

Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von Prof. **Eugen Korschelt** in Marburg.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Bibliographia zoologica

bearbeitet von Dr. **H. H. Field** (Concilium bibliographicum) in Zürich.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

XXXIV. Band.

20. April 1909.

Nr. 7/8.

Inhalt:

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. **Jaekel**, Über die Klassen der Tetrapoden. (Mit 15 Figuren.) S. 193.
2. **Dickel**, Weitere Beiträge zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. S. 212.
3. **Klapálek**, Die geographische Verbreitung der Tiere und die geologischen Perioden. S. 223.
4. **Enderlein**, *Antrops truncipennis*, eine neue Borboridengattung vom Feuerland. (Mit 1 Fig.) S. 225.
5. **Enderlein**, *Udamoselis*, eine neue Aleurodiden-Gattung. (Mit 1 Fig.) S. 230.

6. **Rühe**, Bemerkungen über das Vorkommen der *Bosmina obtusirostris* in Norddeutschland. (Mit 3 Figuren.) S. 233.
7. **Dickel**, Fortsetz. der Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei der Honigbiene. S. 236.
8. **Burckhardt**, Neues über das Bosminidengenus *Bosminopsis* Richard = *Bosminella* Daday. (Mit 2 Figuren.) S. 248.

II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw. Deutsche Zoologische Gesellschaft. S. 253. Nekrolog. S. 256.

Literatur S. 225—256.

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. Über die Klassen der Tetrapoden.

Von Prof. O. Jaekel, Greifswald.
(Mit 15 Figuren.)

eingeg. 31. Dezember 1908.

Nachdem Blainville 1818 die Amphibien als besondere Klasse von den Reptilien getrennt hatte, denen sie von Brongniart noch als Ordnung eingefügt worden waren, ist an den 4 Klassen von Tetrapoden, Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia, kaum gerüttelt worden, trotzdem allmählich eine große Anzahl fossiler Tetrapoden bekannt wurden, die sich in jenes System nicht recht einfügen wollten. Namentlich lernte man im Carbon, Perm und in der Trias Formen kennen, die Merkmale von Amphibien und Reptilien vereinigten. Während Burmeister 1850 diese Erkenntnis klar hervorhob, behandelten die andern die zweifelhaften Formen nur von dem Gesichtspunkt, ob man sie besser den Amphibien oder Reptilien unterordne. Schließlich einigte man sich allgemein darin, jene Formen den Amphibien zuzuzählen, weil man bei einigen Jugendformen ihrer Vertreter Kiemenbögen beobachtet hatte.

Innerhalb der Amphibia stellte R. Owen 1861 für jene alten Typen zwei Ordnungen auf, die er als Ganocephali und Labyrinthodonti bezeichnete. Die ersteren umfaßten sehr verschiedene paläozoische

Gattungen, die letzteren jene großen Formen der Trias, die durch ihre Faltenzähne gekennzeichnet waren. Cope faßte diese und einige kleine carbonische Formen, die inzwischen von Dawson als *Microsauria* beschrieben worden waren, als »Stegocephali« zusammen. Der Name war richtig gewählt, denn alle diese Formen waren in auffälligster Weise durch ein geschlossenes Schädeldach charakterisiert, das keinerlei Andeutungen von Durchbrüchen in der hinteren Schädelregion erkennen ließ. Von Cope und allen folgenden Autoren sind dann diese Stegocephali als Unterabteilung der Amphibien aufgefaßt und mit den Urodelen und Anuren als Ordnung auf eine Stufe gestellt worden.

Eine speziellere Einteilung der Stegocephala durch Cope suchte dann namentlich Zittel¹ zu bessern, der bei ihnen drei Unterordnungen, der Lepospondyli (Hülsenwirbler), der Temnospondyli (Schnittwirbler) und der Stereospondyli (Vollwirbler) unterschied. Leider trug auch diese Einteilung nur gewissen Differenzen, nicht aber den gegenseitigen Beziehungen dieser Formen Rechnung, und alle wurden als echte Amphibien betrachtet. Daß Hermann Credner gelegentlich der Beschreibung der permischen Tetrapoden des Plauenschen Grundes jene Stegocephalen und einige primitive Reptiltypen als Eotetrapoda zusammenfaßte, hat eine Änderung des ganzen Systems nicht herbeigeführt, da in den Eotetrapoda zu heterogene Typen zusammengefaßt waren.

Georg Baur², der 1896 eine kleine phylogenetische Studie über die Stegocephalen schrieb, sagt »The Stegocephali are vertebrates, with gills in the young stages and lungs in the adult, and are therefore placed among the Batrachia.« Dieses Merkmal allein kann aber heute nicht mehr als entscheidend für diese Zugehörigkeit gelten. Wir kennen jetzt sogar verschiedene Batrachier, deren Entwicklung ohne das Larvenstadium der Kaulquappe und infolgedessen auch ohne Kiemenbildung vor sich geht. Mit mehr Recht legen wir wohl jetzt allgemein das Hauptgewicht auf den Bau des Schädels. Charakteristisch für die Amphibien scheint mir daran namentlich eine relativ geringe Zahl von Knochen, der doppelte *Condylus occipitalis*, ein großes Parasphenoid, ein großer Schädeldurchbruch in der postorbitalen Region und der Mangel deutlich ausgeprägter Epitoccalecken. Außerdem sind dünne Wirbel und kurze einköpfige Rippen für die Amphibien typisch.

Für die Reptilien dagegen kann als typisch gelten im Schädel der Besitz mindestens eines Paares von Durchbrüchen in der Schläfenregion, ein dreiteiliger oder einfacher in jedem Falle basioccipitaler *Condylus*, ein schwaches Hervortreten der epitoccalen Schädelecke, eine schwache

¹ C. v. Zittel, Handbuch der Paläontologie. III S. 369.

² G. Baur, The Stegocephali, a phylogenetic study. *Anatom. Anz.* XI. Nr. 22. (1896.) p. 658.

Ausbildung des Parasphenoids, eine reiche Entfaltung von Knochen im Schädelbau und eine kräftige Ausbildung aller Knochen im ganzen Skeletbau. Alle sonstigen Differenzen scheinen in ihrem phyletischen Entwicklungsgange schwankend und deshalb in systematischer Hinsicht weniger wesentlich zu sein.

Daß nach diesen wohl allgemein anerkannten Gesichtspunkten eine glatte Einreihung auch nur eines einzigen der ältesten Tetrapoden in die Amphibien oder Reptilien nicht möglich war, sondern ihre Zuteilung zu einer dieser Klassen nur durch einseitige Betonung einzelner Merkmale möglich wurde, ist allgemein bekannt.

Seit einer langen Reihe von Jahren habe ich mich bemüht, vor allem den anatomischen Bau jener ältesten Formen klarer zu stellen, um für ihre stammesgeschichtliche Beurteilung eine solidere Grundlage zu gewinnen. Bevor ich eine Zusammenstellung der Ergebnisse in dem von mir vorbereiteten Lehrbuche gehe, möchte ich die Gesichtspunkte zur allgemeineren Diskussion stellen, die mir für die systematische Beurteilung der ältesten Tetrapoden leitend schienen. Veranlaßt wurde diese Darlegung noch durch die interessanten Funde carbonischer Tetrapoden, von denen uns soeben B. Williston eine kurze Notiz gebracht hat³.

Den Bemühungen, die ältesten Tetrapoden entweder den Amphibien oder den Reptilien einzureihen, steht vor allem der Umstand entgegen, daß sie ein geschlossenes stegales (*Jke*) Schädeldach besitzen⁴. Auch

³ S. W. Williston, »The oldest known Reptile »*Isodectes punctulatus*« Cope. Journ. of Geology Vol. XVI. Nr. 5. 1908. Chicago. — Derselbe, *Lysorophus* a permian urodele. (Biol. Bull. Vol. XV. Nr. 5. Oct. 1908. p. 229.)

⁴ Gaupp hat in seiner Schrift Beiträge zur Morphologie des Schädels III, Zur vergleichenden Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. Morphol. Arbeiten, herausgeb. v. Gust. Schwalbe, IV (1), S. 121, den Gegensatz zwischen dem geschlossenen Schädeldach eines Stegocephalen und dem mit Jochbögen konstruierten Schädeltypus der höheren Tetrapoden scharf hervorgehoben und ersteren als stegocrotaph, letzteren als zygocrotaph bezeichnet. Das sind unangenehme Wortbildungen, die namentlich in den terminologischen Kombinationen, wie »Monozygocrotaph« fast unaussprechlich werden. Das allein schreckt wohl schon ab diese Bezeichnungen zu übernehmen, indes bestimmt mich dazu auch ein sachlicher Grund. G. Baur sowohl wie E. Gaupp verwenden den Begriff des geschlossenen Schädeldaches (stegocrotaph Gaupp) ebenso für Stegocephalen wie für Schildkröten vom Typus der *Chelone*. Das sind aber total verschiedene Schädelbildungen. Gegenüber dem doch primär geschlossenen Stegocephalen-Schädel ist der der Cheloniden äußerst spezialisiert und im besonderen die Überdachung der Schläfenregion in dem vorher zygocrotaphischen Schädel lediglich durch eine caudane Ausbreitung der Parietalia zustande gekommen. Bei diesbezüglicher Verwendung würde der Bezeichnung stegocrotaph nur noch eine habituelle, aber keinerlei morphologische Bedeutung mehr zukommen.

Ich habe demgegenüber den Schädeltypus der Stegocephalen, bei dem die Schläfenregion vollständig durch ihre spezifischen Deckknochen überdacht ist, als

die ältesten, bestimmt ausgeprägten Reptilien lassen uns nicht im Zweifel darüber, daß sie von »Stegocephalen«, d. h. wie ich mich vorsichtiger ausdrücken will, von Vorfahren mit stegalem Schädeldach abstammen.

Ein Blick auf die in Fig. 1 und 2 gegebenen Schädelbilder überzeugt wohl zunächst davon, daß man derartige Formen schon wegen ihres Schädelbaues weder den Amphibien noch den Reptilien zurechnen kann.

Nun war der nächstliegende Ausweg aus diesem Dilemma, alle jene älteren Formen mit stegalem Schädelbau als eine besondere Klasse der Tetrapoden, eben als Stegocephalia zusammenzufassen. In diesem

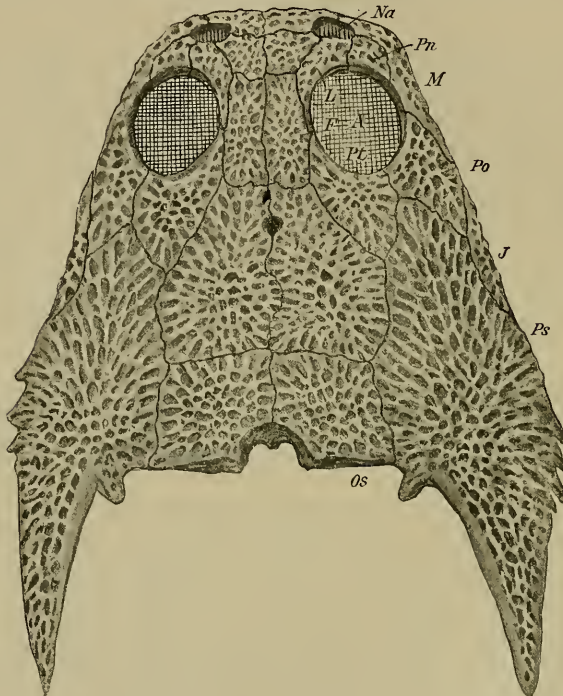


Fig. 1. *Diceratosaurus* Cope. Größe $\frac{3}{4}$. Carbon Linton, Ohio (nach Jaekel). Na, Nasenlöcher; L, Lacrymalia; Pn, Postnasalia; M, Maxillaria; F, Frontalia; Pt, Postfrontalia; Po, Postorbitalia; J, Jugalia; Os, Occipitalia superiora, davor die Parietalia mit der Epidyse, die Frontalia, die Nasalia und die Prämaxillaria.

Sinne hatte ich selbst die Stegocephalia früher als einheitliche und selbständige Klasse aufgefaßt und auch in meinen Verlesungen als solche

»stegal«, alle andern, in denen das Dach unterbrochen und zwischen diesen »Durchbrüchen« oder Gruben und Lücken, durch Joche oder Brücken gestützt ist als »zygal« bezeichnet. Daraus ergeben sich dann die einfachen Bezeichnungen monozygal und dizygal für die beiden Hauptformen des Reptilienschädels. Wenn man für die Überdachungsart der Schläfenregion der Cheloniden eine besondere Bezeichnung für nötig hält, so könnte man dafür wohl das Wort »tegal« bilden.

bezeichnet. H. Schwarz hat in seiner zitierten Arbeit diese Auffassung auch in die Literatur übernommen. Zieht man nun aber die Differenzen ihres stegalen Schädelbaues und ihre sonstigen Organisationsverhältnisse in Betracht, so können wir unmöglich alle jene Formen unter einen Hut bringen.

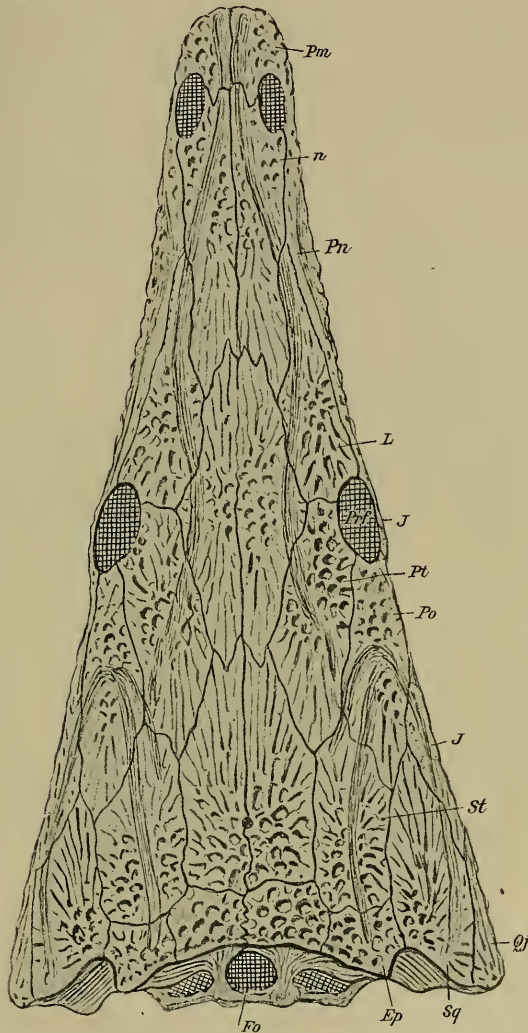


Fig. 2. Schädel eines Hemispondylen, *Trematosaurus brauni* Burm. aus dem oberen Buntsandstein von Bernburg. Nach Jaekel. *Pm*, Prämaxillaria; *n*, Nasalia; *Pn*, Postnasalia; *L*, Lacrymalia; *J*, Jugalia; *Pt*, Postfrontalia; *Po*, Postorbitalia; *St*, Supratemporalia; *Sq*, Squamosa; *Qj*, Quadratojugalia; *Ep*, Epiotica; *Fo*, Foramen magnum.

Die Zusammensetzung der Fig. 1 und 2 abgebildeten stegalen Schädel weist sehr bedeutende Differenzen auf, die sich durch Hinzuziehung weiterer Formen noch erheblich vermehren ließen.

Zieht man diese Differenzen in Betracht, so bleibt dem Begriff stegocephal oder stegal kein höherer Wert mehr als seinem Gegensatz einer Schädelbildung mit Durchbrüchen. Da wir den verschiedenen Arten dieser Durchbrüche einen so hohen systematischen Wert beimessen, daß wir ihre Unterschiede mit in erster Linie für die Unterscheidung der Klassen benützen, so werden wir auch den verschiedenen Arten des stegalen Baues einen hohen systematischen Wert nicht absprechen können. Dazu kommt, daß sich in der Anlage der einzelnen Knochenelemente bei den jüngeren Klassen kaum so tiefgreifende Differenzen finden, wie z. B. zwischen den abgebildeten Schädeln eines *Diceratosaurus* (Fig. 1) und *Melanerpeton*. An Stelle des einen großen Deckknochens bei dem ersteren, den ich als *Perisquamosum* bezeichnete, finden wir bei *Melanerpeton* und einigen andern Formen nicht weniger als vier selbständige Knochen.

Daß die Stegocephalie als primär anzusehen ist, dafür spricht die unverkennbare Tatsache, daß auch alle Typen von Fischschädeln von stegalen Schädeldächern ausgehen.

Ein gewisser Parallelismus in der Gliederung des Schädeldaches bei Fischen und Tetrapoden läßt sich dabei nicht übersehen. Auch bei den Fischen finden sich sehr verschiedene Gliederungsarten des stegalen Schädeldaches. Man denke dabei z. B. an das Schädeldach der Placodermen, der Störe, der Ganoiden und der Dipnoer. Bei diesen glaube ich jetzt den Nachweiserbringen zu können, daß der primitive Ausgangspunkt aller dieser Schädelformen ein einheitliches Dach war, das erst unter dem Zug und der Spannung der überdachten Kopfteile in Regionen und bestimmte Knochenplatten zerlegt wurde. Die prinzipielle Übereinstimmung in der Anlage der überdachten Kopfteile hat dann über den wichtigen und konstanteren Teilen konstantere Elemente zur Selbständigkeit gebracht, während sich in andern stärkere Differenzen des inneren Baues auch in der Bildung des Schädeldaches geltend machten.

Die Frage ist nun, ob nicht auch hier bei den »Stegocephalen« analoge Verhältnisse vorliegen. Ich betone, daß es sich dabei nur um Analogien handeln kann, denn einen Fischschädeltypus, aus dem wir die Stegocephalen-Schädel direkt ableiten könnten, gibt es trotz G. Baur's entgegengesetzter Annahme⁵ meines Erachtens nicht. Gewisse Ähnlichkeiten, wie sie namentlich die Crossopterygier unter den älteren Ganoiden zeigen, sind doch noch lange keine Übereinstimmungen und erklären sich eben aus einer ähnlichen Einwirkung der inneren Schädel-

⁵ G. Baur, The stegocephali a phylogenetic study. Anat. Anz. XI. 22. 1896.

teile auf das Schädeldach und durch die prinzipielle Einheitlichkeit der Organisation des Wirbeltierkopfes. Schon der Umstand, daß das Scheitelloch bei allen Fischen in der Region der Frontalia liegt, beweist einen durchgreifenden Gegensatz in der Schädelbildung der Fische und der Tetrapoden.

Ist aber das Schädeldach der ältesten Tetrapoden auch erst sekundär durch die darunter gelegenen Schädelelemente, sowie durch die Homoplasie gleichwertiger metamerer Skelettbildungen wie der oberen Bögen und der Schädeldachknochen (Nasalia, Frontalia, Parietalia, Supraoccipitalia) gegliedert worden, dann ist es begreiflich, daß wir zunächst so große Differenzen in der Sonderung des stegalen Schädeldaches finden. In diesen würden z. T. die Differenzen zum Ausdruck kommen, die lange vor der Differenzierung des Schädeldaches in den inneren Organen vorhanden waren. Lange getrennt entwickelte Reihen als Vorfahren der bis jetzt ältesten Tetrapoden müssen wir sowieso annehmen, da die Mannigfaltigkeit der ältesten Formen aus dem Carbon auch in andern Organisationsverhältnissen sonst keine Erklärung finden könnte.

Schon die Rücksicht auf diese Mannigfaltigkeit der ältesten Formen legt es nahe, die Stegocephalie als ein Durchgangsstadium der Schädelbildung aller Formenreihen älterer Tetrapoden anzusehen und den Schwerpunkt ihrer systematischen Verwertung in der spezifischen Gliederung der stegalen Schädelformen zu suchen.

Geben wir damit die Vorstellung auf, daß die Stegocephala ein geschlossener Formenkreis seien, so gewinnen außer den Differenzen der stegalen Schädelformen vor allem die tiefgreifenden Unterschiede in der Wirbelbildung der paläozoischen Tetrapoden erhöhte Bedeutung. Schon frühere Autoren und namentlich Zittel haben diesen Differenzen großen Wert in systematischer Hinsicht beigemessen, dieselben aber doch nicht zur Sonderung höherer Einheiten für ausreichend erachtet. Allerdings waren damals auch die ziemlich komplizierten Verhältnisse des Wirbelbaues der ältesten Tetrapoden noch nicht genügend aufgeklärt.

Der Kürze halber erscheint es zweckmäßig, hier auf eine zusammenfassende Besprechung der einzelnen in Betracht kommenden Organe zu verzichten und ihre Differenzen nur im Rahmen einer neuen Einteilung der Tetrapoden kurz hervorzuheben. Ich bemerke dabei, daß ich die Tetrapoda als einen Unterstamm der Wirbeltiere auffasse, dem ich die Fische und Tunicaten als gleichwertige Unterstämme an die Seite stelle. Auch bei dieser Gelegenheit möchte ich wieder hervorheben, daß die günstigeren Erhaltungsmöglichkeiten von Wassertieren gegenüber Landtieren wie im gesamten Tier- und Pflanzenreiche auch hier eine wesent-

lich vollkommenere Überlieferung von wasserbewohnenden als von landbewohnenden Wirbeltieren im Gefolge hat.

Ebenso wie uns fossile Pflanzen und Insekten erst im Carbon in größerer Menge und allgemeiner Verbreitung begegnen, obwohl wir für ihre vorherige Existenz einige Belege haben, liegen uns auch fossile Tetrapoden erst aus dieser Periode vor, und zwar zunächst auch nur Formen, die sich dem Wasserleben angepaßt hatten oder in dessen Nähe auf dem Lande ein amphibisches Dasein führten. Wir brauchen also kein Bedenken zu tragen, die Existenz älterer als der bisher bekannten Landwirbeltiere anzunehmen, um so mehr als die Fische und namentlich ihre ältesten Vertreter Eigentümlichkeiten aufweisen, die ihre Vorfahren nur durch einen lange andauernden Landaufenthalt erworben haben können. Natürlich sind diese Merkmale um so gründlicher abgestreift worden, je weniger sie gefestigt waren, d. h. also je früher die Rückkehr zu dem phylogenetisch noch älteren Stadium des Wasserlebens erfolgte. Die Fische haben sich also am weitesten von dem Landtiertypus entfernt, in wesentlich geringerem Maße *Ichthyosaurus* unter den Reptilien und die Cetaceen unter den Säugetieren.

Ich teile also zunächst im

Stamm **Vertebrata**

Unterstämme: A. Tetrapoda. B. Pisces. C. Tunicata.

Die letzteren lassen sich als degenerierte Wirbeltiere am leichtesten im System unterbringen und phyletisch an die degeneriertesten Fischtypen (Cyclostomen, Acranier) anschließen. Eine neue auf den stammesgeschichtlichen Beziehungen der älteren Fischtypen basierte Einteilung der Fische will ich demnächst an anderer Stelle bringen und mich hier auf die Gliederung der Tetrapoden beschränken.

Innerhalb des Unterstammes der **Tetrapoda** kennen wir wie gesagt die ältesten Vertreter noch nicht, aber schon die bis jetzt als älteste bekannten Formen nötigen zu einer Erweiterung des bisherigen Systems der Landwirbeltiere.

Als eine Klasse für sich erweisen sich zunächst die Formen, deren Wirbel nicht in toto, sondern in Teilstücken verknöcherten, oder in unverknöchertem Zustande persistierten. Alle diese fasse ich als *Hemispondyla* nov. cl. zusammen. Ihre typischen Vertreter sind die Formen mit temnospondylem und embolomerem Wirbelbau, vor allem der bekannte *Archegosaurus*. An dieser Form ließen sich sämtliche Wirbelossifikationen von vorn nach hinten verfolgen und zeigten⁶, daß die Teilstücke der Wirbel in den verschiedenen Körper-

⁶ Jaekel, Über die Organisation von *Archegosaurus*. Zeitschrift d. deutsch. geol. Gesellsch. 1896. Heft 3. S. 511.

regionen sehr verschieden ausgebildet sind und Typen der Wirbelbildung umfassen, die man früher auf Grund einzelner Beobachtungen verschiedenen Formenkreisen als Typen zuschrieb. Die Figuren 3, A—F erläutern diese an demselben Individuum beobachteten Differenzen. Typisch für diese Wirbelbildung ist die Zusammensetzung aus zwei Abschnitten, einem vorderen, einheitlichen, dessen Ossifikationencentrum basal gelegen ist,

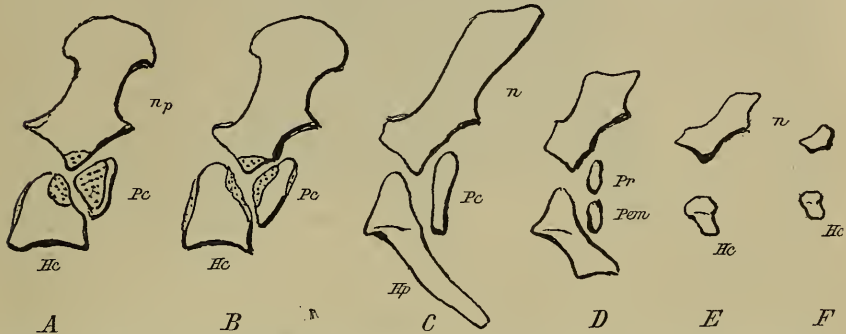


Fig. 3. Die hemispondylen Wirbelformen von *Archegosaurus decheni* Goldf. aus dem unteren Perm von Lebach bei Saarbrücken. Rekonstruiert. Die beiden ersten sind Rumpf-, die folgenden Schwanzwirbel. *Hc*, Hypocentrum; *Pc*, Pleurocentren; *np, n*, Neurapophyse; *Hp*, Hämaphyse.

dem »Hypocentrum« Gaudry's, und einem hinteren Abschnitt, in dem jederseits zwei dorsal gelegene Ossifikationscentren (»Pleurocentra«) typisch sind, aber im hinteren Teil des Körpers jederseits in ein oberes und ein unteres Stück zerfallen (Fig. 3, D). Im hinteren Teil des Schwanzes

Fig. 4.

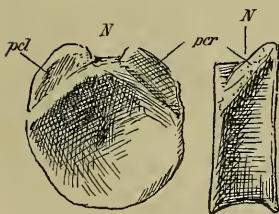


Fig. 5.

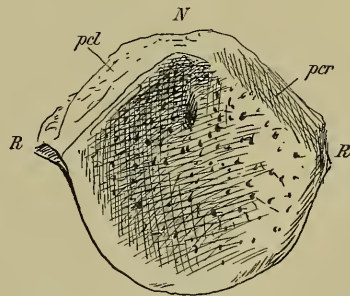


Fig. 4. Hemispondyler Wirbelkörper aus dem Carbon, der fast ganz von dem Hypocentrum gebildet wird. Die Pleurocentra ruhten bei *pcl* (*per*) links und rechts neben dem Neuralkanal (*N*) dem Hypocentrum als kleine Stücke auf und nehmen also an der Bildung des Wirbels nur geringen Anteil.

Fig. 5. Ein entsprechender Wirbelkörper eines Labyrinthodonten aus dem oberen Muschelkalk von Crailsheim, bei dem die Pleurocentra, ebenfalls zu kleinen Stücken reduziert, die Bildung des Wirbelkörpers wesentlich dem Hypocentrum überließen. *N*, Neuralkanal; *pcl* und *per*, linke und rechte Auflagerungsfläche der Pleurocentren; *R*, Rippenansätze.

unterbleibt die Ossifikation dieser hinteren Stücke bereits in einer Region, wo die vorderen Hypocentra noch zwei schwache basale Ossifikationen aufweisen (Fig. 3, F). Weiter hinten kommen auch diese nicht mehr zur Ausbildung, so daß hier die Chorda ohne Ossifikation blieb.

Während bei Formen wie *Acanthostoma* und den Branchiosauren die Chorda fast in ganzer Länge auf diesem Stadium persistierte, verstärkte sich bei andern die Verknöcherung der Hypocentra, so daß die Pleurocentren wenigstens innerhalb der Rumpfregeion an den Oberrand der Chordascheide verdrängt werden und hier als kleine keilförmige Stücke verkümmerten. Es sind das Formen, die man bisher als Sterospondyli oder Vollwirbler bezeichnete, und deren Hypocentrum man irrtümlich für den normalen Wirbelkörper hielt, während es nur deren vorderen Abschnitt vorstellt. Die hemispondyle Wirbelbildung steht, wie ich an anderer Stelle⁷ erläuterte, mit der embryonalen Wirbelbildung von Sphenodon in inniger atavistischer Beziehung, bietet aber doch in ihrer ganzen phylogenetischen Selbständigkeit und Entwicklungsrichtung keinen Konnex zu der normalen Wirbelausbildung der übrigen Tetrapoden. Schon ihre Wirbelbildung bedingt also die Selbständigkeit dieser Klasse, die in der Trias mit den Riesenformen der sogenannten Labyrinthodonten ihren Kulminationspunkt und zugleich auch ihr Ende erreichte.

I. Klasse *Hemispondylia* m.

Süßwasserbewohnende, vermutlich rückgebildete Salamander oder krokodilförmige Tetrapoden mit kurzem Hals, zwei schwach gebauten Beinpaaren, deren vorderes wohl primär 4, deren hinteres 5 Zehen aufweist, mit komprimiertem, mäßig langen Ruderschwanz. Wirbelkörper aus Hypocentrum und 2 Pleurocentren gebildet, die aber vielfach knorpelig persistierten. Schädel stegal bei kräftiger Verknöcherung mit Tremalkanälen, in der Schläfenregion mit allen bei Tetrapoden vorkommenden Deckknochen. Zähne kegelförmig, an der Basis gefaltet, auf den Vomera, Palatina und Transversa eine innere Zahnreihe bildend. Gaumen craniopalatin, mit schmalen Parasphenoid, großen Gaumendurchbrüchen, vorn gelegenen Choanen und Intermaxillargruben. Condylus occipitalis seitlich gestellt, frei vorragend, häufig unverknöchert. Rippen einköpfig, Bauchrippen schuppig, große Schuppen bisweilen über die ganze Haut verteilt. Claviculae und Interclavicula sehr große skulpturierte Platten bildend; Cleithra löffelförmig, ohne Skulptur; Scapulare groß, Coracoid in der Regel knorpelig. Becken meist mit knorpeligen Ossa pubis und schlankem Ilium an einer Sacralrippe aufgehängt. Lebensdauer vom Carbon bis zur oberen Trias.

⁷ Über die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen. Juli. Protokoll d. deutsch. geol. Ges. Bd. 56. 1904. S. 109.

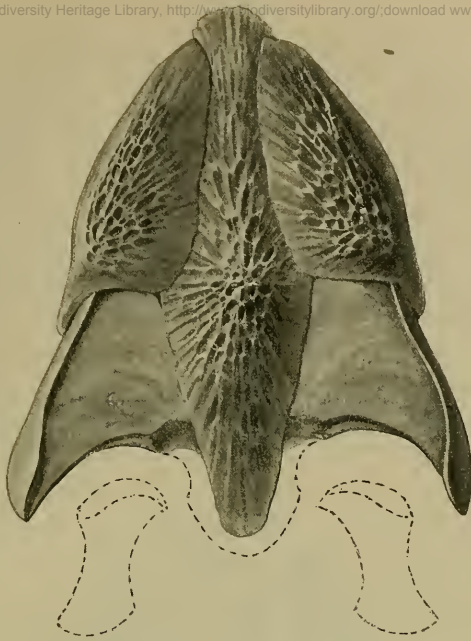


Fig. 6. Schultergürtel von *Arhegosaurus decheni* Goldf. In der Mitte die Interclavicula, vorn beiderseits die Claviculae, dahinter seitlich die löffelförmigen Cleithra, den Außenrand der dreieckigen Scapularia bedeckend. Die Coracoidea unverknöchert. Humerus punktiert, unteres Perm von Lebach bei Saarbrücken. Größe etwa $\frac{1}{2}$.

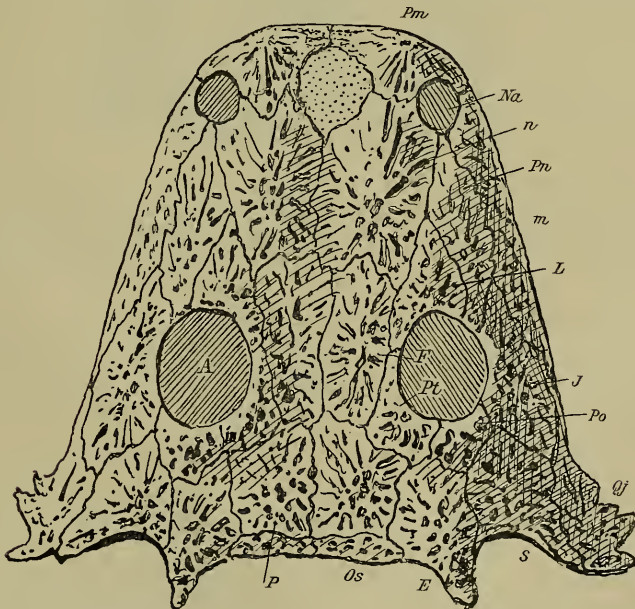


Fig. 7. Schädeldach von *Acanthostoma vorax* Cred. Nat. Größe. Unteres Perm von Nied. Häßlich b. Dresden. Orig. Geol. Pal. Inst. Leipzig. Buchstabenbezeichnungen wie in früheren Figuren (S. 196).

1. Ord. Branchiosauri.

Kleine, salamanderartige Formen mit flachem, breitem, vorn gerundetem Kopf, reduzierter Wirbelverknöcherung, schuppiger Haut. Carbon und Perm.

Hierher die Familien:

Branchiosauridae (*Amphibamus* Cop. im Carbon, *Apateon*, *Protriton*; *Branchiosaurus*, *Pelosaurus* im Perm), Discosauridae, Melanerpotontidae, Acanthostomidae.

2. Ord. Sclerocepholi.

Krokodilförmige, ziemlich große Hemispondylen, mit kräftig skulpturierten, vorn verjüngtem Schädeldach mit nackter Haut, aber schmalen

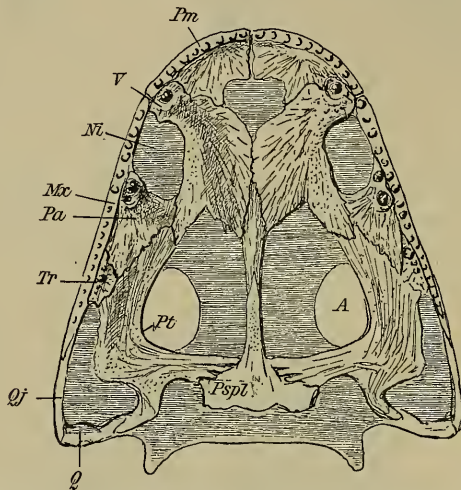


Fig. 8. Gaumenfläche von *Acanthostoma vorax* Cred. Größe $\frac{2}{3}$ (nach Jaekel). *Pm*, Prämaxillen; *V*, Vomer; *Nz*, Choanen; *Mx*, Maxillaria; *Pa*, Palatina; *Tr*, Transversa; *Pt*, Pterygoidea; *Qj*, Quadratojugalia; *Q*, Quadrata und Kiefergelenk; *Psp*, Parasphenoid.

blattförmigen Bauchrippen. Zähne deutlich labyrinthodont, Hypocentra und Pleurocentra wenigstens im Rumpf verknöchert. Carbon bis Trias.

Hierher gehören die Sclerocephalidae, Archegosauridae, Eryopidae, Metopiadae, Capitosauridae.

Das phylogenetische Verhältnis der Hemispondylen ist nicht leicht zu beurteilen. Wären sie die ältesten Tetrapoden, so würde man sie wohl als deren ursprünglichste Vertreter ansehen müssen. Das ist aber nicht der Fall, da ihnen die Mehrzahl der Microsaurier im Carbon vorangeht, und sie erst im Perm weitere Verbreitung erlangen. Ihre zweifellos sekundäre Anpassung an das Wasserleben erklärt einen großen Teil ihrer niederen Organisation und läßt diese und namentlich auch die

Hemispondylie, die sekundär auch bei Ganoiden auftrat, als epistatische Hemmungen ontogenetischer Bildungsprozesse erscheinen.

Bei dieser Auffassung läßt sich auch die stammesgeschichtliche Aufeinanderfolge ihrer Formenkreise am leichtesten verstehen. Die Branchiosauriden, die mit dem einzigen *Amphibamus* Cope schon im Carbon auftreten, wären die zunächst am stärksten gehemmten Typen, aus denen dann durch Anpassung an das Wasserleben die kräftigeren Formen hervorgingen. *Acanthostoma* und *Discosaurus* leiten zu diesen krokodilförmigen Typen über, die in der jüngeren Trias mit fast meterlangen Schädeln riesige Dimensionen erreichten und auf den eignen Entwicklungswegen dieser Klasse auch in ihrem inneren Bau die höchste Organisationsstufe erreichten. Als Vorfahren anderer Tetrapoden können die Hemispondyla nicht in Betracht kommen.

Alle übrigen Tetrapoden haben einheitlich ossifizierte, also vollständige »holospondyle« Wirbelkörper. So weit dieselben durch einen stegalen Schädelbau ausgezeichnet sind und nicht unmittelbar der Organisation der Reptilien oder Amphibien zuneigen, fasse ich sie als nova classis *Microsauria* zusammen. Dieser Kreis holospondyler, stegocephaler Tetrapoden ist immer noch so formenreich, daß vielleicht später seine weitere Zerlegung notwendig werden wird. Bei unsrer noch recht mangelhaften Kenntnis ihres Skeletbaues scheint mir aber schon ein wesentlicher Fortschritt darin zu liegen, daß wir seine Vertreter klar von den Hemispondyla, den Reptilia und den Amphibia loslösen. Es gehören hierher namentlich kleine Formen aus dem produktiven Obercarbon von Ohio, Irland und aus der sogenannten Gaskohle von Nürschan in Böhmen. Die von Linton in Ohio sind von Edw. Cope⁸, die von Kilkenny in Irland von Huxley⁹ und die aus Böhmen von Ant. Fritsch¹⁰ monographisch bearbeitet worden. Ihr Erhaltungszustand muß als äußerst günstig bezeichnet werden, da in der Regel vollständige Skelette vorliegen. Leider waren namentlich in älterer Zeit die Präparations- und Untersuchungsmethoden in der Paläontologie noch zu mangelhaft, um eine endgültige Klarstellung des zumeist recht fremdartigen Skeletbaues zu ermöglichen. Die ausgezeichnete Sammlung von Linton in Ohio, die das Berliner Museum für Naturkunde besitzt, bot mir nach sorgfältiger Präparation die Möglichkeit einer gründlichen Nachprüfung vieler von Cope beschriebenen Formen. Auch von

⁸ Edw. D. Cope, Synopsis of the extinct Batrachia from the coal measures. (Rep. Geol. Survey of Ohio. Vol. II. Columbus 1875. p. 349.)

⁹ Th. Huxley, Description of Vertebrate-Remains from the Jarrow Colliery, Kilkenny. Transact. R. Irish Acad. Dublin 1867.

¹⁰ Ant. Fritsch, Die Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag 1883 u. folg.

Nürschan brachte ich während meines Berliner Aufenthaltes wertvolles Material zusammen, das die Untersuchungen von A. Fritsch in einigen

Fig. 10.

Fig. 9.

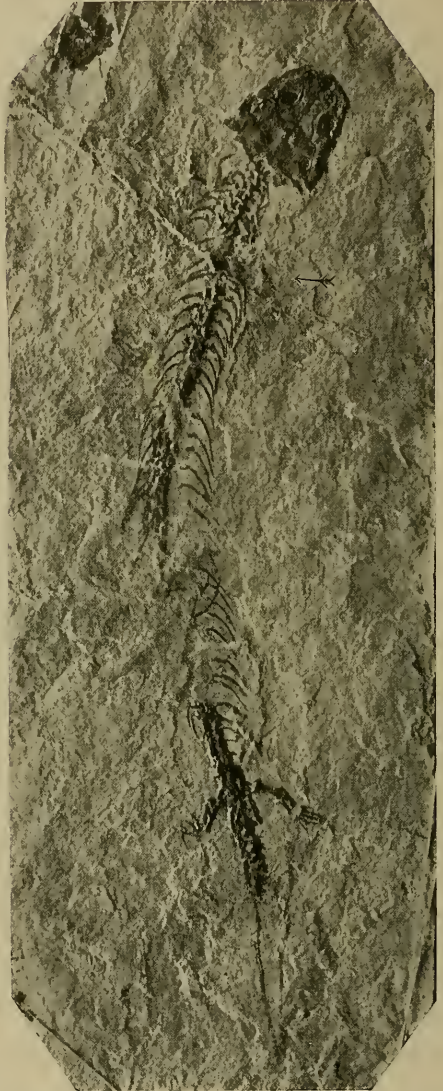


Fig. 9. *Apateon pedestris* H. v. Meyer. Ein Branchiosauride aus dem unteren Perm von Odershausen in der Pfalz. Nat. Größe. Rückenseite. (Orig. Museum Berlin.)
Fig. 10. *Microbrachium pelecani* Fritsch. Nat. Größe. Schädel etwas breit gedrückt, mit deutlichen Augenhöhlen, sehr kleinen Vorderbeinen am 8. Wirbel bei →, und unverknöcherten Schwanzwirbeln. Oberstes Carbon. Nürschan, Böhmen. (Orig. Museum Berlin.)

wichtigen Punkten ergänzen kann. Einen Teil dieses wertvollen Materiales, nämlich die Wirbelbildung einiger dieser Formen, habe ich Herrn

Fig. 11.

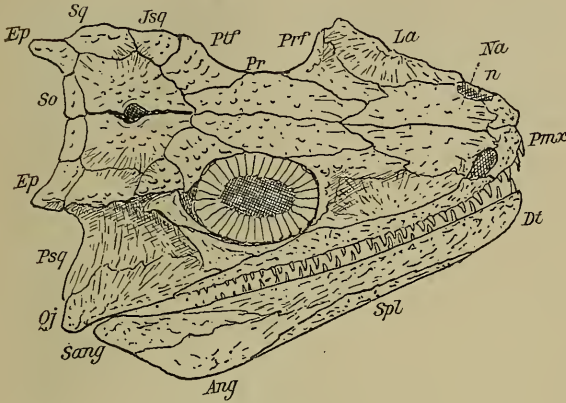


Fig. 12.

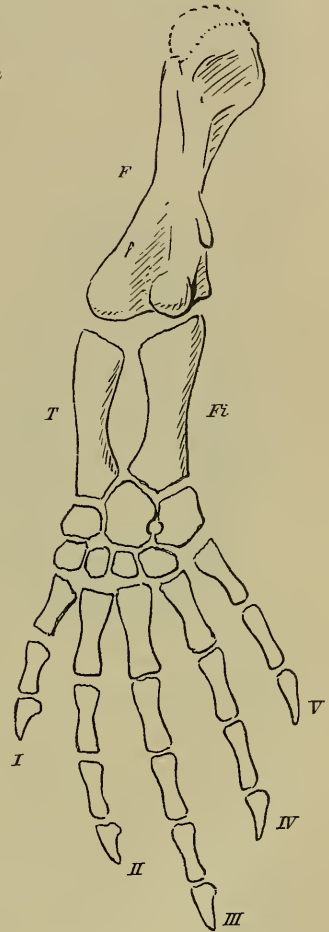


Fig. 13.

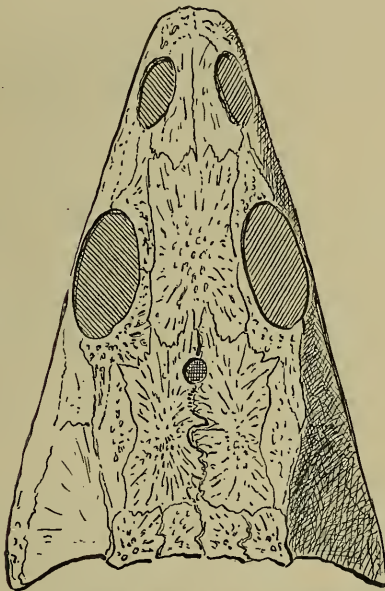


Fig. 11. Seitenansicht eines schief zusammengedrückten Schädels von *Gephyrostegus bohemicus* Jkl. aus dem obersten Carbon von Nürschan in Böhmen. $\frac{2}{3}$ nat. Größe. (Nach Jaekel.)

Fig. 12. Linker Fuß von *Scincosaurus crassus* Fritsch mit dem ältesten bisher bekannten Tarsus. Größe $\frac{4}{1}$. Oberstes Carbon. Nürschan, Böhmen. (Orig. Museum Berlin.)

Fig. 13. Schädel von *Ptyonius* sp. Cope. Restauriert, aus dem Carbon von Linton, Ohio. (Orig. Museum Berlin.) Größe 5:1.

Hugo Schwarz¹¹ zur näheren Untersuchung anvertraut. Aus seinen soeben veröffentlichten Ergebnissen hebe ich hervor, daß er zwei verschiedene Wirbeltypen gegenüber stellte, den einen am meisten verbreiteten bei den Aistopoden, Ptyoniden und den Ceraterpetontiden dadurch ausgezeichnet, daß die oberen Bögen mit dem Wirbelkörper verschmolzen sind, und Intercentren fehlen, den andern, bei Microbrachiden und Hylonomiden und andern durch eine Trennung beider und das gelegentliche Vorkommen von Intercentren im Schwanz aus-

Fig. 14.

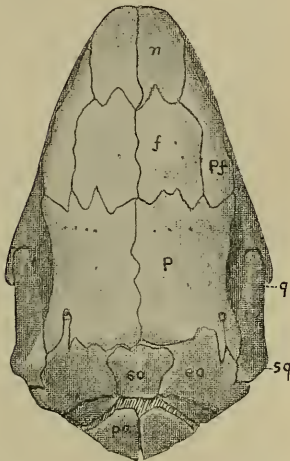


Fig. 15.

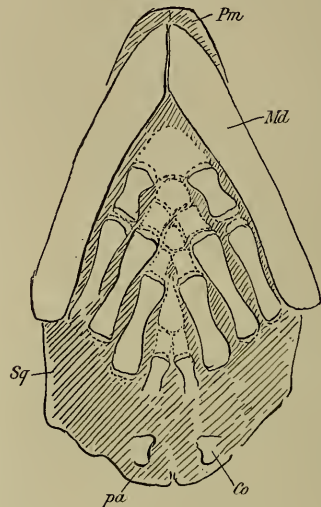


Fig. 14. Schädel von *Lysorophus tricarinatus* Cope. Größe $2\frac{1}{1}$ aus dem Perm von Illinois nach S. Williston. *n*, Nasalia; *f*, Frontalia; *Pf*, Lacrymalia (Präfontalia aut.); *P*, Parietalia; *so*, Supraoccipitalia; *eo*, Epitotica; *Sq*, Squamosa; *q*, Stelle des Kiefergelenkes; *Pa*, Proatlas.

Fig. 15. *Lysorophus tricarinatus* Cope. Derselbe Schädel wie Fig. 14, von unten nach Willistons Abbildung restauriert, um die Ausbildung des Kiemenkorbes zu zeigen.

gezeichnet. So weit meine Untersuchungen an diesem Materiale reichten, kommen auch bei *Microbrachium* Sonderungen der oberen Bögen vom Wirbelkörper vor, und den echten Intercentren kann ich eine primäre Bedeutung in der Wirbelbildung überhaupt nicht zuerkennen. Bezüglich der letzteren sind weitere Untersuchungen erforderlich, aber folgende Formenkreise scheinen mir innerhalb der Microsauria schon jetzt auf systematischen Wert berechtigten Anspruch zu haben.

¹¹ Hugo Schwarz, Über die Wirbelsäule und die Rippen holospondyler Stegocephalen (Lysopondyli Zitt). Beitr. z. Paläont. u. Geolog. Österreich-Ungarns und des Orients. Wien 1908. Bd. XXI. S. 63.

II. Klasse *Microsauria* (Dawson mod. Jaekel.).

(*Lepospondyli* Zittel, *Holospondyli* Jkl.)

Kleine kurzhalssige Land oder Süßwasser bewohnende Eidechsen oder schlangenartige Tetrapoden mit stegalem, verschieden zusammengesetztem Schädeldach, diplocölen¹² Wirbelkörpern, wohl entwickelten Zygapophysen und Querfortsätzen, meist zweiköpfigen Rippen. Extremitäten zum Teil als Lauffüße wohl verknöchert, zum Teil rückgebildet oder ganz fehlend. Historische Verbreitung im Carbon und Perm.

Der von Zittel gegebene Name *Lepospondyla* bedeutet Hülsenwirbel, besagt aber damit nichts Wesentliches und Charakteristisches für diese Klasse, insofern auch bei Amphibien ähnliche dünne Hülsenwirbel vorkommen und die spezialisierterer Microsaurier nicht mehr als hülsenförmig bezeichnet werden können. Der von mir früher im Kolleg gebrauchte und von Herrn K. Schwarz auch in die Literatur eingeführte¹³ Name *Holospondyla* bedeutet nur einen Gegensatz zu den *Hemispondyla* und hatte nur Sinn, solange diese Abteilungen innerhalb der *Stegocephala* unterschieden wurden. Der Name *Microsauria*, den Dawson allerdings nur für einen Teil dieser Formengebrauchte, deutet wenigstens ein sehr charakteristisches Merkmal, die geringe Größe dieser ältesten Tetrapoden an.

1. Ord. *Haplosaurim.*

Salamander- oder eidechsenartige Formen mit vier als Geh- oder Schwimfüßen ausgebildeten fünfzehigen Extremitäten, mit dreieckigem Kopf, kurzem Hals, langem Rumpf, langem einfach skelettierten Schwanz, langen zweiköpfigen Rippen.

Hierher gehören als Familien die *Hylonomidae*, *Gephyrostegidae* und die *Microbrachidae* (einschließlich *Limmerpeton*).

2. Ord. *Urosaurim.*

Schlanke eidechsenartige Formen mit langem, seitlich komprimierten kräftig skelettierten Ruderschwanz. Füße zum Teil rückgebildet. Hierher gehören als Repräsentanten selbständiger Unterordnungen die *Scincosauridae*, die *Urocordylidae* und die *Ophiderpetonidae*.

3. Ord. *Aistopodi Miall*

Fußlose, schlangenartige, langgestreckte Formen mit einfach gebauten Wirbeln, spitzem Kopf, einfachen einköpfigen Rippen.

Hierher gehören die *Dolichosauridae* und *Molgophidae*.

¹² Gewöhnlich bezeichnet man diese vorn und hinten ausgehöhlten Wirbelkörper als »amphicöl«. *Amphi* bezieht sich aber auf den Umfang, *amphicöl* könnte also nur die seitliche Einbuchtung von Wirbelkörpern bedeuten.

¹³ cf. 11 des Lit. Verz.

4. Ord. Nectridei Miall

Salamanderartige Vierfüßler mit breitem, durch kleinen Mund und wenig Knochen der Schläfenregion ausgezeichneten Schädel, kurzem Hals und Rumpf, langem peitschenförmigen Schwanz mit einfachen, bis zum Ende verknöcherten Wirbeln.

Hierher die drei wohl Familien repräsentierenden Gattungen *Diceratosaurus* Jkl., *Ceraterpeton* Huxley und *Diplocaulus* Cope.

Von diesen vier Ordnungen scheinen mir die sehr spezialisierten Ordnungen der Urosauri und Nectridei im Palaeozoicum ausgestorben zu sein. Die Haplosauri scheinen dagegen den Ausgangspunkt der Reptilien zu bilden. Ob die Aistopodi ausgestorben sind oder vielleicht mit den Gymnophionen in Beziehung zu bringen sind, bedarf weiterer Entdeckungen vollständig erhaltener Formen.

Daß die Microsauria schon im Carbon scharf von den Amphibien gesondert waren, beweist der soeben von Williston beschriebene Fund eines *Lysorophus* aus dem Carbon von Ohio, dessen Schädel im wesentlichen den Typus der Urodelen zeigt und sich, wie Williston erläutert und ein Blick auf Fig. 13 und 14 lehrt, schon im Carbon sehr weit von den typischen Microsauria entfernt hatte.

III. Klasse Amphibia.

Von den gegenwärtig lebenden Typen der Amphibien können wir die Anuren nur bis in das Tertiär und die Urodelen bis in die unterste Kreide zurückverfolgen. Hiernach möchte man glauben, daß die Amphibien spät entstanden seien und erst durch sekundäre Rückkehr zum Wasserleben den amphibischen Charakter angenommen hätten. Nun beschreibt aber soeben S. Williston in Chicago einen carbonischen Amphibier mit wohl entwickelten Visceralbögen und einem Schädelbau (Fig. 14), der in der Tat, wie Williston erklärt, dem der Urodelen sehr nahe steht. Wenn sich diese Auffassung bestätigt, würden also die Amphibien seit dem Carbon neben Microsauriern und Reptilien einhergehen, und nur durch die Ungunst ihrer Erhaltung würden uns ihre Vertreter noch aus dem Perm, der Trias und der Juraformation fehlen.

Charakteristisch blieb für die Amphibien außer ihrer zumeist aquatischen Ontogenie ihre holospondyle Wirbelbildung, der doppelte Condylus am Hinterhaupt, das große Parasphenoid, der große einfache Durchbruch in der Schläfenregion, der Mangel deutlicher Epitoticalcken, die einköpfigen Rippen und die Anhängung des Beckens an einem einzigen Wirbel.

IV. Klasse Reptilia.

Die Reptilien entwickeln sich allem Anschein nach im Carbon aus Microsauriern. Formen wie *Gephyrostegus*¹⁴ erläutern unmittelbar den Übergang von einem stegalen Schädeldach zu einem solchen mit zwei seitlichen Durchbrüchen (Diapsida Osborn) in der Schläfen- bzw. Wangenregion, andre einen Übergang zu den Formen mit einem Durchbruch (Synapsida Osborn). Auch in der für Reptilien charakteristischen Konzentration der Hinterhauptsgelenke an der Basis des Foramen magnum finden sich Übergänge, bei denen die Occipitalia lateralia von der Gelenkbildung zurücktreten und diese dem Basioccipitale allein überlassen. Die Zusammenziehung der beiderseitigen Palatina und Pterygoidea zu einem »pterygopalatinalen« Gaumendach¹⁵, die Kräftigung der Wirbelkörper durch Verdrängung der Chorda, und die Heranziehung mehrerer Sacralwirbel zum Ansatz des Beckens werden weitere typische Kennzeichen des Skeletbaues der Reptilien.

V. Klasse Aves.

Die Umbildung der Arme zu Flügeln, der Erwerb von Federn, die Verkürzung des Schwanzes und der Ersatz der Bezahlung durch eine Hornschnabelbildung entfernen die Vögel von den Reptilien, und zwar von den Diapsida, die nach der Annahme aller Paläontologen den Ausgangspunkt der Vögel bilden.

VI. Klasse Mammalia.

Die Säugetiere gehen von synapsiden Reptilien aus, wahrscheinlich im Perm, wo sich verschiedene Formenkreise finden, die eine Zwischenstellung zwischen Reptilien und Säugetieren einnehmen. Ihr doppelter Hinterhauptscondylus knüpft an primitive Reptiltypen an, bei denen noch wie bei Hemispondylen und Microsauriern die Occipitalia lateralia im wesentlichen zur Gelenkbildung dienen. Die Ausbildung eines doppelten »diplopalatinalen«¹⁶ Gaumens durch Zusammenschluß der Maxillaria und Palatina unter der primären Schädelbasis und den inneren Nasengang findet sich schon bei den permischen und altriadischen Anomodontiern, die aber z. T. noch die Vereinigung der äußeren Nasenlöcher und die Verschmelzung der Knochen des Unterkiefers als weitere Kennzeichen der Säugetiere vermissen lassen. Solche erfolgte bei andern jener älteren Zwischenformen, bei denen dann auch die Regulierung des Gebisses in Schneide-, Eck- und Backzähne erfolgte.

¹⁴ Jaekel, *Gephyrostegus bohemicus* n. g. n. sp. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. Bd. LIV. 1902. S. 127.

¹⁵ Jaekel, Über die Mundbildung der Wirbeltiere. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. 1906. Nr. 1. S. 29. Fig. 19.

¹⁶ Mundbildung der Wirbeltiere I. c. S. 29.

Wann die Ausbildung der Haare als äußerlich kennzeichnendes Merkmal der Säugetiere hinzutrat, wissen wir nicht, von sonstigen Hartgebilden der Haut kennen wir aber auch bei den älteren Säugetieren nichts mehr. Daß das Säugen und Lebendiggebären, sowie einige osteologische Merkmale, wie die Verschmelzung der Knochen des Schultergürtels, nur sekundär erworben wurden, lehren uns ja auch gegenwärtig noch ihre niedersten Vertreter. Jedenfalls entziehen sich die Entwicklung des Beutels als Durchgangsstadium zur Säugung und die Vervollkommnungen in der Embryonalentwicklung jeder historisch phylogenetischen Kontrolle und sollten daher auch in der systematischen Gliederung der Klasse nicht allzu sehr betont werden.

2. Weitere Beiträge zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene.

Zu Bresslaus Ausführungen in Bd. XXXIII Nr. 22/23 vom 22. Dezember 1908.

Von Ferd. Dickel, Darmstadt.

eingeg. 9. Januar 1909.

Nach den Schlußsätzen Bresslaus in seinen Ausführungen vom 22. Dezember 1908 könnte man annehmen, die Frage nach der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene sei durch seine Versuche hinsichtlich meiner Lehre in verneinendem Sinne erledigt und alle weiteren Auseinandersetzungen über den Wert oder Unwert seiner Versuche III und IV seien zwecklos. Ich will Bresslau in dieser Meinung nicht beirren, muß aber doch der Klarstellung wegen nochmals auf dieselben zurückkommen, da er der Ansicht ist, meine Einwendungen gegen dieselben seien ein »einfaches Versehen«.

Bresslau sagt S. 732: »Hätte Dickel meine Arbeit genauer gelesen, so würde er dieses Mißverständnis vermieden haben und ferner beachtet haben, daß ich bezüglich der Folgerungen aus den einzelnen Versuchen an zwei Stellen meiner Arbeit (S. 723 und 724) ausdrücklich auf mein Programm aus dem Jahre 1904 verweise. Dort (S. 69) findet sich aber der Zweck der Versuche III und IV genau so angegeben, wie ihn Dickel jetzt noch einmal wiederholt.«

Es ist richtig, daß Bresslau an genannten zwei Stellen ausdrücklich auf sein Programm von 1904 verweist und ist ebenso richtig, daß in diesem Programm der Zweck der Versuche III und IV zutreffend angegeben ist. Dort heißt es wörtlich: »Entfernen mithin die Arbeiter, obwohl sie, wie die Versuche I—III gezeigt haben, weder befruchtete von unbefruchteten Eiern unterscheiden können, noch in ihrem Verhalten durch die Form der Zellen reguliert werden, in dem einen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Jaekel Otto

Artikel/Article: [Über die Klassen der Tetrapoden. 193-212](#)