatten als accessorisches Atmungsorgan eine Lunge (Schluß von ROMER, bei Besprechung der Choanen von mir angeführt), die *Crossopterygier* (*Rhipidistier*) überdies noch Choanen, und entwickelten sich durch den kleinen Sprung von Osteostylie zur Autostylie weiter zu *Tetrapoden*, die ihr Biotop aufs feste Land verlegten, während die *Actinopterygier* sich ganz auf aquatile Lebensweise verlegten, in der großen Masse wieder hyostyl wurden und die Lunge zur Schwimmblase umwandelten.

Die Autostylie also in derselben Art bewertet wie oben die Choanen, führt also zu folgendem Ergebnis: Autostylie ist eine Form der Befestigung des Kieferbogens, die einen anderen Entwicklungsweg eingeschlagen hat als die Hyostylie, soweit sie primär ist. Sie kann aber auch sekundär aus Hyostylie hervorgegangen sein. Sie befestigt das Palatoquadratum am Neurocranium, legt es damit still und ist daher zweckmäßig bei Durophagie und benthonischer Lebensweise, soweit die Nahrung von unten aufgenommen wird. Jedoch in beiden Fällen nicht allein und ausschließlich. Sie hat an sich und allein nichts mit der Entwicklung zu *Tetrapoden* zu tun, erweist sich aber bei terrestrischer Lebensweise der *Tetrapoden*, die der benthonischen ähnlich ist, als zweckmäßig, um so mehr, als die mit der über Osteostylie entstandenen sekundären Autostylie verbundene Festigkeit sich in diesem Fall, wo das Gewicht des Schädels getragen werden muß und nicht mehr vom Wasser getragen wird, sehr günstig auswirkt. Sie wurde daher von allen *Tetrapoden* ausnahmslos beibehalten, wenn auch in manchen Fällen zugunsten der Beweglichkeit abgewandelt, wie z. B. bei den *Ophidiern*, wo das Maxillare ebenfalls wieder beweglich wurde und in seiner Beweglichkeit ebenso vom Quadratum über Pterygoid-Transversum gesteuert wird (allerdings mit Ausschluß des Palatinum) wie bei den hyostylen *Actinopterygiern* (Abb. 16).

---

\* Siehe Nachtrag!

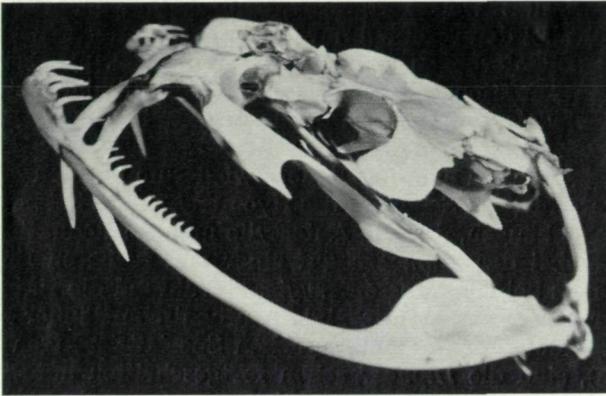


Abb. 16: *Bitis gabonica*, Maxillare mit Giftzahn am Neurocranium schwenkbar eingelenkt; aus Sammlung Dr. KINCEL.

Im Verein mit Lungen und Choanen bedeutet sie wohl einen unverkennbaren Schritt zur *Tetrapodenentwicklung*, muß aber nicht dazu führen (*Dipnoer*).

Die Entwicklung einer *Columella auris* muß im Zusammenhang mit der Reduktion des Opercularapparates und der Autostylie betrachtet werden. Die *Columella auris* = *Stapes* ist ausschließlich ein Attribut der *Tetrapoden*, wenn auch bei manchen *Amphibien* und *Reptilien* stark reduziert oder verschwunden, und ist durch Transformation aus dem *Hyomandibulare* hervorgegangen. Die Voraussetzung dieser Transformation ist *Autostylie* und die völlige Reduktion des Opercularapparates, wodurch das *Hyomandibulare* von seiner ursprünglichen Funktion der Befestigung von Kiefer-, *Hyoidbogen* und Opercularapparat abgelöst und für seine neue Funktion als *Schallüberträger* des *Aero-akustischen Apparates* frei wurde. Es muß aber betont werden, daß die beiden Voraussetzungen dieser Transformation, nämlich *Autostylie* und weitgehende Reduktion des Opercularapparates, auch bei manchen *Pisces* zutreffen, ohne jedoch zur Transformation des *Hyomandibulare* zu einem *Stapes* geführt zu haben. Ein Schulbeispiel sind dabei die schon so oft erwähnten *Dipnoer*.

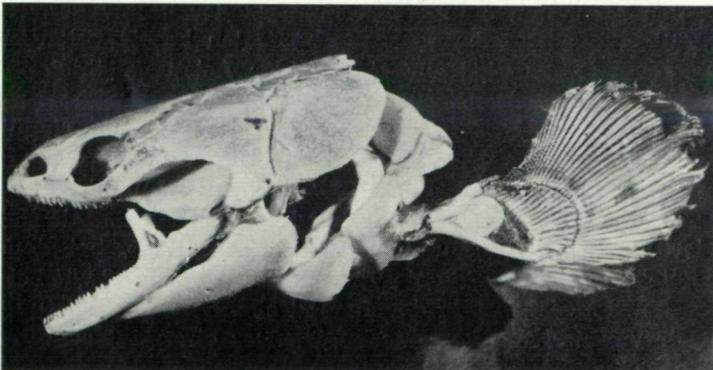


Abb. 17: *Polypterus senegalus*, Schädel und Pectoralis; aus Sammlung Dr. KINCEL.

Der Schädel besitzt weit fortgeschrittene Autostylie. Der Opercularapparat besteht bei den rezenten nur aus unbedeutenden Rudimenten, die vor allem dem Kieferbogen angegliedert sind (Abb. 9). Das von seiner ursprünglichen Funktion frei gewordene Hyomandibulare ist jedoch von HUXLEY nur mehr als Rudiment im Primordialcranium festgestellt worden. Es hat also keinen Funktionswechsel erlitten, sondern ist völlig reduziert worden. Vergleicht man nun die *Dipnoer* wiederum mit den *Rhipidistiern*, so mag das verschiedene Schicksal des Hyomandibulare bei beiden Klassen damit zusammenhängen, daß die Autostylie und die Reduktion des Opercularapparates bei den *Dipnoern* auf einer viel früheren Entwicklungsstufe erfolgte als bei den *Crossopterygiern*. Während die *Rhipidistia* noch hyostyle oder besser gesagt osteostyle benthonische Räuber mit gut entwickeltem Opercularapparat und manchen Spezialisierungen sind (Intercranialgelenk), sind die *Dipnoer* schon fortgeschritten autostyl mit zum mindesten schon beginnender Reduktion des Opercularapparates, aber im übrigen Körperbau noch weitgehend primitiv und unspezialisiert, im Entwicklungszustand der Paarflossen, der Choanen und wahrscheinlich der Lungen aber auf gleicher Stufe mit den *Rhipidistiern* derselben Zeit. Warum hat sich aber bei den *Dipnoern* auch auf so früher Stufe das Hyomandibulare nicht auch zum Stapes entwickelt? Hat sich bei den heute noch unbekannteren Zwischenformen zwischen *Rhipidistiern* und primitiven *Amphibien* diese Transformation erst nach Ergreifen der terrestrischen Lebensweise vollzogen? Ich glaube nicht. Wie wir wissen, besteht zwischen Skelett und neuralen Elementen eine induktive Wechselbeziehung. Die Elemente des Viscerocraniums werden vom Ectomesenchym, also ins Mesenchym eingewanderten ectodermalen Zellelementen in ihrer Entwicklung induziert. Von dort her muß also die phylogenetisch und sicher auch ontogenetisch sehr frühe Autostylie und im Zusammenhang damit völlige Reduktion des Hyomandibulare der *Dipnoer* einerseits und die viel später auftretende Autostylie und damit verbundene Transformation des Hyomandibulare der unbekannteren Descendenten der *Crossopterygia* und zugleich Ascendenten der *Amphibien* ausgegangen sein. Was aber war wiederum die Ursache dieser phylogenetisch und ontogenetisch verschieden auftretenden und evolutionär so verschieden wirkenden Induktion? Ich möchte hier auf einen cerebral bedingten psychologischen Faktor hinweisen: Man kann bei jedem heranwachsenden Jungtier, den Menschen einbezogen, immer, oder besser gesagt in den meisten Fällen, die man dann als die normalen bezeichnet, den Drang erkennen, seine Organe bis zur Grenze der Leistungsfähigkeit zu benutzen. Der junge Fisch gebraucht beizeiten seine Flossen, der junge Vogel macht schon am Nest frühzeitig seine anstrengenden Flugübungen, die jungen Raubtiere spielen Haschen, die jungen *Ungulaten* machen Laufübungen. *Exocoetus* schnellt sich bestimmt nicht nur bei Gefahr aus dem Wasser. Das Spiel der Delphine hat bestimmt nichts mit Nahrungssuche oder Flucht zu tun, und *Homo sapiens* selbst, bei dem durch fehlende Selektion die individuelle Verschiedenheit so groß wie bei keinem anderen Lebewesen ist, hat in der Jugend ebenfalls den Leistungsdrang, der je nach Veranlagung verschieden ist. Der eine gibt sich ganz dem leichtathletischen Sport hin, der andere der Schwerathletik, einer dem Fechten, ein anderer trainiert sein Gehirn in jenen Fächern, denen er

triebhaft zugetan ist. Man frage einen Naturwissenschaftler, warum er gerade jenes Fach gewählt hat, das soviel Idealismus verlangt und so wenig Geld erbringt, oder einen Techniker, warum er sich fanatisch der technischen Wissenschaft hingibt und ihr seine Gesundheit opfert. Wenn er ehrlich gegen sich selbst sein wird, wird er sagen müssen: Mein Interesse ist nicht rein sachlicher oder geistiger Natur, es ist triebhaft in mir verankert. Andererseits wird jeder körperlich gut gebaute Menschen kennen, die von Sport oder körperlicher Betätigung nichts wissen wollen, oder Menschen mit gut entwickelter Intelligenz, die von Betätigung auf geistigem Gebiet nichts wissen wollen, und als faul und indolent gelten. Das sind die Typen, bei deren Nachkommen die guten Anlagen wieder verfallen. Das heißt also, daß der zweckmäßige Gebrauch eines Organs weniger von der Ausbildung des Organs selbst, sondern vor allem von der Ausbildung der adaequaten Zentren im Gehirn abhängt, vielleicht die Ausbildung des Organs von diesen induziert wird. Damit steht und fällt auch die Vervollkommnung des Organs oder dessen Degeneration bei den Descendenten. Es muß also im Falle früher sekundärer Autostylie und völliger Reduktion des Hyomandibulare bei den *Dipnoern* und später Autostylie und Transformation des Hyomandibulare bei den noch unbekanntem Zwischengliedern zwischen *Crossopterygiern* und *Amphibien* ein Zusammenhang in der induzierenden Wirkung zwischen Ectomesenchym und Gehirn liegen, der in bezug auf diese Transformation, als auch auf andere noch zu Besprechende, die Entwicklung zum *Tetrapoden* induziert oder früher oder später reduziert hat. Hier dürfte das ganze Geheimnis liegen, warum die *Dipnoer* sich nicht zu *Tetrapoden* entwickelt, warum sie trotz ähnlicher Organisation nicht im Falle Stagnation und Austrocknung über Land wanderten, sondern mit Lungenatmung im stagnierenden Wasser verblieben oder sich im Schlamm einkapselten.

Bei den *Holocephalen* ist ebenfalls die Autostylie sehr weitgehend entwickelt, der Opercularapparat rudimentär nur als dem Hyale angegliederter Opercularknorpel vorhanden, das Hyomandibulare ein stark reduzierter Knorpelstab. Also eine Entwicklung, die ähnlich der der *Dipnoer* verläuft, nur daß der Opercularapparat hier noch nicht entwickelt war, als die Reduktion des Hyomandibulare schon einsetzte.

An dieser Stelle soll auch gleich die Reduktion des Opercularapparates behandelt werden. Ein solcher fehlt durchwegs den *Tetrapoden*, allein die *Ichthyostegalia* haben noch das Rudiment eines Praeoperculum (Abb. 10). Da die *Tetrapoden* völlig auf Lungenatmung eingestellt sind, ist ein solcher überflüssig geworden und sein Fehlen begünstigt überdies die für das terrestrische Leben zweckmäßige Beweglichkeit des Kopfes. Unter den *Pisces* fehlt ein solcher den *Chondrichthyes*, weil er hier noch nicht entwickelt ist. Nur die *Holocephalen* und *Pleuracanthus* zeigen Ansätze dazu, und die *Squatimiden* ein häutiges Operculum.

Aber auch unter den rezenten *Actinopterygiern* finden sich mehr oder weniger weitgehende Reduktionen des Opercularapparates, so z. B. bei den *Siluriden* durch Fehlen des Suboperculum und Verschmälerung von Praeoperculum und Operculum. Bei den *Lophiiden* ist das Praeoperculum und Interoperculum stark verschmälert, das Suboperculum fehlt und das Operculum ist so auffallend verkleinert, daß es mehr einem

Flossenskelett ähnelt als einem Operculum (Abb. 21). Bei den *Apoden* sind alle vier Knochen des Opercularapparates flächenmäßig verkleinert. Am weitesten gehen dabei die *Muraeniden* (Abb. 23), bei denen das Hyomandibulare verwachsen mit dem rudimentaeren Praeoperculum, Quadratum und Metapterygoid (Knochengrenzen sind schon bei Exemplaren von 50 cm Gesamtlänge fast nicht mehr zu erkennen) zu einem großen T-förmigen Knochen geworden ist, der in breiter Front der otischen Region ansitzt und an dessen ventralen-aboralen Ende ein kleiner schuppenartiger Knochen inseriert, der aus dem rudimentaeren Operculum und wahrscheinlich Suboperculum besteht. Die Reduktion des Opercularapparates der *Dipnoer* wurde schon oben betrachtet. Alle diese *Actinopterygier* sind benthonische Formen. Mit Landwanderungen können diese Reduktionen nichts zu tun haben, denn 1. haben alle landwandernden rezente *Actinopterygier* wie *Anabas*, *Perophthalmus* und die *Callichthyiden* einen wohlentwickelten Opercularapparat und 2. gerade die landwandernden *Anguilliden* unter den *Apoden* die geringsten Reduktionserscheinungen dieses Apparates (Abb. 22). Eine Anpassung an die benthonische Lebensweise kann auch nicht der Grund dieser Reduktion sein, denn viele benthonische Formen wie die Heterosomaten, die *Scorpaeniden*, *Blenniiden*, *Trachiniden*, *Gobiiden* haben einen wohlentwickelten, die *Trigliden* und *Agoniden* zudem noch gepanzerten Opercularapparat.

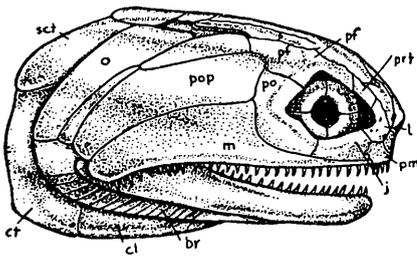


Abb. 18: *Cheirolepis*, Schädel in Norma lateralis. (Aus KUHNS Phylogenie der Wirbeltiere auf palaeontologischer Grundlage.)

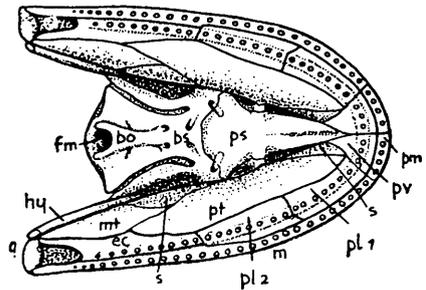


Abb. 19: *Cheirolepis*, Schädel, palatale Ansicht. (Aus KUHNS Phylogenie der Wirbeltiere auf palaeontologischer Grundlage.)

Die Reduktion des Opercularapparates findet sich also nur bei bestimmten benthonischen Typen, und die Erklärung dafür gibt WAHLERT bei der Betrachtung des *Lophiidentyps*: Das konventionelle locomotorische Organ, die Caudalis, ist hier zu klein, um diesen Dienst beim Hervorbrechen aus dem Hinterhalt in der benötigten Intensität zu leisten, daher sind hier einerseits die Pectorales zu Gehwerkzeugen am Grunde des Wassers entwickelt, und auch der Rückstoß des Strahls des Atemwassers wird hier locomotorisch genützt. Und diese Wirkung wird bei diesen benthonischen Formen durch die Reduktion des Opercularapparates erreicht. Ein wohlentwickelter Opercularapparat, versteift durch großflächige Knochen und eine weite Kiemenöffnung, wirkt in diesem Fall gleich

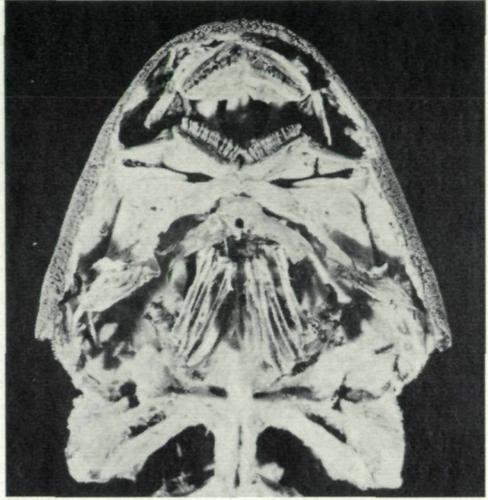


Abb. 20: *Plecostomus commersonii*, Facies externa baseos cranii; die dorsalen und lateralen Teile sind vom dermalen Knochenpanzer überdeckt, hier gegen den dunklen Hintergrund schlecht sichtbar. Aus Sammlung Dr. KINCEL.

einem Blasebalg älterer Form aus zwei Brettern mit dazwischenliegendem Balg, nur die spaltförmige Öffnung ist bei den Kiemen weiter und wirkt daher ungünstiger. Ein vorwiegend häutig-muskulöser Opercularapparat mit reduzierten Knochen wirkt wie ein Spülballon, einerseits durch größeren, andererseits durch modifizierbaren Druck, infolge der modifizierbaren Weite der Kiemenöffnung. Alle hier aufgezählten Formen erjagen ihre Beute aus dem Hinterhalt. Am geringsten ist die Reduktion der Opercularknochen bei den *Siluriden*, dort wird aber die kleine Caudalis durch die große Analis unterstützt. Am größten ist sie bei den *Muraeniden*, deren sonstige Bewegung nur schlängelnd ist und Flossen

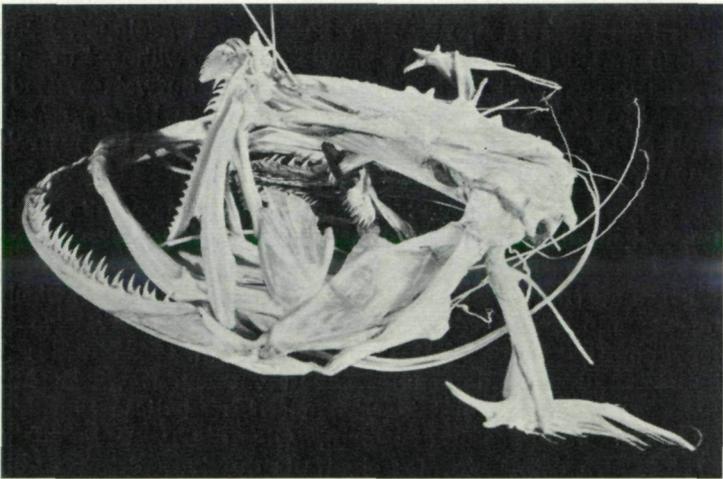


Abb. 21: *Lophius piscatorius*, Schädel. Das kleine Interoperculum sieht mit seinen beiden Enden unter dem schmalen Praeoperculum hervor. Aus Sammlung Dr. KINCEL.

weit zurücktreten. Es ist charakteristisch, daß gerade die Reduktion des knöchernen Opercularapparates auf benthonische Hinterhaltsräuber hinweist und nicht auf landwandernde Formen. Dasselbe kann man auch bei Betrachtung der Paarflossen und deren Derivativen bemerken, welche hier folgen soll.

Bei den *Agnathi* fehlen im allgemeinen paarige Extremitäten. Bei einigen kann allenfalls ein Kopfstachel als eventueller Vorläufer auftreten (*Cephalaspis*). Das nur auf einer Körperseite beobachtete und bis jetzt noch nicht eindeutig definierbare „Säckchen“ bei *Cephalaspis* medial des Kopfstachels wurde von verschiedenen Seiten als paarige Flosse gedeutet. Ich bin eher der Meinung ABELS, daß es sich hier um äußere Kiemen handelt, wie sie den Larven der rezenten *Selachier*, *Dipnoer*, *Holosteer* und *Amphibien* gemeinsam sind\*. Einige *Agnathi* haben schon einen (beweglichen?) Stachel aboral an die Kiemenöffnungen anschließend (*Anaspida*), wahrscheinlich homolog dem Arthropterygium der *Antiarchi*. Die schuppigen ventrilateralen Kiele bei *Endeiolepis* sowie die ebendort befindliche Stachelreihe bei *Climatius* sind als Vorläufer von Extremitäten umstritten. Primitive paarige Flossen mit Platten oder durch Stacheln paralleler Strahlen gestützt, finden sich bei verschiedenen *Aphetohyoidea*. Bei den eigentlichen *Pisces*, seit dem Devon vertreten, treten folgende Flossentypen auf: Das biserialer Archipterygium bei den *Dipnoern*, paddelförmig mit zentraler Gliederreihe und fiederförmig davon ausgehenden Nebenreihen, rezent vertreten durch *Neoceratodus* noch in seiner ursprünglichen Form. Das dichotome Archipterygium bei den *Crossopterygiern* mit dichotom verzweigt angeordneten Gliedern, ebenfalls paddelförmig. Beide Formen mit dem Sammelnamen „Sarcopterygium“ belegt und gleichermaßen zum Gehen am Grunde seichter Gewässer wie zum Schwimmen geeignet. Das Chondropterygium oder uniserialer Archipterygium (dieser Ausdruck ist mit Rücksicht auf die Ptychopterygiumtheorie allerdings umstritten) der *Chondrichthyes* mit Pro-, Meso- und Metapterygium an der Basis und cranialwärts davon ausgehenden Gliederreihen, nur zum Schwimmen geeignet. Bemerkenswert ist, daß manche Formen davon, wie schon erwähnt, in der distalen Partie dieses Flossentyps biserialer Anordnungen aufweisen. Endlich das Actinopterygium der nach dieser Flosse benannten Klasse mit den drei Basalknochen: Pro-, Meso- und Metapterygium und Flossenstrahlen, im allgemeinen zum Schwimmen geeignet.

Die primitivsten rezenten Formen dieser Klasse, die *Polypterini* (Abb. 17), haben diese drei Basalknochen in so eigentümlicher Anordnung und Konfiguration, Pro- und Metapterygium lang, spangenförmig wie Radius und Ulna, das Mesopterygium breit plattig zwischen den beiden erstgenannten, daß die Flosse breit, paddelförmig, also auch ein Sarcopterygium, und ebenfalls zum Gehen am Grunde des Wassers brauchbar ist und auch dementsprechend verwendet wird. Nun treten allerdings die *Polypterini* erst im Eocän auf, und diese Streckung zum Sarcopterygium kann sekundär sein, wie die von *Periophthalmus* (Abb. 24), bei dem die Pectorales ebenfalls durch Streckung dieser drei Knochen gestielt und nach vorne knickbar sind und sich sogar zum

\* Siehe Nachtrag!

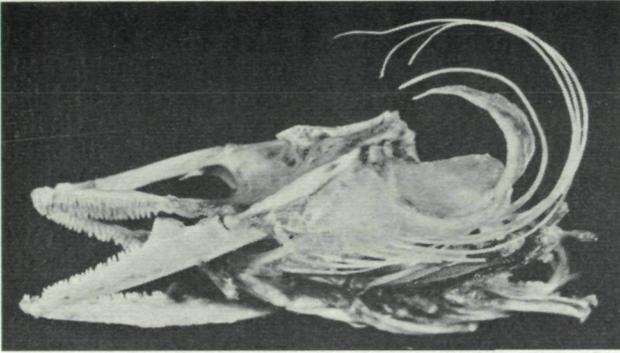


Abb. 22: *Anguilla vulgaris*, Schädel. Der Opercularapparat ist normal entwickelt; aus Sammlung Dr. KINCEL.

Hüpfen auf dem Festlande eignen. Beim Gros der *Actinopterygier* aber sind sie klein und eignet die Flosse nur zum Schwimmen. Man sieht also auch aus diesen Beispielen, daß Flossen, die zu Gehbewegungen geeignet sind, allein in keinem Kausalzusammenhang mit der *Tetrapodenentwicklung* stehen müssen. Wohl aber haben einmal solche Flossen im Verein mit anderen Merkmalen dazu geführt, nämlich *Sarcopterygien* zusammen mit *Choanen*, *Autostylie* über *Osteostylie*, *Reduktion des Opercularapparates*, *Transformation des Hyomandibulare* und *Lungen*.

Stellt man sich die *Pisces* des *Devons* noch einmal vor, so hatten die *Dipnoer* und *Crossopterygia* beide *Sarcopterygien*, *Choanen* und *Lungen*, die einen *Autostylie*, die andern *Osteostylie*. Dies deutet darauf hin, daß beide im seichteren Wasser, also *benthonisch* gelebt haben und zu Zeiten stagnierenden Wassers ihre *Lungen* als *accessorisches Atmungsorgan* benützt haben. Nach der eingangs zitierten Betrachtung *ROMERS*, daß *Lungen* primitiv waren, müßten zu dieser Zeit im selben *Biotop* auch *Actinopterygier* auf der *Organisationsstufe* von *Polypterus* gelebt haben. Allerdings findet man *Fossilfunde* dieses Typs zu dieser Zeit nicht, sondern erst viel später, was aber nicht besagt, daß damals keine solche Typen vorhanden waren. Wie schon früher erwähnt (im Zusammenhang mit *Acanthodes*), ist *Polypterus* wahrscheinlich erst später

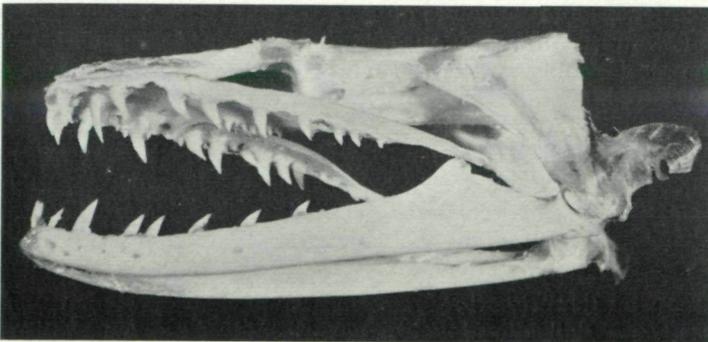


Abb. 23: *Muraena helena*. Der Opercularapparat ist sehr stark reduziert; aus Sammlung Dr. KINCEL.

als Wiederholung dieses Entwicklungstyps entstanden und spielt jetzt, wie manche Autoren bemerken, die Rolle eines Hochstaplers in der Phylogenie der *Pisces*. ROMER vermutet ganz richtig, daß im Devon *Actinopterygier* dieses Typs vorhanden waren, aber bis jetzt noch nicht gefunden worden sind. Jedenfalls war schon seit den *Cheirolepiden* die pelagische Lebensweise des tiefen Wassers die den *Actinopterygiern* und *Chondrichthyes* adaequate. Rückkehr zu benthonischer Lebensweise fand sich zu allen Zeiten und erscheint sekundär.

Ebenso werden von *Actinopterygiern* auch heute noch Wanderungen über festes Land durchgeführt und überlebt, wobei weder Choanen und Lungen, noch Sarcopterygien das Tier unterstützen. Schlängelnde Bewegung, enge Kiemenöffnung (nur eine einzige jederseits), die eine Luftatmung mittels Kiemen eine gewisse Zeit gestatten, Stacheln an Flossen und Operculum, ein Labyrinth als accessorisches Atmungsorgan, das sind die Ausrüstungen, die *Anguilliden*, *Siluroidea* und *Anabantiden* dazu benötigen. *Periophthalmus* hüpfte in der Gezeitenzone sogar mit Schwanz und Pectorales auf dem Land umher, so daß größere Exemplare angeblich nicht einmal von einem Menschen eingeholt werden können (dabei kommt es wohl auch auf die Gewandtheit und sportliche Ausbildung des betreffenden Menschen an!). Der basale Teil der Pectorales, der durch die drei gestreckten Basalknochen versteift ist, nimmt dabei etwa 40 Prozent der ganzen Flosse ein (Abb. 24). Erst dadurch wird die Pectoralis zum accessorischen Fortbewegungsorgan auf festem Boden geeignet, wo der Körper nicht mehr vom Wasser getragen wird.

Die Sarcopterygien der *Crossopterygia*, *Dipnoer* und von *Polypterus* eignen sich wohl zur Fortbewegung auf dem Grund des Wassers, nicht aber auf dem Festland. Der durch die drei Basalknochen gestützte, steife Teil der Pectoralis von *Polypterus* beträgt nur etwa zwischen 20 und 25 Prozent dieser Flosse (die Abgrenzung ist schräg, Abb. 17). Dieser versteifte Teil ist also zu kurz zur Unterstützung der Fortbewegung auf dem Festland. Die Knochenglieder in den Sarcopterygien der *Dipnoer* und bekannten *Crossopterygier* sind noch kürzer, deren Paarflossen also zu weich, um sich für diesen Zweck zu eignen.

Die rezenten *Dipnoer* wandern nicht über Land, *Neoceratodus* verbleibt mit überwiegender Lungenatmung (saisonmäßige Einstellung des Blutkreislaufes) im stagnierenden Wasser. Austrocknung überlebt er allerdings nicht; seine Bestände gingen in den letzten Jahren immer mehr zurück und wären wohl ganz ausgestorben, wenn nicht der Mensch durch künstliche Besiedelung weiterer geeigneter Gewässer eingegriffen hätte. *Protopterus* und *Lepidosiren* kapseln sich im Schlamm ein und können in diesem Zustand latenten Lebens Trockenperioden bis zu zwei Jahren überleben. Die fossilen *Dipnoer*, die sich vermutlich wie *Neoceratodus* verhielten, sind wohl auf dieselbe Weise ausgestorben, wie es *Neoceratodus* ohne Hilfe des Menschen zur Jetztzeit auch wäre. Für Wanderungen über festes Land fehlten die notwendigen Zentren im Gehirn, auf die ich schon früher hingewiesen habe.

Hält man an der Theorie der devonischen Dürreperioden und an der Hypothese fest, daß die devonischen *Rhipidistia* zwangsweise saisonbedingte Wanderungen über das Festland unternahmen, so könnten diese nur durch schlängelnde Bewegung, wie bei rezenten *Anguilliden* und

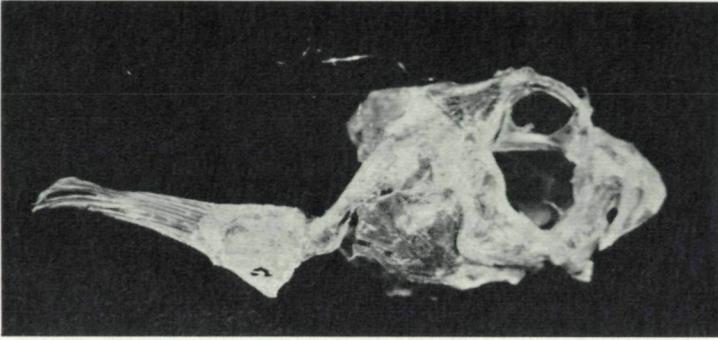


Abb. 24: *Periophthalmus koelreuteri*, Schädel mit Pectoralis; die Basalknochen nehmen etwa 40 Prozent der Flosse ein. Aus Sammlung Dr. KINCEL.

*Anabas*, erfolgt sein. Die *Callichthyiden* können sich mit dem massiven ersten Stachelstrahl der Pectoralis abstützen. Erst wenn das basale Glied der *Crossopterygier*flosse bei einer Mutation mindestens ein Drittel der Flossenlänge einnahm, wäre das Sarcopterygium als accessorisches Locomotionsorgan auf dem Festland in Frage gekommen und der erste Schritt zum *Tetrapoden* gelungen gewesen. Eine Reduktion des Schuppenkleides zwecks späterer accessorischer Hautatmung erscheint mir in diesem Übergangsstadium weder erforderlich noch wahrscheinlich. Haben doch von den über festes Land wandernden rezenten *Actinopterygiern*, *Anabas* und *Periophthalmus* ein normales, die *Callichthyiden* sogar ein Panzerschuppenkleid. Eine accessorische Hautatmung erübrigte sich bei den damaligen *Rhipidistiern* durch eine wahrscheinlich weit entwickelte Lungenatmung, wenn diese der der rezenten *Dipnoer* gleichkam. Außerdem haben die rezenten *Coeciliiden* als primitivste rezente *Amphibien* ein zwar intracutanes, doch vollständiges Kleid von Cycloidschuppen. Eines aero-akustischen Organs entbehren die ganzen rezenten, landwandernden *Actinopterygier* sowie, wenigstens was die Funktion betrifft, die *Ophidia*. SCHÄFFER bemerkt, daß die primitiven fossilen *Amphibien* noch ein komplettes Kanalsystem des Lateralis hatten und fragt wozu, wenn sie an Land gingen bzw. wozu die Umwandlung, wenn sie aquatil blieben. Die Hypothese der erzwungenen, saisonbedingten Landwanderungen als Transformationsursache festgehalten, könnte damit zu erklären sein, daß bei längeren Landwanderungen die ungeschützten Augen in der Conjunktiva und Cornea vertrockneten und damit erblindeten, wobei nach Erreichen des neuen, im Wasser gelegenen Lebensraumes das als Radar wirkende System des acustico-lateralis ein Überleben ohne funktionierende Augen ermöglichte und dadurch beibehalten wurde. Wie gesagt, wenn man an der Hypothese der erzwungenen Landwanderungen festhält.

Bei kritischer Betrachtung haben wir aber keinen einzigen Beweis, daß die devonischen *Rhipidistia* tatsächlich diese Landwanderungen ausgeführt haben. Wir wissen nur, daß sie ihrer Organisation nach dazu imstande gewesen wären, ebenso wie die *Dipnoer* und die früher angeführten rezenten *Actinopterygia*. Schließlich sind sie, mit Ausnahme der *Rhizodontiden*, die sich bis ins Karbon erhielten und deren Gestalt am meisten der eines pelagischen Fisches entspricht, alle noch im Devon

ausgestorben, was eher darauf hinweist, daß sie nicht gewandert sind, sondern sich wie *Neoceratodus* verhielten. Die *Rhizodontiden* mögen ihrer Gestalt nach in größeren Gewässern gelebt und sich dadurch bis ins Karbon erhalten haben.

Betrachten wir die benthonischen Hinterhaltsräuber unter den rezenten *Actinopterygiern*, so finden wir dort Reduktion des Opercularapparates zwecks accessorischer Locomotion auf dem Rückstoß-Strahlprinzip und wie bei *Lophius* Verstärkung des basalen Teiles der Pectorales, ebenfalls zum Zweck accessorischer Locomotion; also gerade das, was ebenfalls als Schritt zur Transformation zu *Tetrapoden* schon erwähnt wurde. Ich bin also eher der Meinung, daß die ersten Schritte zur Transformation zu *Tetrapoden* auf diese Weise erfolgt sind. Lunge und Choanen waren schon vorhanden und ermöglichten das Überleben in stagnierendem Wasser. War das Stylopodium von zirka einem Drittel der Flossenlänge und dieser Teil der Flosse somit steif, so war die Pectoralis oder auch beide Paarflossen bereits zum Fortschieben auf festem Grund geeignet. Es mußte dabei gar nicht auf Selection ankommen, das aquatile Leben bietet so viele Möglichkeiten, daß sich verschiedene Formen und deren Entwicklungslinien nebeneinander heranbilden konnten und auch heute noch können, ohne sich in ihrer unterschiedlichen Lebensweise zu stören, vergleichsweise wie die vielen Berufe im menschlichen Leben. Während sich vielleicht die zweite Knochenreihe mit ihren beiden Knochen des dichotomen Archipterygiums zum Zeugopodium in die Länge streckte und dabei auch etwa ein Drittel der Gesamtlänge der Flosse einnahm und schließlich das letzte Drittel mit seiner dichotomen Gliederung zum Autopodium wurde, die Längsreihen der Knochenglieder die immer mehr reduzierten Flossenstrahlen schließlich ersetzten und noch mit der Spannhaut verbunden waren, wobei das nun entstandene Cheiropterygium anfangs durchaus nicht pentadactyl gewesen sein muß (GREGORY nimmt in seinen hypothetischen Formen etwa zwei Praepollices und ein bis zwei Postminimi an), ging auch mit der weiteren Reduktion des knöchernen Opercularapparates die Transformation der Osteostylie zur Autostylie und des Hyomandibulare zum Stapes Hand in Hand. Die Lungenatmung überweg immer mehr die Kiemenatmung, und die Entwicklung der entsprechenden Zentren im Gehirn führte zu gelegentlichen freiwilligen Landwanderungen, wie heute bei *Periophthalmus*. So dürften zuerst aquatile *Amphibien* entstanden sein mit noch komplettem acustico-lateralis-System und wahrscheinlich ohne Palpebralapparat, wie heute die *Cryptobranchiden*, *Amphiumiden* und *Proteiden* es wieder sekundär geworden sind. Es dürften also damals so wie heute in zeitweise stagnierenden oder wenig durchlüfteten Gewässern *Amphibien* und *Pisces* nebeneinander gelebt haben. Der Beginn des Palpebralapparates dürfte wahrscheinlich noch in dieser aquatilen Epoche des Lebens der *Amphibien* zu suchen sein und etwa so begonnen haben, wie die Membrana nictitans bei den rezenten *Carchariniden* unter den *Chondrichthyes*, die lidähnlichen Fett- bzw. Hautlappen bei den *Mugiliden* und *Carangiden* unter den rezenten *Actinopterygiern*. Als wirklich Dürreperioden eintraten und der Zwang zu Landwanderungen erfolgte, waren diese Übergangstypen schon weitgehend für terrestrische Lebensweise gerüstet und konnten sich auch zeitweise in Höhlen und Klüften vor der Austrocknung schützen.

Aber wo sind diese Übergangstypen geblieben? Man kennt heute nur die devonischen *Rhipidistier* als das eine Ende und die *Ichthyostegalia* und *Embolomeren* als das andere; zwischen beiden liegt eine große Kluft.

Betrachtet man die devonischen *Rhipidistia*, so findet man hier in der äußeren Körpergestalt und im Flossenbau einen ziemlichen Formenreichtum. *Eustenopteron* mit seiner gestreckten Gestalt, der mächtigen Caudalis, der großen, sichelförmigen Analis und zweiten Dorsalis mit dem äußerst reduzierten Knochenteil des Sarcopterygiums macht den Eindruck eines pelagischen Räubers oder zumindest eines gewandten Jägers im benthonischen Wasserraum, etwa wie *Esox* im Süßwasser oder *Sphyræna* im Korallenmeer. *Holoptychius* mit seinem überwiegenden Knochenteil im Sarcopterygium, der deutlich heterocerken Caudalis, der mehr plumpen Gestalt und den runden, lang gestielten übrigen Flossen erinnert im Exterieur an einen benthonischen *Heterodontiden* (früher *Cestraciontidae*) oder an *Ginglymostoma* unter den *Orectolobiden*. Er käme dem oben geschilderten benthonischen Ausgangspunkt der Entwicklung von den bekannten Fossilformen noch am nächsten, was das Exterieur betrifft, nicht aber in der Form des Schädels. Alle diese bekannten Fossilformen zeigen aber einerseits noch keinerlei Reduktionserscheinungen im Opercularapparat, aboral proximal von den Labialknorpelderivaten (Intermaxillare und Maxillare) durchgehende Choanen wie die erst im Karbon auftretenden *Embolomeren*, anderseits im Intercranialgelenk eine Spezialisierung, die, wie schon erwähnt, durch Beweglichkeit beider Kiefer von den primitiven *Amphibien* weggeführt\*. Die Ausgangsform müßte aber das Intercranialgelenk sekundär reduziert oder noch nicht entwickelt gehabt haben. Dazu kommt, daß die *Ichthyostegalia* die Choanen furchenartig am Oralrand des Intermaxillares entwickelt haben\*. Also müßte deren Ausgangsform entweder gar keine oder ebensolche Choanen gehabt

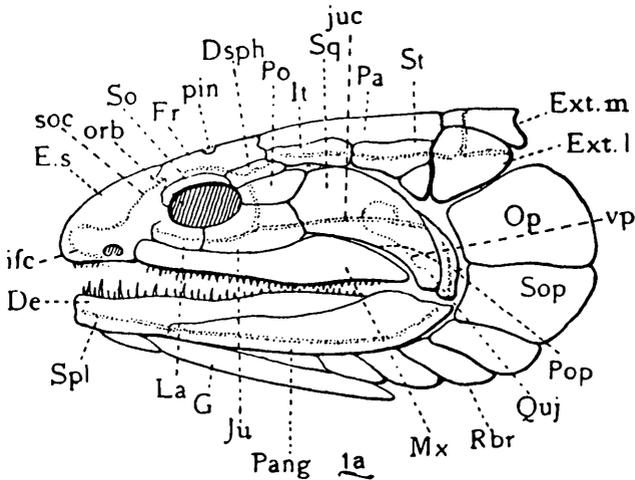


Abb. 25: *Osteolepis*, Schädel. (Aus KUHN, Lehrbuch der Palaeozoologie.)

\* Siehe Nachtrag!

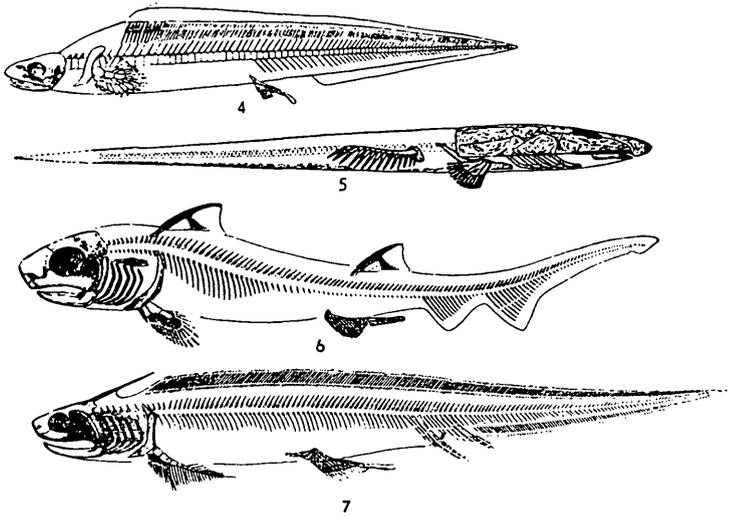


Abb. 26: *Chondrenchelys* (4), *Hybodius* (6) und *Pleuracanthus* (7), distale Pectoralis biserial. (Aus KUNN, Lehrbuch der Palaeozoologie.)

haben wie *Ichthyostega*. *Ichthyostega* müßte also von einem äußerst primitiven *Crossopterygier* ohne Choanen, ohne Intercranialgelenk abstammen, dessen Opercularapparat schon deutliche Reduktionstendenzen zeigt, dessen Stylopodium mindestens ein Viertel der Pectoralis einnahm, also im Exterieur etwa dem rezenten *Polypterus* entsprach und der schon vor den devonischen *Rhipidistiern* gelebt haben mag\*.

Die *Embolomeren* aus dem Unterstkarbon zeigen in der Choanenbildung und im Knochenmuster des Schädels solche Übereinstimmungen mit den bekannten *Rhipidistiern*, daß man, wenn man an Polyphylye der *Amphibien* denkt, die Ausgangsform von den bekannten *Rhipidistiern* ableiten und zeitlich nach ihnen entstanden denken kann\*.

Die Extremitäten aller dieser primitiven *Amphibien* gliedern sich durchwegs zu einem Drittel in Stylopodium, zu einem Drittel in Zeugopodium und zu einem Drittel in Autopodium, weshalb ich in obenstehender entwicklungsgeschichtlicher Betrachtung auch dieses Längenverhältnis bei der Transformation des Sarcopterygiums in das Cheiropterygium angenommen habe.

Die Verbindung Becken — Vertebra mag erst während der terrestrischen Lebensweise entstanden sein; jegliche Hinweise in der rezenten und fossilen Fauna fehlen.

Daß man von diesen hypothetischen Übergangsformen bisher nichts gefunden hat, sagt noch nicht, daß es sie nicht gibt. Wie wenig solcher fossiler Übergangsformen kennen wir schon im Tierreich? Und wo wir sie kennen, sind sie äußerst selten und vereinzelt. Ich erinnere, daß wir z. B. vom *Archaeopteryx* auf der ganzen Welt nur zwei Exemplare, und die vom selben Fundort, haben. Diese Übergangsformen sind nun einmal Präadaptationen und daher den späteren Formen, sowohl der alten als

\* Siehe Nachtrag!

auch der neuen Entwicklungslinie unterlegen und daher phyletisch kurzlebig.

Zum Schluß sei noch die Frage aufgeworfen, ob sich auch heute noch aus irgendwelchen *Pisces Tetrapoden* entwickeln können. Die Wiederholung des Auftretens gewisser Merkmale im Laufe der Erdgeschichte läßt diese Möglichkeit offen, die Organisation von *Periophthalmus* sogar wahrscheinlich erscheinen. Dagegen sprechen allerdings folgende Faktoren:

Die ersten *Tetrapoden*, die aus *Pisces* hervorgegangen waren, waren in ihrem neuen Element, dem Festland, durch den noch primitiven Ausbildungsstand wenig gewandt, wenn nicht unbeholfen. Als sie im Devon zum erstenmal auftraten, war das Festland für alle Tiere noch Neuland. Es gab dort kaum Tierformen, die ihnen hätten gefährlich werden können; überlegene Feinde gab es nur im Wasser. Ihre Weiterentwicklung auf dem Festland war durch nichts behindert, um so weniger, je weniger sie gezwungen waren, ins gefährliche Wasser zurückzukehren. Heute wimmelt es auf dem Festland von in jeder Beziehung weit überlegenen terrestrischen Tierformen. Vor diesen könnte die neuen, primitiven Formen immer wieder nur die Flucht zurück ins Wasser retten (wie auch die meisten rezenten *Amphibien*). Dies würde eine Entwicklung zu terrestrischen *Tetrapoden* behindern, wenn nicht unmöglich machen. Nicht zuletzt muß auch in Betracht gezogen werden, daß die Übervölkerung der Erde durch den Menschen und die Unbrauchbarmachung der Lebensräume aller Art durch seine Abfälle und die seiner technischen Errungenschaften sämtliche Lebewesen der Erde bedroht, wo diese nicht durch energische Schutzmaßnahmen gerade noch auf dem gegenwärtigen Status erhalten werden. So ist, wenn nicht eine radikale Änderung eintritt, eher eine Vernichtung als eine Weiterentwicklung des Lebens auf der Erde zu erwarten.

## NACHTRAG

Das Studium von COLBERT „Die Evolution der Wirbeltiere“, übersetzt von Heberer, veranlaßt mich, meiner vorliegenden Publikation noch folgende Ergänzungen während des Druckes anzufügen:

Die von mir geteilte Deutung ABELS der postcranialen Gebilde von *Cephalaspis* als äußere Kiemen ist durch die im obigen Buch aufgezeigten Forschungsergebnisse wohl kaum mehr aufrecht zu erhalten. Wenn auch die ventrilaterale postcraniale Lage sowie der bisher noch immer undefinierbare Inhalt beide Möglichkeiten offen läßt, so spricht doch die zumindest im proximalen Teil vorhandene Beschuppung dieser Säckchen mehr für deren Deutung als pectorale Flossen, die aber den Pectoralflossen der *Gnathostomen* nicht homolog sind, wenigstens nicht nach der Herkunft.

Ebenso sind auch die Ossifikationen auf den Kiefern der *Arthrodira*: *Coccosteus*, *Dinichthys* und *Titanichthys*, nämlich die *Infero-* und *Supragnathalia*, nicht denen der hyoideen echten *Pisces* homolog, wenn auch der diesen Ossifikationen zugrunde liegende Kieferbogen dem der ganzen *Vertebraten* homolog ist. Es zeigt sich im Verein mit den übrigen cranialen Panzerknochen schon hier eine Osteostylie, die der der späteren *Osteichthyes* convergent ist. Meine in vorliegender Arbeit geäußerte Ansicht, daß der Kieferbogen der gepanzerten *Placodermen* im Inneren der Panzerung unabhängig von derselben beweglich funktioniert, wie bei den rezenten *Ostraciontiden* und gepanzerten *Siluroidea*, muß daher auf die *Antiarchi* beschränkt werden.

Auch muß ich durch die Feststellung einer funktionierenden Lunge beim *Antiarchen* *Bothriolepis* und den fossilen *Coelacanthiden* durch Weichteilabdrücke bzw. Verkalkung meine in vorliegender Arbeit geäußerte Ansicht, daß die Lunge der fossilen *Crossopterygier* nur durch Analogieschluß festzustellen ist, hiemit revidieren.

Es zeigt sich also, daß viele Eigenschaften, die in der Entwicklung der *Vertebraten* von den hyoideen echten *Pisces* an aufwärts von großer Bedeutung sind, wie Paarflossen, Knochen, Osteostylie und Lungen bereits auf weit niedrigerer Stufe, wie bei *Agnathi* und *Aphetohyoidea* (bei COLBERT *Placodermen* genannt), convergent auftreten.

Der Abbildung und Betrachtung von *Ichthyostega* in vorliegender Arbeit liegt die Rekonstruktion von SAEVE-SOEDERBERGH 1932 nach einem 12.5 cm langen Exemplar der ersten sieben aufgefundenen Schädel zugrunde, bei dem die Choanen eine vom Maxillare unvollständig überbrückte Furche sind. JARVIK rekonstruiert 1942 einen 19 cm langen Schädel der später gefundenen 220 Skelette, bei dem die Choanen einen durch das Maxillare vollständig überbrückten Kanal darstellen und betrachtet sie als bei *Ichthyostega* sekundär ventral verlagert. Ich bin aber der Ansicht, daß die Rekonstruktion SAEVE-SOEDERBERGHs ein Jungtier, die von JARVIK aber ein älteres Exemplar betrifft und hier die Entwicklung

des Individuums während des Heranwachsens dem biogenetischen Grundgesetz folgt, d. h. die Choanen in der Jugend mit einer Furche beginnen, wie sie bei *Scyllorhinus* dauernd bestehen bleibt und später durch das orale Wachstum des Maxillare (bei *Scyllorhinus* nicht vorhanden) überbrückt wird. Die Choanen von *Ichthyostega* sind damit denen der übrigen Vertebraten, ausgenommen die *Myxinoidea* und rezenten *Dipnoer* vom Typ *Protopterus*, homolog. Die vierte Art der Choanenbildung in vorliegender Arbeit ist somit gegenstandslos geworden. Außerdem wurde im Endocranium der *Ichthyostegalia* eine transversale gelenkige Verbindung gefunden, die aboral der Hypophyse verläuft. Mit diesen zwei Punkten sowie fünf weiteren von JARVIK angeführten Übereinstimmungen der *Ichthyostegalia* mit den *Osteolepiformen*, deren Nares übrigens auch stark ventral gelagert sind, ist die Entwicklungslinie über osteolepiforme *Rhipidistier* zu den *Ichthyostegalia* ziemlich gefestigt und sind meine in vorliegender Arbeit geäußerten diesbezüglichen Bedenken hin-fällig geworden.

★

Herrn Dr. BOB SCHÄFFER, Curator am Department of Vertebrate Palaeontology des American Museum of Natural History, danke ich hiemit für die mir übersandten Sonderabdrucke.

### Literaturverzeichnis

- Abel O. 1912. Palaeobiologie. Stuttgart.
- Beer G. R. de. 1945. Vertebrate Zoologie. London.
- Brehms Tierleben. 1914. IV. Auflage, Band 3.
- Colbert E. 1965. Die Evolution der Wirbeltiere (übersetzt v. Heberer). Stuttgart.
- Grassé P. 1958. Traité de Zoologie. T. XIII, Fasc. III.
- Günther A. 1864. Catalog of Fishes of British Museum.
- Knaur Th. 1961. Tierreich in Farben. Band Fische. München/Zürich.
- Kuhn O. 1938. Phylogenie der Wirbeltiere auf palaeontologischer Grundlage.
- Kuhn O. 1949. Lehrbuch der Palaeozoologie.
- Kinzel F. 1965. Zusammenfassung und Ergänzung der Kenntnisse über den Dipnoer-Schädel vom Typ Protopterus. Mitt. Abt. Zool. Botan. Landesmus. Joanneum Graz. Heft 22: 5—20.
- Müller A. H. 1966. Lehrbuch der Palaeozoologie, Bd. III, Teil 1, Jena.
- Piveteau J. 1955. Traité de Palaeontologie, Bd. 5, Paris.
- Romer A. S. 1959. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg-Berlin
- Schäffer B. 1961. Differential Ossification in the Fishes. Rep. Transact. of the New York Academy of Sciences. Ser. II, 23 (6): 501—505.
- Schäffer B. 1965. The Evolution of Concepts Related of the Origin of Amphibia. Rep. f. Systematic Zoology. 14 (2): 115—118.
- Schäffer B. 1965. The Rhipidistian-Amphibian Transition. Amer. Zoologist. 5: 267—276.
- Schäffer B. 1965. Systematic Zoology. 14 (4). Mit den Autoren: Anderson, Arnett, Bock, Devilliers, Hecht, King, Olsen, Schäffer, Steward, Steyskal, Wahlert.

---

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. FRITZ KINZEL, 8600 Bruck/Mur, Dr. h. c.-Theodor-Körner-Straße 14

Für den Inhalt sind die Verfasser verantwortlich.

Schriftleitung: Dr. KARL MECENOVIC, Graz, Raubergasse 10.

Im Selbstverlag der Abteilung für Zoologie und Botanik am Landesmuseum  
„Joanneum“, Graz, Raubergasse 10.

Druck: LEYKAM AG, Graz



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Abteilung für Zoologie und Botanik am Landesmuseum Joanneum Graz](#)

Jahr/Year: 1967

Band/Volume: [H27\\_1967](#)

Autor(en)/Author(s): Kincel Friedrich [Fritz]

Artikel/Article: [Was wissen wir über die Entwicklung der Tetrapoden ?  
1-38](#)