Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae

Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft

Band: 45 (1952)

Heft: 2

Artikel: Bericht der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft 31. Jahresversammlung : Sonntag, den 24. und Montag, den 25. August 1952 in Bern

Autor: [s.n.]

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-161580

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 01.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Bericht der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft
31. Jahresversammlung

Sonntag, den 24. und Montag, den 25. August 1952 in Bern

A. Bericht des Vorstandes für das Jahr 1951/52

Subventionen: Für 1952 haben wir, angesichts der wiederum stark erhöhten Druckkosten, um eine Erhöhung der Bundessubvention auf Fr. 3000.— nachgesucht. Leider konnten uns jedoch nur Fr. 2000.— zugesprochen werden. Die Schweizerische Geologische Gesellschaft hat uns einen Beitrag von Fr. 600.— zugesichert.

Zu grossem Dank sind wir verschiedenen Unternehmungen der Privatindustrie (Ciba AG. Basel, Lonza AG. Basel und Sandoz AG. Basel) sowie einem unserer Vorstandsmitglieder verpflichtet, die uns namhafte freiwillige Beiträge überwiesen haben und so wesentlich dazu beitrugen, dass unser Jahresbericht in der vorliegenden reichhaltigen Form veröffentlicht werden konnte.

Jahresrechnung: Die Rechnung für das Jahr 1952 schliesst leider wiederum defizitär ab. Die Betriebsrechnung weist einen Passivsaldo von Fr. 322.50 auf, die Vermögensrechnung eine Verminderung um Fr. 482.55.

Mitgliederbestand: Die Mitgliederzahl erreicht heute 117 gegen 109 vor einem Jahr.

Neu in unsere Gesellschaft eingetreten sind:

Mme A. Schnorf, Lausanne
Herr R. Hantke, Rorschach
Herr M. Millioud, Lausanne
Herr R. Moore, Lawrence, U.S.A.
Herr S. N. Singh, Lucknow, India
Herr F. Sutter, Pratteln
Herr B. Wellhöfer, München
Société chérifienne des Pétroles, Petitjean, Maroc
Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Buenos Aires
Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Tübingen, Deutschland
Wintershall AG. Erdölwerke Nienhagen, Deutschland.

Diesen 11 Neueintritten stehen 3 Austritte und eine Streichung entgegen.

Vorstand: Der Vorstand hielt am 12 Juli 1952 eine Sitzung in Olten ab, in welcher die laufenden Geschäfte erledigt, die Jahresversammlung vorbereitet und namentlich die Möglichkeiten einer Reorganisation unserer Finanzlage behandelt wurden. Als Grundlage für diese Diskussion hatte das Treuhandbureau F. Burri (Biel) ein Gutachten ausgearbeitet, das die heutige finanzielle Situation und die Möglichkeiten einer Verbesserung erläutert. Wir sind Herrn Burri sen. für seine grosse, unentgeltlich geleistete Arbeit sehr zu Dank verpflichtet.

Da das Gutachten namentlich auch eine Neuordnung der finanziellen Beziehungen zur S.G.G. empfiehlt, sind wir mit dem Vorstand der S.G.G. in Fühlung getreten.

Jahresbericht: Der Jahresbericht, der im Juni 1952 erschienen ist, wurde von Herrn Dr. H. SCHAUB redigiert. Wir möchten ihm für seine Arbeit auch an dieser Stelle unseren besten Dank aussprechen.

Der Jahresbericht umfasst 113 Seiten, 2 Tafeln und nicht weniger als 68 Textfiguren. Angesichts unserer finanziellen Lage ist es nicht zu vermeiden, die Autoren zu Kostenbeiträgen heranzuziehen. Die an der Jahresversammlung in Luzern vorgetragenen 20 Beiträge behandeln Themata aus den verschiedensten Gebieten der Vertebraten- und Evertebratenpaläontologie.

Zum Schluss möchte ich allen Mitgliedern des Vorstandes für die mir während meiner Amtstätigkeit erwiesene Hilfe herzlich danken. Ganz besonders verpflichtet bin ich unserem Sekretär und Kassier, Herrn F. BURRI, für seine zuverlässige, rasche und initiative Mitarbeit, die mir meine Aufgabe sehr erleichtert hat.

Bern, den 24. August 1952.

Der Präsident: R. F. RUTSCH.

B. Geschäftliche Sitzung

1. Nach Begrüssung der Mitglieder und Gäste verliest der Präsident den Bericht des Vorstandes über das Jahr 1951/52. Zu Ehren des verstorbenen Mitgliedes JOSEF MAYER-GRÄTER erheben sich die Anwesenden.

2. Der Sekretär-Kassier referiert über die Jahresrechnung pro 1951. Die Einnahmen belaufen sich auf Fr. 5972.85. Diesen stehen Ausgaben im Betrage von Fr. 6213.80 gegenüber. Die Bilanz schliesst bei Aktiven von insgesamt Fr. 2213.70 und Passiven von Fr. 2535.— mit einem Defizit von Fr. 322.30 ab. Gegenüber dem Passivsaldo des Vorjahres von Fr. 192.05 entspricht dies einem effektiven Rückschlag von Fr. 130.25.

Das Vermögen hat sich um Fr. 482.55 vermindert und beläuft sich auf Fr. 10 437.45.

3. Auf Antrag der Rechnungsrevisoren Dr. E. GASCHE (Basel) und F. BURRI (Biel) wird dem Kassier Décharge erteilt.

4. Dem Bericht des Redaktors ist zu entnehmen, dass der Jahresbericht pro 1951 auf Fr. 6872.— zu stehen kommt, wovon Fr. 1800.— von den Autoren zu tragen sind.

5. Der Vorstand für das Biennium 1953/54 wird wie folgt bestellt:

Präsident:	Dr. E. KUHN, Zürich.
Vizepräsident:	Dr. J. HÜRZELER, Basel.
Sekretär-Kassier:	F. BURRI, Biel.
Redaktor:	Dr. H. SCHAUB, Basel.
Beisitzer:	Prof. Dr. R. F. RUTSCH, Bern;
	Dr. E. VON MANDACH, Schaffhausen.

Als Rechnungsrevisoren werden gewählt Dr. E. GASCHE (Basel) und H. SCHAEFER (Basel).

6. Die finanzielle Lage der Gesellschaft bildete Gegenstand eines Gutachtens und einer Vorstandssitzung in Olten. Der dort gefasste Beschluss, Verhandlungen zwecks Erhöhung des Beitrages der S.G.G. an unsere Gesellschaft in die Wege zu leiten, wird von der Versammlung gutgeheissen.

7. Der Jahresbeitrag wird wie bisher auf Fr. 15.— (respektive Fr. 10.— für Mitglieder der S.N.G.) festgesetzt. Die Mitgliedschaft auf Lebenszeit kann durch einmalige Zahlung von Fr. 500.— erworben werden.

Biel, im November 1952.

Der Sekretär: F. BURRI.

C. Wissenschaftlicher Teil

1. — EMIL KUHN (Zürich): **Ein Sauropterygier aus dem Ducantal (Kt. Graubünden.**[1]) Mit 1 Textfigur.

Nachdem vor mehreren Jahren der Fund des Restes eines Pachypleurosauriden von der Stulseralp bei Bergün signalisiert werden konnte, gelangte vor kurzem wiederum ein Reptilrest aus dem Kanton Graubünden in unsere Hände. Bei der Übernahme des Naturalienkabinettes der Sekundarschule Davos-Platz stiess Sekundarlehrer H. FLURY auf das der folgenden Beschreibung zugrunde liegende Fundstück. Laut einer Notiz stammt es aus dem Ducantale. Durch die freundliche Vermittlung unseres Mitarbeiters Dr. H. BRÄM erhielten wir das Fossil zur Untersuchung nach Zürich. Den beiden genannten Herren möchte ich dafür herzlich danken.

Es liegen zwei aneinanderpassende Gesteinsplättchen vor, auf denen die zusammenhängende Partie einer leicht nach rechts gebogenen Wirbelsäule dorsal herausgewittert ist. Auf dem kleineren Plättchen finden sich sieben Wirbel samt einem Teil der zugehörigen Rippen, nebst dem Proximalende der rechten Rippe des dem vordersten erhaltenen Wirbel vorangehenden Wirbels. Das daran anschliessende Gesteinsstück enthält die neun folgenden Wirbelsegmente. Vom letzten erhaltenen Wirbel – es ist der 1. Caudalwirbel – ist nur die craniale Partie erhalten. Vor ihm liegen die drei Wirbel der Sacralregion mit ihren Rippen. Die Elemente des linken Beckengürtels sind relativ gut erhalten. Vollständig herausgewittert ist das kleine Ilium. Teilweise durch die Sacralrippen verdeckt, erkennt man die Umrisse des Pubis, während vom Ischium einzig die Gelenkpartie etwas deutlicher in die Augen fällt. Ähnlich liegen die Verhältnisse auf der rechten Seite. Allerdings ist hier das Ilium stark zerschlagen. Das Pubis ist gut sichtbar, und vom Ischium sind nur einige Trümmer vorhanden. Von den beiden Femora erhielten sich nur die stark erodierten proximalen Enden. Bei allen praesacralen Wirbeln des hinteren Teilstückes blieben die Rippen bewahrt, beim Schwanzwirbelfragment nur die proximalen Enden der Caudalrippen. Offenbar lag ursprünglich das vollständige Skelett des Sauriers vor. Man kann deshalb auf eine rasche Einbettung des Kadavers schliessen.

Wirbelsäule: Der obigen Aufzählung der erhaltenen Skelettelemente lässt sich entnehmen, dass 12 praesacrale, 3 Sacral- und 1 Caudal-Wirbel erhalten sind. Die einzelnen Wirbel haben, abgesehen von geringfügigen Verschiebungen in cranio-caudaler Richtung, ihre Verbindung untereinander bewahrt. Die Dornfortsätze sind alle abgewittert oder wie an den Sacralwirbeln und am Caudalwirbel weggebrochen. Über ihre Höhe lässt sich deswegen nichts Sicheres aussagen. Die Postzygapophysen des letzten und vorletzten praesacralen Wirbels sind abgebrochen, ebenso die rechte Postzygapophyse des viertletzten und beide Postzygapophysen des fünftletzten praesacralen Wirbels.

Der Umriss des Neuralbogens gleicht in der Ansicht von oben einer Figur, die entsteht, wenn zwei gleich grosse Parallelogramme mit je einer der kurzen Seiten so aneinandergelegt werden, dass eine bilateralsymmetrische Figur entsteht. Ihre Spitze ist nach vorn gerichtet. Der Winkel dieser Spitze ist an den vordersten erhaltenen praesacralen Wirbeln stumpf, caudalwärts nimmt seine

---

[1]) Die Georges und Antoine Claraz-Schenkung ermöglichte die Anfertigung der beigegebenen Textfigur. Für diese Unterstützung möchte ich dem Kuratorium der genannten Schenkung meinen besten Dank aussprechen.

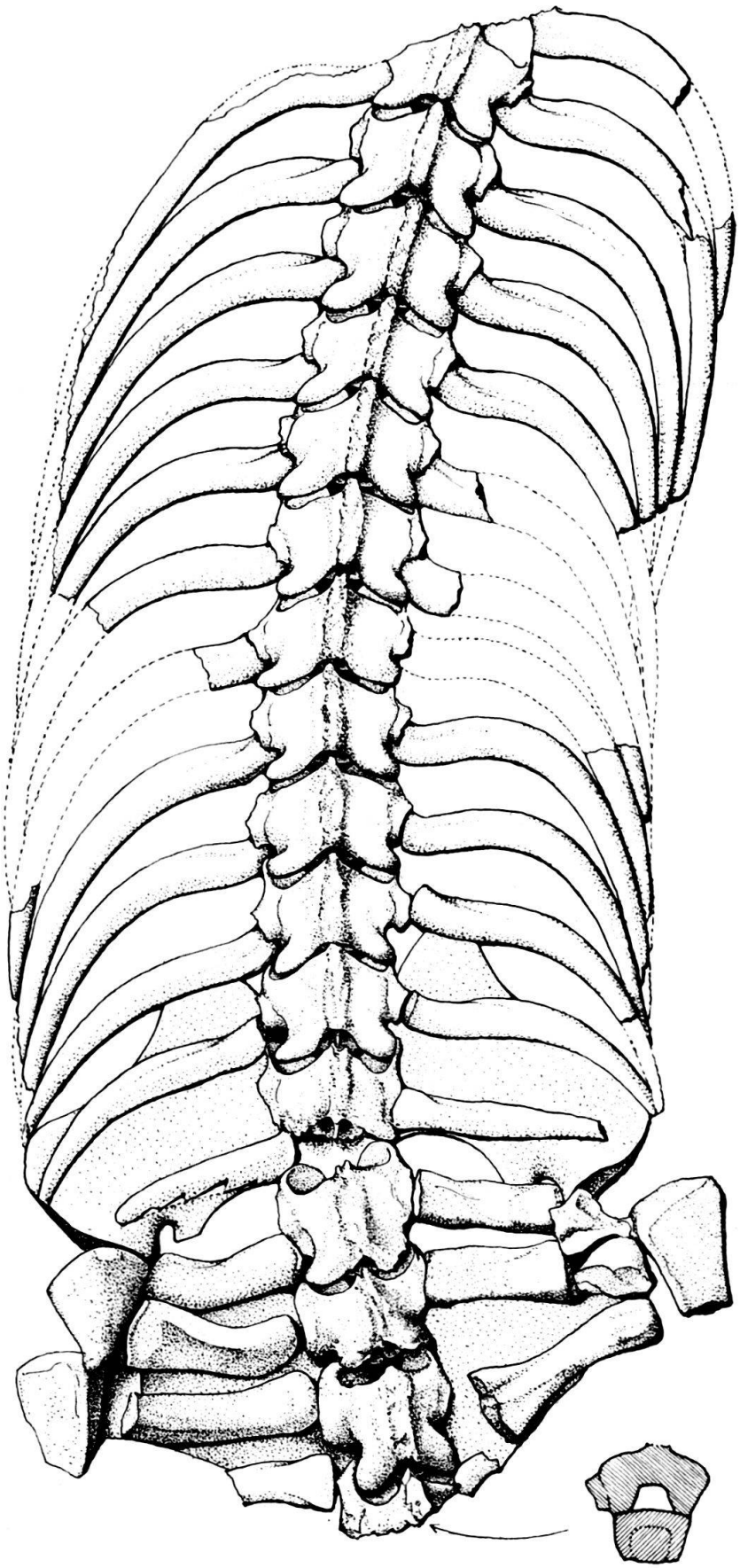


Fig. 1. *Pachypleurosaurus* ? sp. ind. Rumpfstück aus dem Ducantal (Kt. Graubünden). Ladinische ? Stufe der Trias. 2× nat. Gr.

Grösse ab. Bei den Sacralwirbeln erreicht er dagegen 180°, so dass hier die vordere Begrenzung des Neuralbogens senkrecht zur Längsachse der Wirbelsäule verläuft. Die Mitte dieser vorderen Begrenzung des Neuralbogens trägt eine nach vorn weisende kleine Spitze, die in eine Bucht des vorangehenden Wirbels passt.

Jeder Neuralbogen der praesacralen Wirbel ist durch die kräftigen Diapophysen und die Postzygapophysen gegliedert. Der Einschnitt, der Dia- und Postzygapophyse voneinander trennt, liegt ungefähr auf der Höhe der hinteren medianen Bucht des Neuralbogens. Weitaus die Mehrzahl der Praezygapophysen wird durch die Postzygapophysen verdeckt. Wo die vorderen Gelenkfortsätze sichtbar sind, wie am letzten praesacralen Wirbel, sowie am 1. und am 3. Sacralwirbel, kann man beobachten, dass die Gelenkfläche leicht nach innen abfällt. Der Gelenkfortsatzwinkel beträgt etwas weniger als 180°. Nach H. VIRCHOW (1914) gehören solche Wirbel dem Radialtypus an. Die annähernd horizontale Stellung der Gelenkflächen ermöglicht der Wirbelsäule eine ausgiebige und freie Beweglichkeit in seitlicher Richtung.

Eine weitere Eigentümlichkeit der Wirbel lässt sich an den Stellen erkennen, wo benachbarte Wirbel aus ihrem Gelenkverband gelöst wurden. Bei ihnen zeigt die Hinterseite des Neuralbogens eine kleine Grube. Am letzten und vorletzten Praesacralwirbel ist diese Vertiefung deutlich paarig ausgebildet. Zweifellos handelt es sich um ein Zygantrum, in das ein Dorn des Vorderrandes des Neuralbogens, das Zygosphen, des folgenden Wirbels hineinpasst. Diese Zygosphen-Zygantrum-Gelenkung ist ein sicheres Mittel, um eine Drehung der Wirbel um die Längsachse absolut auszuschliessen. Durch die fast horizontale Stellung der Gelenkflächen der Zygapophysen und durch das zusätzliche Gelenk wird die sagittale Flexion der Wirbelsäule sehr eingeschränkt, aber nicht völlig gehindert. Diese Versteifung der Wirbelsäule gegen eine Durchbiegung kann durch Verwendung straffer Bänder gesteigert werden.

Die Entdeckung der Zygosphen-Zygantrum-Verbindung bei den Nothosauriden gebührt B. PEYER, der sie erstmals bei *Ceresiosaurus calcagnii* PEYER beobachtete. R. ZANGERL (1935) fand sie sodann bei *Pachypleurosaurus edwardsi* (Cornalia) zwischen den Wirbeln des Rumpf-, Sacral- und vorderen Caudal-Abschnittes. Auch *Paranothosaurus amsleri* PEYER zeigt wie viele andere Nothosaurier ein Zygosphen-Zygantrum (B. PEYER, 1939). Eine solche Verbindung ist unter den Wirbeltieren relativ häufiger, als man früher angenommen hatte. Sie kommt schon bei fossilen Amphibien vor. Sie ist nicht nur für Schlangenwirbel charakteristisch. Man trifft sie auch bei einzelnen Vertretern unter den Eidechsen (vgl. C. L. CAMP, 1923). Zum wesentlichen Charakter der Rumpfwirbelsäule von *Placodus* und von *Paraplacodus* gehört dagegen eine Hyposphen-Hypantrum-Gelenkung. Hier entspringt der Gelenkzapfen (Hyposphen) am Hinterrande des Neuralbogens und passt in eine Gelenkhöhle (Hypantrum) am Vorderrand des Wirbels. Ein solches zusätzliches Gelenk haben schon gewisse fossile Amphibien ausgebildet, sodann begegnet man ihm bei Cotylosauriern und bei vielen Dinosauriern.

Sämtliche erhaltenen Rumpfrippen sind einköpfig. Die meisten haben ihre natürliche Lage zur Diapophyse verloren. Ihr Proximalende liegt etwas unter oder hinter der Diapophyse. Ungefähr eine halbe Neuralbogenbreite hinter dem Proximalende besitzen die Thoracalrippen ihren grössten Durchmesser. Sie nehmen dann distalwärts gleichmässig an Dicke ab. Ihr Distalende ist nicht verbreitert. Mit dem Rippenpaar des viertletzten praesacralen Wirbels werden die Rippen kürzer. Die Distalenden des hintersten Rippenpaares besitzen den gleichen Abstand von der Wirbelsäule wie das Acetabulum. Im Gegensatz zu den vorangehenden Rippen

sind sie nicht nach hinten gebogen, sondern sie verlaufen mehr oder weniger rechtwinklig zur Wirbelsäule nach aussen, um erst mit ihren Enden nach hinten zu biegen.

Die drei Paare von Sacralrippen sind gut erhalten, doch etwas aus ihrem ursprünglichen Verbande gelöst. Sicher ist es, dass sich ihre proximalen Enden untereinander nicht berühren; die distalen Enden convergieren. Das 1. Sacralrippenpaar verläuft schräg nach hinten, um sich mit seinem Distalende wieder nach vorn zu krümmen. Das 3. Paar war offenbar schräg nach vorn gerichtet. Das 2. Sacralrippenpaar ist distal verbreitert.

Von den 1. Caudalrippen hat man den Eindruck, dass sie quer zur Längsachse der Wirbelsäule nach aussen standen. Ihre Distalenden sind nicht erhalten.

Ob an der Bildung der Gelenkfortsätze für die Sacralrippen auch die Wirbelkörper teilnehmen, ist aus dem vorliegenden Funde nicht ersichtlich Den Querschnitt des Rückenmarkkanals des 1. Caudalwirbels zeigt Fig. 1.

Weder Wirbel noch Rippen weisen äusserlich pachyostotische Veränderungen auf.

Beckengürtel und Reste der Hintergliedmassen: Das linke Ilium ist relativ gut erhalten, während sein rechter Partner zerschlagen ist. Das Ilium ist recht klein. Seine cranio-caudale Ausdehnung beträgt nur ungefähr eine Wirbelkörperlänge. Der Umriss bildet von oben gesehen ein unregelmässiges Viereck, dessen längere Diagonale von vorn nach hinten verläuft Die längste Seite befindet sich hinten und innen. Die beiden aussen liegenden Seiten sind ungefähr gleich lang.

Beim Pubis blicken wir auf die Dorsalseite. Sein kräftiges Gelenk hat sich am besten konserviert. Beide Schambeine zeigen einen deutlichen Obturatoriumsschlitz. Vom Ischium sind nur einige lädierte Teile sichtbar; der Gelenkteil scheint ebenfalls kräftig zu sein.

Von den beiden Femora sind nur die proximalen Teile erhalten. Beide sind stark angewittert. Aus ihrer Lage kann man schliessen, dass die Hinterextremitäten nach hinten gerichtet waren. Die linke Extremität schmiegte sich dem Körper an, während die rechte etwas vom Körper abstand.

Vom Gastralapparat ist leider nichts mehr vorhanden. Auch eine Röntgenaufnahme, die dank dem Entgegenkommen von Prof. Dr. H. R. Schinz im Röntgeninstitut des Kantonsspitals Zürich angefertigt werden konnte, zeigt keine Spuren von Bauchrippen, die natürlich ursprünglich vorhanden gewesen sein müssen.

Systematische Stellung: Bei dem vorliegenden Funde handelt es sich zweifellos um den Rest eines Sauropterygiers der Unterordnung Nothosauroidea. Für die Taxonomie der Nothosauriden sind nach B. Peyer (1933) folgende Merkmale wichtig: Grösse der Temporalöffnung, Form und Länge des Humerus, Zahl der Sacralwirbel, Breite der Sacralrippen, Ausbildung des Carpus. Als taxonomisch wichtige Merkmale stehen uns für den vorliegenden Fund nur die Verhältnisse der Sacralgegend zur Verfügung. Die Wirbelform ist bei den Nothosauriden, abgesehen von der Ausbildung der Dornfortsätze, sehr gleichförmig. Ein Auseinanderhalten auch nur von Gattungen auf Grund einzelner Wirbelfunde ist vielfach unmöglich.

Der Fund vom Ducantal mit 3 Sacralwirbeln und mit Sacralrippen, die proximal nicht bis zur gegenseitigen Berührung verbreitert sind, gehört auf Grund dieser Merkmale zur Familie der Pachypleurosauriden. Diese Familie umfasst nach B. Peyer (1933) und R. Zangerl (1935) die Gattungen: *Pachypleurosaurus*, *Phygosaurus*, *Neusticosaurus*, *Anarosaurus*, *Dactylosaurus* und *Psilotrachelosaurus*. Mit Ausnahme von *Pachypleurosaurus* sind alle übrigen Gattungen

nur dürftig bekannt. R. ZANGERL (1935, p. 70) ist überzeugt, dass alle bisher beschriebenen Formen generisch identisch sind. Da jedoch wegen des mangelhaften Erhaltungszustandes eine absolute Identität nicht bewiesen werden kann, schlug er vor, die einzelnen Genera vorläufig bestehen zu lassen, bis Neufunde eine sichere Entscheidung ermöglichen werden. So sind uns für eine genauere Bestimmung des Fundes aus dem Ducantal Grenzen gesetzt.

Sollte der beschriebene Fund zur Gattung *Pachypleurosaurus* selber gehören, was meiner Ansicht nach sehr wahrscheinlich ist, so dürfte man nach den bisherigen Erfahrungen auf ein ladinisches Alter der Fundschicht schliessen. Ein Blick auf die schöne geologische Karte von H. EUGSTER und W. LEUPOLD: Mittelbünden (Blatt Landwasser) zeigt, dass im Ducantale auf der rechten Flanke Ladinien ansteht. H. EUGSTER (1923) hat in seiner Geologie der Ducangruppe auf die Übereinstimmungen der Trias mit südalpinen Verhältnissen hingewiesen. Dieser südalpine Einschlag „scheint im Ladinien nicht vorhanden zu sein". Der vorliegende Fund ermuntert, die Verhältnisse des Ladinien im Gebiete der Ducangruppe nochmals zu überprüfen.

Zusammenfassung

Aus dem Ducantale (Kt. Graubünden) wird ein Reptilrest (Teile der Rumpfwirbelsäule und des Beckengürtels) beschrieben und der Familie der Pachypleurosauriden zugewiesen.

Verzeichnis der zitierten Literatur

CAMP, C. L. (1923): *Classification of the Lizards.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. *48*, XI, p. 289—481, Fig. A—L und Fig. 1—112.

EUGSTER, H. (1923): *Ducangruppe.* Beitr. N. F. *49*, III. Abt.

PEYER, B. (1933): *Saurierwirbel aus der Lettenkohle der Schambelen.* Eclogae geol. Helv. *25*, 2, 1932, p. 277—282, 1 Textfig.

— (1933/34): *Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. VII. Neubeschreibung der Saurier von Perledo.* Abh. Schweiz. Pal. Ges. *53/4*, 130 S., 11 Taf., 14 Textfig.

— (1939): *Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIV. Paranothosaurus amsleri nov. gen. nov. spec.* Abh. Schweiz. Pal. Ges. *62*, 87 S., 8 Taf., 24 Textfig.

VIRCHOW, H. (1914): *Mechanik der Wirbelsäule des Varanus varius.* Arch. f. Anat. u. Physiol. 1914, Anat. Abt., p. 69—89, 10 Textfig.

ZANGERL, R. (1935): *IX. Pachypleurosaurus edwardsi Cornalia sp. Osteologie – Variationsbreite – Biologie.* In: B. PEYER, *Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen.* Abh. Schweiz. Pal. Ges. *56*, 80 S., 2 Taf., 44 Textfig.

---

2. — HEINRICH BRÄM (Embrach): **Ptychogaster reinachi n. sp. aus dem Aquitan des Wischberges bei Langenthal.** Mit 3 Textfiguren[1]).

Ptychogaster reinachi n. sp.

= *Emys laharpi* PICTET et HUMBERT in PORTIS (1882).

= *Ptychogaster laharpei* (PORTIS), non PICTET et HUMBERT in v. REINACH (1900).

Im Bericht der 27. Jahresversammlung der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft teilen SAMUEL SCHAUB und JOHANNES HÜRZELER die Ergebnisse

[1]) Die Georges- und Antoine-Claraz-Schenkung ermöglichte die Anfertigung der beigegebenen Textfiguren. Dem Kuratorium der genannten Schenkung möchte ich dafür bestens danken.

ihrer Untersuchungen an den Mammalierüberresten, die am Wischberg bei Langenthal aufgefunden wurden, mit. Dabei weisen sie darauf hin, dass neben Säugetierknochen auch eine Anzahl Schildkrötenpanzer zum Vorschein gekommen sind. Diese Funde stammen aus den in bunten Mergeln der unteren Süsswassermolasse (Aquitan) angelegten Gruben der Ziegel- und Backsteinfabrik AG. Langenthal. Herrn Dr. Fritz Brönnimann in Langenthal, der die Gruben regelmässig kontrolliert, ist es zu verdanken, dass eine so reiche Ausbeute an fossilem Material gesichert werden konnte. Herr Dr. Brönnimann hat nun die genannten Schildkröten zur Präparation und Bestimmung an das Zoologische Museum der Universität Zürich geschickt. Wie er mir später noch brieflich mitgeteilt hat, hat die Ziegelei ihren Betrieb eingestellt. So wird leider wieder eine der nicht allzu reichlichen Quellen fossiler Wirbeltiere versiegen!

Von den im gesamten elf Exemplaren ist leider nur ein einziges fast vollständig erhalten. Von fünf anderen sind grössere zusammenhängende Teile vorhanden und von den restlichen ist nur eine Anzahl nicht direkt aneinanderpassender Bruchstücke gesammelt worden. Es handelt sich fast ausschliesslich um Überreste von Panzern. Schädel, Arme und Beine fehlen vollständig. In einem Falle (Nr. W 11) stecken noch einige Fragmente des Innenskelettes im Steinkern drin. Diese Fossilien werden in der Heimatstube Langenthal deponiert werden.

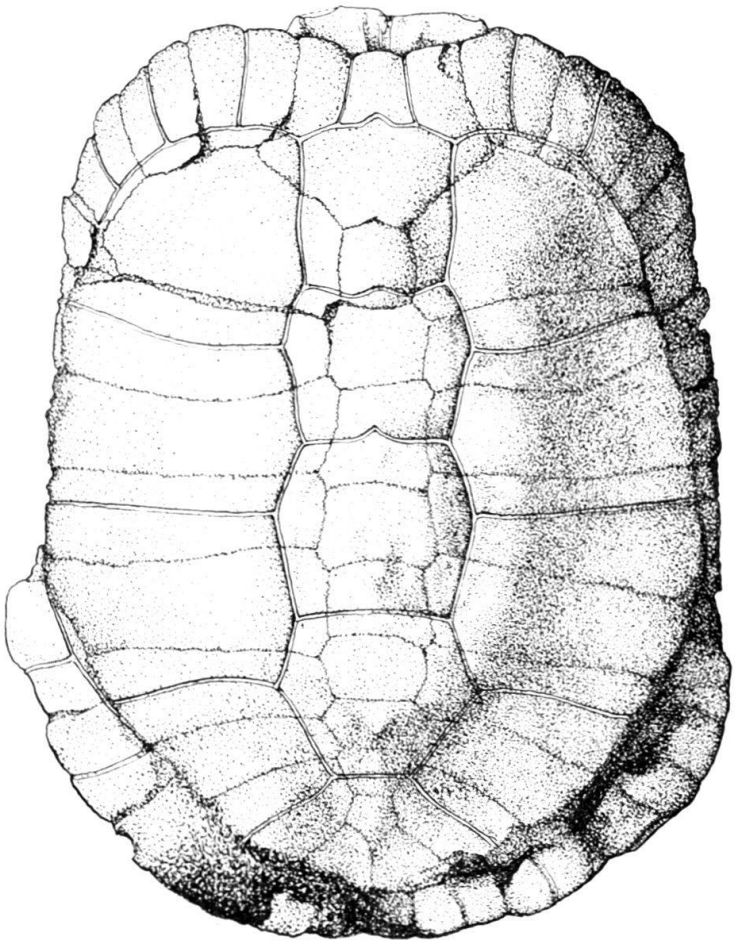


Fig. 1. *Ptychogaster reinachi* n. sp.
Aquitan des Wischberges bei Langenthal. Nr. W 1. Dorsalseite.
Heimatstube Langenthal. ½ nat. Gr.

Herrn Prof. Dr. B. Peyer, Direktor des Zoologischen Museums der Universität Zürich, sowie Herrn PD. Dr. E. Kuhn möchte ich auch an dieser Stelle für die Überlassung des Materials sowie für mannigfache Hilfe, die sie mir gewährten, meinen herzlichen Dank aussprechen. Herrn Prof. Dr. A. Bersier, Direktor des Geologischen Museums Lausanne, schulde ich grossen Dank, da er es mir ermöglichte, das Schildkrötenmaterial des Museums zu studieren. Die notwendige Präparation ist zur Hauptsache von Herrn J. Aichinger, Präparator am Zoologischen Museum der Universität Zürich, ausgeführt worden; die Zeichnungen fertigte Herr J. Mayer-Gräter † an. Beiden Herren möchte ich auch hiemit für ihre Mühe nochmals danken.

Beschreibung der Funde

Am besten erhalten ist das mit Nr. W 1 bezeichnete Exemplar. Von einigen kleinen Lücken am Hinterrande des Carapax abgesehen, ist die Theca vollständig. Durch die Fossilisation ist der Panzer offensichtlich nur wenig in seiner Gesamtform verändert worden. Der Carapax ist schwach auf die linke Seite gepresst, und das Plastron ist etwas eingedrückt. Es handelt sich um ein noch nicht ganz erwachsenes Tier, wie das aus den noch nicht vollständig verwachsenen Suturen zwischen den einzelnen Knochen hervorgeht.

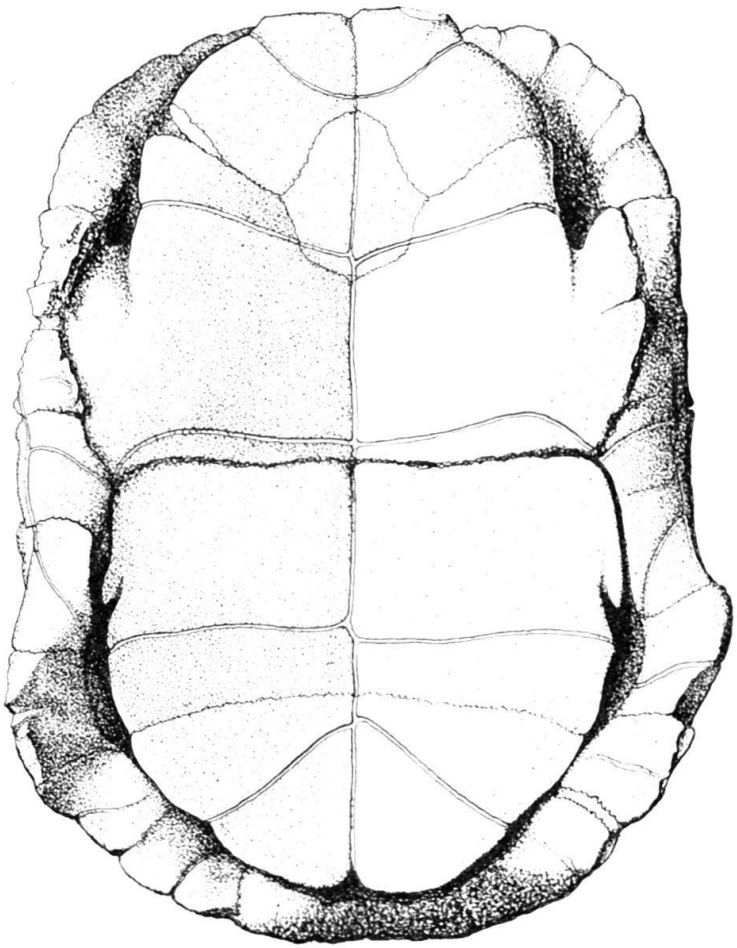


Fig. 2. *Ptychogaster reinachi* n. sp.
Aquitan des Wischberges bei Langenthal. Nr. W 1. Ventralseite.
Heimatstube Langenthal. ½ nat. Gr.

Die Gesamtlänge der Theca, gemessen vom Vorderrande des den Carapax überragenden Plastrons bis zum Hinterrande des Carapax, beträgt 205 mm; die Breite 150 mm.

Der Carapax ist im Umriss viereckig mit stark abgerundeten Ecken. Der Vorderrand ist in der Mitte eingebuchtet. An der tiefsten Stelle, vor dem Nuchalscutum, beträgt diese Einbuchtung 8 mm. Zudem ist er im Bereich des Nuchalscutums und der anschliessenden Marginalscuta fast horizontal gestellt. Auch die seitlich anschliessenden Marginalia haben noch die gleiche Lage. Dahinter, nach einer deutlichen Knickung in der allgemeinen Profillinie, steigt der Carapax etwas steiler an, um sich bald, etwa im Gebiet vom ersten und zweiten Neurale, wieder zu verflachen. Im Gebiet des sechsten Neurale erreicht er seine grösste Höhe und fällt danach jäh und ohne Unterbrechung bis zum Hinterrande ab.

Das Nuchale ist sechseckig. Sein vorderer und hinterer Rand ist konkav; die vier seitlichen Ränder sind annähernd gerade. Seine Dimensionen betragen: mediane Länge 45 mm; grösste Breite 50 mm; Vorderrand 32 mm; Hinterrand 14 mm.

Die Elemente der Neuralreihe zeichnen sich durch folgende Merkmale aus: Das erste Neurale ist oval. Seine grösste Breite erreicht es im hinteren Drittel mit 17 mm; die Länge beträgt 19 mm. Das zweite Neurale ist siebeneckig. Zwei der drei kurzen Seiten liegen seitlich vorne, die dritte links hinten. Länge 17 mm,

Breite 21 mm. Das dritte Neurale ist auch siebeneckig. Es besitzt ebenfalls drei kurze Seiten, wovon sich eine rechts vorn, die zwei andern seitlich hinten befinden. Länge 20 mm, Breite 26 mm. Das vierte Neurale ist sechseckig. Seine zwei kurzen Seiten liegen seitlich hinten. Länge 19 mm, Breite 23 mm. Das fünfte Neurale ist fünfeckig. Die eine sehr kurze Seite findet sich rechts hinten. Länge 15 mm, Breite 22 mm. Das sechste Neurale ist auch fünfeckig und hat die kürzeste Seite links vorne. Länge 15 mm, Breite 23 mm. Das siebente Neurale ist sechseckig. Vorn seitlich befinden sich die beiden kürzesten Seiten. Länge 13 mm, Breite 22 mm. Das achte Neurale ist wie das siebente sechseckig, jedoch ist es etwas kleiner. Länge 10 mm, Breite 16 mm. Es ist noch ein zusätzliches neuntes Neurale ausgebildet, das im Umriss mehr oder weniger viereckig ist. Länge 15 mm, Breite 10 mm. Das Suprapygale ist durch eine mediane Längsnaht in zwei symmetrische Teile gespalten. Niedere Höcker an der Grenze zwischen 4. und 5., auf dem 7. und auf dem 9. Neurale deuten auf eine ehemalige schwache Kammbildung hin.

Die beiden ersten Costalia sind symmetrisch. Im Umriss sind sie unregelmässig fünfeckig. Mit der kürzesten Seite grenzen sie an das zweite Neurale. Bezüglich Grösse und Form der folgenden Costalia sei auf die Tabelle sowie die Abbildungen verwiesen.

Dimensionen der Costalia von Nr. W 1.

Costale Nr.	linke Seite			rechte Seite		
	Länge[1])		Breite[1])	Länge[1])		Breite[1])
	median	lateral		median	lateral	
2	13	24 ?	68	17	20	70
3	20	19 ?	68	16	20	73
4	19	23	70	21	25	71
5	20	19	68	17	20	68
6	16	24	61	21	23	62
7	13	18	44	12	16	46
8	16	19	32	16	?	35

[1]) Fadenmasse in mm.

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, sind sie nur schwach keilförmig. Zudem korrespondieren die beiden Seiten nicht miteinander. Innerhalb der linken Reihe sind es diejenigen mit den geraden Nummern die median etwas schmäler sind; wogegen auf der rechten Seite jene mit den geraden Nummern die median etwas breiteren sind.

Die Marginalia überragen vorne das Nuchale etwas, so dass die schon früher erwähnte konkave Form des Carapaxvorderrandes entsteht. Zudem sind sie weniger steil gestellt als der übrige Teil des Carapax, so dass sie wie ein Vordach abstehen. Die seitlichen Marginalia passen sich in die allgemeine Umrisslinie ein. Ihr unterer Teil ist nach innen abgebogen, um sich mit dem Plastron in der Brücke zu verbinden. Die hintern haben die nämliche Neigung wie die angrenzenden übrigen Teile des Carapax, so dass sie dort keinen vordachartigen Rand bilden. Da der hintere Carapaxrand teilweise zerstört ist, lässt sich die Form des Pygale nicht mehr genau bestimmen. Aus den noch vorhandenen Überresten scheint hervorzugehen, dass es die angrenzenden Marginalia nicht wesentlich überragte.

Die Gestalt der Hornschilder des Carapax ist im allgemeinen noch gut zu erkennen. An einigen Stellen sind allerdings die Grenzfurchen verwischt, so dass die Rekonstruktion auf Vermutung beruht. Das gilt leider besonders für die gemeinsamen Grenzen von Marginal- und Costalscuta. Nur im Gebiet der vordern freien Marginalplatten sind sie noch gut zu erkennen. Sie verlaufen dort über die Marginalplatten. Ihr Abstand von der Sutur zwischen Marginal- und Costalplatten beträgt 5—6 mm.

Das Nuchalscutum besass eine grösste Länge von 18 mm. Vorne war es bedeutend schmäler als hinten. Vorne, am freien Rand, war es 6 mm, hinten 15 mm breit. Da zudem das erste Neuralscutum noch eine kurze Spitze nach vorne besass, bekam das Nuchalscutum eine länglich-herzförmige Gestalt.

Auch das zweite und dritte Neuralscutum hatten in der Mitte vorne eine kurze Spitze. Das vierte dagegen war durch eine gleichmässig schwach gebogene Linie vom dritten getrennt.

Da einige Stücke des hintern Carapaxrandes fehlen, kann man nur Vermutungen bezüglich der Form des Caudalscutums äussern. Auf Grund der noch vorhandenen Reste ist es wahrscheinlich, dass es doppelt war. Die beiden Caudalschilder besassen wahrscheinlich ungefähr die Ausmasse der benachbarten Marginalschilder.

Da die übrigen Hornschilder des Rückenpanzers sich durch keine erwähnenswerten Besonderheiten auszeichnen, sei auf die beigegebene Abbildung verwiesen (Fig. 1).

Das Plastron ist im Umriss oval. Seine Länge, entlang der Mittellinie gemessen, beträgt 185 mm; seine grösste Breite, über die Hyoplastra gemessen, ist 120 mm. Während der Fossilisation ist es etwas eingedrückt worden. Trotzdem lässt sich aber erkennen, dass es einst am lebenden Tier flach und nicht konkav war. Nur der Vorderlappen im Gebiet der Epiplastra war etwas nach oben gebogen. Diese vordere Aufbiegung mag ursprünglich etwa 15 mm betragen haben.

Vorder-, sowohl wie Hinterlappen sind dadurch ausgezeichnet, dass sie, von unten gesehen, die gesamte Öffnung des Carapax überdecken. Der Vorderlappen überragt auf der Mittellinie sogar den medianen Teil des Carapaxvorderrandes um 10 mm.

Die beiden Epiplastra sind unregelmässig fünfeckig. Dort wo die beiden äusseren freien Seiten zusammenkommen, gibt es eine scharfe, etwas vorspringende Ecke. Von ihr aus verläuft eine breite, nach hinten langsam sich verflachende Rinne über die Unterseite. Auf der Oberseite verläuft je ein breiter, flacher Wulst nach hinten. Zwischen diesen beiden Wülsten entsteht so eine im Profil schwach gerundete Vertiefung. Da der Knochen nach hinten dicker wird, verflacht sie sich in dieser Richtung etwas. Diese Rinne sowie die beiden seitlichen Knochenwülste sind hinten scharf begrenzt. Der Knochen wird dort plötzlich dünner, so dass ein schwacher, querstehender, nicht nach hinten überragender Epiplastralwulst gebildet wird.

Das Entoplastron ist abgerundet-sechseckig. Die beiden vorderen Seiten, die gegen die Epiplastra grenzen, sind die längsten. Jede von ihnen ist so lang wie die auf der gleichen Seite liegenden beiden hintern zusammen. Seine Länge beträgt 35 mm, seine Breite 26 mm.

Die beiden Hyoplastra haben eine gemeinsame Grenzlinie von 37 mm. Ihre grösste Länge seitlich beträgt 69 mm. Lateral nehmen sie mit ihrem vorderen Drittel teil an der Bildung der vorderen Panzeröffnung, wogegen die beiden hinteren Drittel sich mit dem Carapax verbinden. Diese Verbindung der Hyoplastra mit dem Carapax besteht in einer festen knöchernen Sutur. Es lässt sich das ganz

eindeutig erkennen. Diese Suturen zwischen den Hyoplastra und den jederseitigen Marginalia vier bis sechs waren so fest, wie die zwischen irgendwelchen andern, sicher miteinander verwachsenen Knochen des Panzers.

Die Hypoplastra sind viereckig, sogar fast quadratisch. Lateral nimmt knapp die hintere Hälfte an der Bildung der hinteren Schalenöffnung teil. Der vordere Teil ist mit den Marginalia sechs und sieben in Verbindung. Hier waren aber offenbar die Knochen nicht miteinander verwachsen, sondern durch Bindegewebe verbunden. Es geht das daraus hervor, dass im fossilen Zustand hier beidseitig die Knochen stark gegeneinander verschoben sind. Die Hypoplastra sind gleichmässig gegen das Innere des Panzers verlagert. Sicherlich war die Naht zwischen Hyoplastra und Hypoplastra ebenfalls durch Bindegewebe gebildet. Es ist das hier nicht ganz so deutlich nachzuweisen, da keine stärkeren Verschiebungen auftraten.

Die beiden Xiphiplastra haben einen äussern freien Rand, der stark abgerundet ist. Hinten sind sie median nur ganz schwach eingebuchtet. Ihre hintersten Punkte liegen nur 3 mm weiter hinten als das hintere Ende der gemeinsamen Naht.

Der hintere Teil des Plastrons, von den Hypoplastra an, war also offenbar gegenüber dem übrigen Panzer beweglich. Schon seine grosse Breite und Länge weist darauf hin, dass es so war. Er nimmt ja die ganze hintere Öffnung des Carapax ein. Da dieser zudem hinten stark nach abwärts gebogen war, anderseits nur eine kaum angedeutete seitliche Aufbiegung im Gebiet der Marginalia acht und neun zeigt, musste – schon damit Beine und Schwanz herausgestreckt werden konnten – der hintere Teil des Plastrons beweglich gewesen sein. Auch die Beobachtung, dass bei andern Exemplaren, die zur nämlichen Art gehören, der hintere Teil des Plastrons, von den Hypoplastra an, fast immer verloren ist, auch wenn die übrigen Panzerteile noch recht gut erhalten sind, weist auf diese Beweglichkeit hin.

Das Plastron war durch sechs Paar Hornschilder bedeckt, deren Grenzfurchen sich im allgemeinen gut erhalten haben. Die Gularscuta bedeckten auf der Unterseite des Plastrons ein Gebiet, das annähernd die Form eines rechtwinkligen Dreieckes besitzt. Nur ihre längste Seite, die Grenzfurche gegen die Humeralscuta, war etwas nach hinten ausgebogen. Sie lagen vollständig den Epiplastra auf. Ihre hinterste Spitze lag ca. 2 mm vor dem Entoplastron. Die im Umriss unregelmässig viereckigen Humeralscuta bedeckten Teile der Epiplastra, des Entoplastrons und der Hyoplastra. Die mit den Pectoralscuta gemeinsame Grenzfurche überschneidet noch den hintersten Teil des Entoplastrons. Von der Stelle, wo die beiden Humero-Pectoralfurchen sich treffen, beträgt der Abstand bis zur hintersten Spitze des Entoplastrons 3 mm. Die Pectoralscuta waren, mit Ausnahme dieses kleinen Stückes über dem hintern Ende des Entoplastrons, vollständig den Hyoplastra aufgelagert. Lateral lässt sich im Gebiet der Brücke die Grenzfurche nicht überall ganz sicher erkennen. Soweit sie aber noch sichtbar ist, fällt sie ziemlich genau mit der Sutur der Hyoplastra und der Marginalia zusammen. Die Abdominalscuta bedeckten vorwiegend die Hypoplastra. Nur vorne überlagerten sie noch etwas die Hyoplastra. Die Pectoral-Abdominalfurche verläuft demzufolge vollständig über diesen. Median beträgt ihr Abstand von deren Hinterrande 3 mm. Dieser Abstand nimmt gegen die Seiten noch zu und erreicht mit 8 mm seinen grössten Wert. Von dieser Stelle an biegt die Furche bogenförmig nach hinten, um genau dort, wo jederseits das Hyo- und das Hypoplastron mit dem sechsten Marginale zusammenstossen, zu enden. Die laterale Grenze der Abdominalscuta verlief sehr wahrscheinlich am Aussenrand der Hypoplastra. Das lässt sich nicht direkt beobachten, aber es geht schon aus dem seitlichen Verlauf

der Pectoral-Abdominalfurche hervor. Die Femoralscuta bedeckten ungefähr zu gleichen Teilen die Hypo- und die Xiphiplastra. Die Analscuta waren annähernd kreissektorenförmig. Der Winkel zwischen ihrer gemeinsamen Naht und der Femoral-Analnaht betrug 55°.

Die Beziehung der Hyo- und Hypoplastra einerseits und der Pectoral- und Analscuta anderseits, scheint nun zunächst der früher geäusserten Ansicht von der Beweglichkeit des hinteren Plastronteiles zu widersprechen. Es wäre eher zu erwarten, dass an Stellen, wo Knochen gelenkig miteinander verbunden sind, auch die Grenzen der Hornschilder zu liegen kämen. Da die Hornplatten aber biegsam und elastisch sind, ist das nicht unbedingt nötig. So beobachtet man auch an rezenten Schildkröten gelegentlich, dass die Schildpattgrenzen nicht mit den Knochengelenken zusammenfallen. (Nach meinen Beobachtungen z. B. häufig bei *Testudo*-Arten, bei denen die Xiphiplastra etwas beweglich sind.) Sehr wahrscheinlich war die Beweglichkeit dieses hinteren Plastronteiles nur eine beschränkte, gerade genügend, um die Beine und den Schwanz ungehindert bewegen zu können.

Mediane Längen der rechtsseitigen Knochenplatten und Hornschilder des Plastrons von Nr. W 1.

Knochenplatten		Hornschilder	
Epiplastron	22 mm	Gularscutum	20 mm
Entoplastron	35 ,,	Humeralscutum . . .	33 ,,
Hyoplastron	37 ,,	Pectoralscutum . . .	38 ,,
Hypoplastron	49 ,,	Abdominalscutum . .	42 ,,
Xiphiplastren	42 ,,	Femoralscutum . . .	19 ,,
		Analscutum	33 ,,

Die restlichen Panzer sind leider nicht so ausgezeichnet erhalten wie der soeben beschriebene. Wie aus ihrem gegenwärtigen Zustande zu erkennen ist, waren sie wohl im Gestein drin im allgemeinen ebenfalls mehr oder weniger vollständig. Die Zerstörung erfolgte offenbar infolge des Steinbruchbetriebes, auf Grund dessen sie aber anderseits auch erst gefunden werden konnten. Soweit diese Überreste noch eine einigermassen sichere Bestimmung ermöglichen, gehören sie alle der nämlichen Art an.

Nr. W 2 ist etwas dorsoventral zusammengedrückt, aber sonst noch relativ gut erhalten. Der hintere Teil des Carapax sowie der hintere bewegliche Plastronlappen fehlen. Die Neuralreihe ist weitgehend zerstört. Die Knochennähte sind nicht überall mehr zu erkennen. Es handelt sich daher um ein erwachsenes Tier. Seine mutmassliche Länge betrug ca. 240 mm und seine grösste Breite ca. 190 mm. Der Vorderrand des Carapax zeigt den charakteristischen konvexen Verlauf. Das Nuchalscutum hat die gleiche Form wie dasjenige von Nr. W 1, nur dass es nach vorne sich eher etwas weniger verschmälert. Der Vorderrand des Plastrons war wahrscheinlich stärker abgerundet als bei Nr. W 1.

Bei Nr. W 10 fehlen ein Stück des mittleren Teiles sowie des Vorderrandes des Carapax und der hintere frei bewegliche Lappen des Plastrons. Die Knochennähte sind nicht mehr zu erkennen. Es handelt sich also um ein erwachsenes Tier, das ca. 230 mm lang und 170 mm breit war. Der Aussenrand der Epiplastra verläuft median gerade und biegt dann, ohne dass er eine scharfe Ecke bildet, seitlich nach hinten ab. Soweit das noch erkennbar ist, hatten die Hornschilder die nämliche Form wie diejenigen von Nr. W 1.

Die Theca Nr. W 11 gehörte einem noch nicht erwachsenen Tier an, wie das die noch überall deutlich erkennbaren Knochennähte beweisen. Leider fehlen

grosse Teile des Carapax sowie fast das ganze Plastron. Die mutmassliche Länge betrug 150—160 mm und die Breite 130—140 mm. Das erste Neurale ist längsoval; das zweite und vierte octogonal; das dritte und fünfte tetragonal; das sechste, siebente und achte sind von unregelmässiger Gestalt. Die immer in der Mitte gemessenen Masse sind die folgenden:

	Länge	Breite		Länge	Breite
1. Neurale	19 mm	14 mm	5. Neurale	14 mm	19 mm
2. „	17 „	20 „	6. „	13 „	21 „
3. „	17 „	18 „	7. „	11 „	21 „
4. „	18 „	21 „	8. „	13 „	14 „

Die Pygalregion ist zerstört. Die Costalia sind schwach keilförmig. Die Hornschilder hatten, soweit das aus ihren Grenzwülsten noch erkennbar ist, analoge Gestalt wie diejenigen des Panzers von Nr. W 1. Kaum sich abhebende Höcker deuten auch hier auf eine schwache Kammbildung auf der hinteren Hälfte des Rückenpanzers hin.

Obschon bis auf ein ganz spärliches Fragment vom Plastron nichts erhalten geblieben ist, so lässt sich doch aus diesem kleinen Stück sowie aus den im Stein noch undeutlich erhaltenen Umrisslinien erkennen, dass das Plastron wie bei den übrigen Exemplaren gebaut war. Im Innern des Steinkerns befinden sich noch einige Fragmente des Endoskelettes. Von einer Präparation wurde vorläufig abgesehen.

Von Nr. W 4 sind nur einige kleine Fragmente erhalten. Von Knochennähten lässt sich keine Spur nachweisen; dafür aber bilden die Scutagrenzen tiefe Rillen. Es handelt sich offenbar um die Überreste eines sehr alten Tieres, dessen mutmassliche Länge sich wohl 300 mm genähert haben dürfte. Von den verschiedenen Bruchstücken verdienen zwei, dass sie erwähnt werden. Das eine ist der vordere, linke Carapaxrand, vom Nuchalscutum bis zum vierten Marginalscutum. Das 30 mm lange Nuchalscutum ist nach vorne verschmälert. Seine Breite am Hinterrand beträgt 25 mm. Dieser ist fast einfach bogenförmig, da die Spitze des ersten Neuralscutum nur ganz schwach ausgebildet ist. Sein Vorderrand liegt, in bezug auf die allgemeine Umrisslinie, wieder zurück. Das andere Stück ist ein Teil des Plastronvorderlappens. Er zeigt die nämlichen Besonderheiten wie das Plastronvorderende von Nr. W 1. Der vordere Aussenrand der Epiplastra ist dank der Bildung von zwei seitlichen scharfen Ecken sogar etwas konkav.

Das wesentlichste Fragment von Nr. W 5 ist die ziemlich vollständig erhaltene vordere Hälfte des Plastrons. Diese ist vorne abgerundet. Die Oberseite der Epiplastra lässt, trotz einer gewissen postmortalen Deformation, die ehemalige Gestalt erkennen, die die nämliche ist, wie sie Nr. W 1 zeigt. Auch die Scutagrenzen stimmen mit denen von Nr. W 1 überein. Knochennähte sind nicht erkennbar.

Die Überreste der übrigen Tiere sind in einem derartigen Zustande, dass sie nichts Neues oder Wesentliches mehr erkennen lassen. Auf ihre Beschreibung kann daher verzichtet werden.

Einem zusammenfassenden Vergleich der verschiedenen Stücke steht erschwerend entgegen, dass oft wichtige Teile fehlen. Anderseits sind aber, wenigstens bei den aufgeführten Exemplaren, immer so grosse Fragmente erhalten, dass man wenigstens einige charakteristische Hinweise durch sie erhält. So gelange ich zum Ergebnis, dass es sich bei allen Exemplaren, von denen anatomisch sicher bestimmbare Überreste erhalten sind, um nur eine Art handelt. Dem scheinen zunächst zwei Tatsachen zu widersprechen. Einmal die verschiedene Ausbildung des Plastronvorderrandes. Es lassen sich in bezug auf dessen Form zwei Gruppen

unterscheiden. Bei der einen, die die Nummern W 1, W 4 und W 10 umfasst, bilden die Epiplastra vorn seitlich eine scharfe vorstehende Ecke; bei den andern, den Nummern W 2 und W 5 ist der Plastronvorderlappen mehr oder weniger abgerundet. Wie wir aber von rezenten und auch fossilen Arten (vgl. z. B. STAESCHE 1928, PEYER 1942) wissen, ist gerade jenes Gebiet häufig gewissen Abänderungen unterworfen. Diese Variationen können eine Folge des Alters und besonders eine solche des verschiedenen Geschlechtes sein. In der Tatsache, dass gerade zwei Gruppen auftreten, vermute ich den Ausdruck dieser sexuellen Differenz. Welchem Geschlecht welche Form angehört, lässt sich nicht nachweisen. Wären die Panzer vollständig und undeformiert erhalten, könnte diese Frage möglicherweise abgeklärt werden.

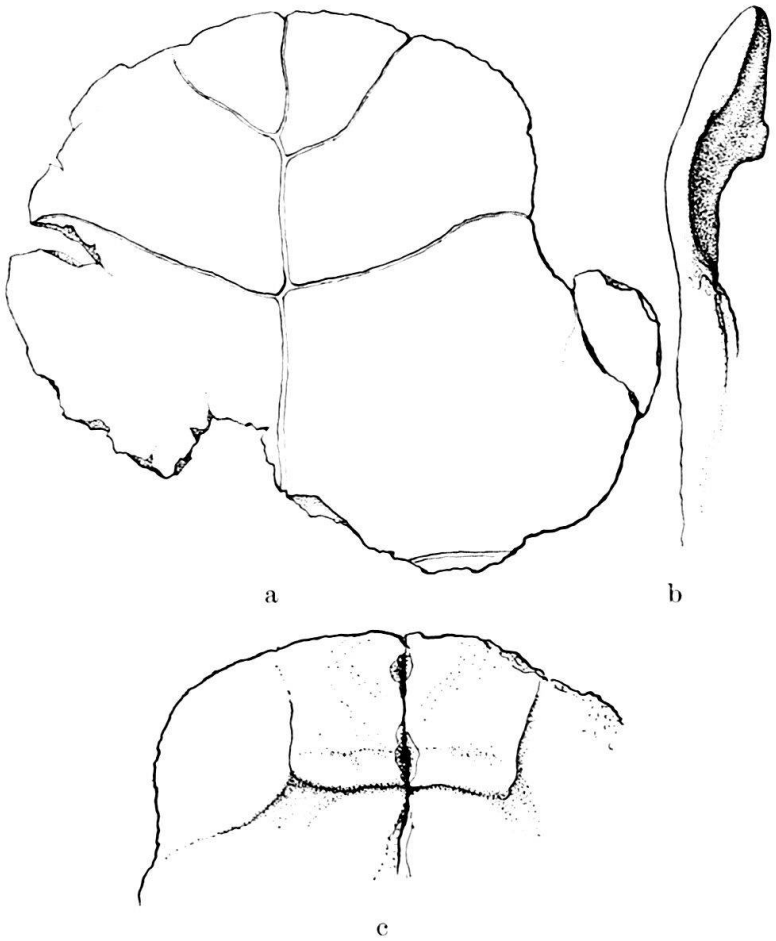


Fig. 3. *Ptychogaster reinachi* n. sp. Aquitan des Wischberges bei Langenthal. Nr. W 5. Plastronvorderende: a) Ventralseite; b) Seitl. Ansicht von links; c) Dorsalseite. Heimatstube Langenthal. ½ nat. Gr.

Die andere Beobachtung, die der Zuweisung in die nämliche Art entgegenzustehen scheint, ist die verschiedene Ausbildung der Neuralreihe von Nr. W 1 und Nr. W 11. Vorauszuschicken ist, dass beide sicher der gleichen Gattung, nämlich *Ptychogaster*, zuzuweisen sind. Da die noch erhaltenen Teile von Nr. W 11 im übrigen gut mit den entsprechenden von Nr. W 1 übereinstimmen, möchte ich nur auf Grund des Unterschiedes in der Gestalt der Neuralia, die beiden Tiere nicht verschiedenen Arten zuordnen. Es handelt sich um eine relativ alte Form[1])

[1]) *Ptychogaster* ist bis jetzt aus dem Miozän und Oligozän (event. Eozän) bekannt geworden.

und daher möchte ich darin eher noch den Ausdruck einer gewissen Plastizität sehen. Der bei den jüngeren Formen normale *Testudo*-artige Bau (LYDEKKER 1889) ist hier noch nicht fixiert. So treten Tiere mit modernerem Schalenbau neben solchen mit primitiverem zugleich auf. Die Gattung *Ptychogaster* wird von Vorfahren mit sechseckigen Neuralia abgeleitet, und zwar steht ihr die Gattung *Geoemyda* besonders nahe (v. REINACH 1900; K. HUMMEL 1935).

In allen übrigen Merkmalen dagegen geht die Ähnlichkeit so weit, wie sie überhaupt zwischen verschiedenen Individuen der nämlichen Art gehen kann.

Systematische Stellung

Wie schon erwähnt, gehört diese Schildkröte der Gattung *Ptychogaster* POMEL an. POMEL (1847) nennt folgende auszeichnende Merkmale: Der hintere Teil des Plastrons, vom Hypoplastron an, ist beweglich. Der vordere Teil ist mit dem Carapax fest verbunden. Das vierte (Abdominalscuta) der sechs Bauchschuppenpaare ist auf die Hypoplastra beschränkt; dementsprechend ist das dritte Paar (Pectoralscuta) besonders verlängert. Die Costalia sind nur schwach keilförmig. Das erste, dritte und fünfte Costale legen sich je an drei, das zweite und vierte Costale je an ein Neurale an. Der Rand des Rückenpanzers ist vorne merklich höher als hinten, wo er sich bis über das Plastron hinunterzieht.

LYDEKKER (1889) nennt in seiner Diagnose über dieses Genus noch folgende Besonderheiten: Die Costalia sind deutlich keilförmig. Die Neuralia sind klein, abwechslungsweise vier- und achtseitig. Der Vorderrand des Carapax tritt im Gebiet der Nuchale zurück. Das Entoplastron wird von der Humero-Pectoralfurche geschnitten. Die Epiplastra sind ein wenig verdickt. Die Xiphiplastra sind hinten nicht keilförmig ausgeschnitten.

Dieser Diagnose entspricht die Schildkröte vom Wischberg weitgehend. Nur im Bau der Neuralia und in der Beziehung zwischen ihnen und den Costalia weicht sie ab. Da aber alle übrigen und zweifellos bedeutenderen Merkmale, wie insbesondere der Bau des Plastrons, damit übereinstimmen, so kann und muss sie diesem Genus zugeordnet werden. Wie schon erwähnt betrachte ich den abweichenden Bau des Carapax als Ausdruck der stammesgeschichtlichen Herkunft.

In Übereinstimmung mit den schon bekannten Arten steht auch das grosse, fast die ganze untere Öffnung des Carapax einnehmende Plastron. Besonders das Gebiet der Epiplastra, die median den Carapax überragen, scheint mir, soweit sich das der Literatur entnehmen lässt, für mehrere Arten charakteristisch zu sein. Beide Epiplastra sind vorn median relativ dünn. Dann verdicken sie sich nach hinten, um dort plötzlich wieder dünner zu werden. Seitlich, von den äussern freien Ecken ausgehend, verläuft parallel der Längsachse ein mehr oder weniger deutlicher Wulst nach hinten, der ebenfalls plötzlich abbricht. Noch weiter seitlich nehmen die Epiplastra von einer relativ dünnen Aussenkante von vorn nach hinten zunächst wieder an Dicke zu, um dann noch weiter nach hinten langsam wieder dünner zu werden. So entsteht median ein deutlich querverlaufender Epiplastralwulst ähnlich demjenigen der normalerweise bei den Arten der Gattung *Testudo* auftritt. Er unterscheidet sich aber von jenem dadurch, dass er nach hinten nicht überhängend wird und dass er nicht so hoch ist.

Die Zahl der Arten, die der – heute unseres Wissens erloschenen – Gattung *Ptychogaster* zugeordnet werden, ist relativ klein. Das entspricht nicht ganz der Wirklichkeit, denn in der älteren Literatur verstecken sich unter andern Gattungsnamen, wie z. B. *Emys*, *Cistudo*, *Kinixis*, noch eine Anzahl weiterer Arten. Anderseits handelt es sich sicher nicht um eine so formenreiche Gruppe wie sie

beispielsweise die Gattung *Testudo* LINNÉ darstellt. Entsprechend dieser Sachlage wäre eine moderne Überarbeitung sehr wünschenswert!

Von den schon bekannten Schildkröten ist es diejenige, die PORTIS (1882) als *Emys laharpi* PICTET & HUMBERT beschrieben hat, die die engsten Beziehungen zur Schildkröte vom Wischberg hat. Wie v. REINACH (1900) nachweist, ist PORTIS das Missgeschick unterlaufen, dass er falsch bestimmte. Es lag ihm eine neue Art vor, die einer andern Gattung zuzuweisen ist. Wie ich mich selbst nochmals am Originalmaterial vergewissern konnte, gehört *Emys laharpi* PICTET & HUMBERT nicht der Gattung *Ptychogaster* an, wogegen das der Fall mit derjenigen die PORTIS vorlag ist. v. REINACH bezeichnet nun diese letztere, von PORTIS beschriebene Schildkröte als *Ptychogaster laharpei* (PORTIS), non PICTET & HUMBERT. Sie stammt aus dem in den Schichten des unteren Aquitans angelegten Kohlenbergwerk von Rochette bei Lausanne. Nur ein Exemplar ist annähernd vollständig erhalten. Es ist dasjenige, das PORTIS (1882) auf Tafel 1 und 2 abbildet. Daneben ist noch ein grösseres (auf Taf. 3 abgebildet) sowie eine Anzahl kleinerer Bruchstücke anderer Panzer gefunden worden. Sie alle sind durch den Schichtdruck fast vollständig platt gedrückt.

Diese von v. REINACH gewählte Bezeichnung kann auf Grund der heute gültigen Nomenklaturregeln nicht beibehalten werden (Art. 31). Daher bezeichne ich diese Schildkröte als *Ptychogaster reinachi* n. sp. Typus der Art ist das im Geologischen Museum Lausanne unter Nr. 8891 aufbewahrte Exemplar, das von PORTIS (1882) S. 10ff. als *Emys laharpi* PICTET & HUMBERT beschrieben und in Tafel 1 und 2 abgebildet wurde. Den Speziesnamen wählte ich in Würdigung der vorzüglichen Arbeiten A. v. REINACHS.

Diagnose

Freier Carapaxrand nur wenig gesägt. Carapaxlänge: Carapaxbreite ca. 4 : 3 (Fadenmass 1 : 1!). Schwacher medianer Kiel auf der hinteren Hälfte des Carapax. Erstes Neurale länger als breit, oval; die restlichen von unregelmässiger, unter sich aber nicht sehr verschiedener Gestalt, breiter als lang. Costalia nur ganz schwach keilförmig. Entoplastron länger als breit, oval. Nuchalscutum vorne schmäler als hinten. Neuralscuta vorne mit einer kleinen vorspringenden Spitze. Die Humero-Pectoralfurche überschneidet den hinteren Teil des Entoplastrons.

Leider sind beim Typusexemplar die Knochennähte fast durchwegs verwachsen. So müssen sie manchmal mehr geahnt werden, als dass man sie wirklich erkennen könnte. Auf dem Originalmaterial sind sie, wohl von PORTIS, als weisse Linien eingezeichnet worden und erscheinen so auch auf den Abbildungen. Im grossen und ganzen geben sie sicherlich die richtigen Verhältnisse wieder, nur an einigen Stellen komme ich zu etwas anderen Ergebnissen.

Zunächst seien nun die Merkmale, in denen die Schildkröten vom Wischberg mit *Ptychogaster reinachi* n. sp. übereinstimmen, genannt, wobei immer mit dem Exemplar Nr. W 1 verglichen wird. Beide sind fast genau gleich gross, was besonders gut am Plastron zu sehen ist, wo sie bis fast auf den Millimeter miteinander übereinstimmen. Dabei muss nun aber berücksichtigt werden, dass Nr. W 1 noch nicht voll erwachsen ist, wogegen das Exemplar von Rochette mindestens annähernd ausgewachsen ist. Der Carapax beider zeigt die gleichen primitiven Merkmale wie die unregelmässige Gestalt der Neuralia und die kaum ausgebildete Keilform der Costalia. Die Neuralscuta haben den gleichen Umriss, wobei besonders die kleine Spitze nach vorn des Vorderrandes auffällt. Am ersten Neuralscutum

lässt sich diese am Fossil von Rochette allerdings nicht mehr erkennen. Soweit es noch feststellbar ist, haben die Marginalscuta die nämliche Gestalt, und ihre Lage zu den Marginalknochen ist die gleiche. Das übereinstimmendste der beiden Plastra sind die schon genannten gleichen Proportionen. Daneben verlaufen die Scutagrenzen sehr ähnlich, sowie die Nähte zwischen Hypo- und Xiphiplastra.

Unterschiedlich verhält sich der Panzer des Tieres vom Wischberg in den folgenden Eigenschaften: Der Carapaxvorderrand ist eher etwas stärker konkav, so dass, von oben gesehen, das Plastronvorderende stärker hervortritt. Die Ursache dieser Verschiedenheit dürfte vorwiegend in der postmortalen Zerquetschung des Panzers von Rochette zu suchen sein. Das erste Neurale ist länger als breit. Portis ist der Ansicht, dass es an dem von ihm untersuchten Panzer breiter als lang sei. Auf Grund meiner eigenen Untersuchung komme ich zur Ansicht, dass dieses Neurale auch beim Tier von Rochette etwas länger als breit war, so dass dieser Unterschied hinfällig wird. Die übrigen Neuralia entsprechen sich nicht genau in der Gestalt, dagegen im allgemeinen in den Dimensionen. Das Nuchalscutum ist nach vorne deutlich verschmälert und allgemein herzförmig. Beim Tier von Rochette scheint es mehr rechteckig gewesen zu sein. Am Plastron ist die Brücke sowohl im Gebiet der festen Naht des Hyoplastrons wie im Gebiet der ligamentösen Naht des Hypoplastrons etwas länger. Das Vorderende des Plastrons ist eckiger. Berücksichtigt man aber die Variabilität, wie sie die verschiedenen Tiere vom Wischberg zeigen, dann fällt auch dieser Unterschied weg. Das Entoplastron ist länglich-oval. Die Längsachse ist deutlich länger als die Querachse. Portis ist der Ansicht, das Tier von Rochette habe ein abgerundetes, annähernd isodiametrisches Entoplastron. Anlässlich meiner Untersuchung gelangte ich zum Ergebnis, dass auch bei diesem Fossil das Entoplastron länger als breit ist. Es verläuft nämlich eine 15 mm breite Spalte durch das Plastronvorderende, die dadurch zustande kam, dass die beiden Teile seitlich auseinanderrückten und nicht indem dort Knochenmaterial verloren ging. Denkt man sich die beiden Hälften wieder zusammengelegt, so ergibt sich für das Entoplastron die genannte Form. Im übrigen lässt sich diese Frage allerdings gar nicht sicher entscheiden, denn die Grenzen des Entoplastrons sind nur zu vermuten, nicht aber eindeutig nachzuweisen. Der im übrigen sicherste nachweisbare Unterschied beruht in der relativen Grösse der Scuta des vordern Plastronabschnittes. Der Längsachse nach gemessen, haben die Scuta von Nr. W 1 folgende Längen: Gularia 20 mm; Humeralia 33 mm; Pectoralia 38 mm; diejenigen des Tieres von Rochette: Gularia 29 mm; Humeralia 20 mm; Pectoralia 33 mm. Auch die Naht zwischen Pectoralscuta und Abdominalscuta verläuft in ihrem lateralen Teil etwas verschieden.

Es bleibt noch der Grössenunterschied. Das Tier von Rochette war weitgehend ausgewachsen, wie das die annähernd verwachsenen Knochennähte zeigen. Es erreichte dabei eine Länge von ca. 200—210 mm und eine Breite von ca. 150 mm. Demgegenüber waren die grössten Exemplare der Wischberger Schildkröten wohl 250 bis 260 und mehr Millimeter lang.

Vergleicht man so Gemeinsames und Verschiedenartiges im Bau der Panzer der Schildkröten von Rochette und derjenigen vom Wischberg, so überwiegt doch offenbar ganz eindeutig das Gemeinsame. Die Grössenunterschiede rechtfertigen, besonders bei dem immerhin beschränkten Material, das von Rochette stammt, keine Trennung der beiden Formen. Sie gehen kaum über das hinaus, was bei rezenten Arten beobachtet wird. Die übrigen Verschiedenheiten sind, entsprechend dem Erhaltungszustand des Materiales von Rochette, mindestens teilweise Ermessensfragen. Je nach der Interpretation lassen sie sich steigern oder verringern. Macht man sich die Ansicht von Portis bezüglich der Details im Bau der Panzer

der Tiere von Rochette zu eigen, dann wäre die Verschiedenheit so gross, dass an spezifische Selbständigkeit der beiden Formen zu denken wäre. Da nach meiner Ansicht aber das erste Neurale sowie das Entoplastron eine etwas andere Gestalt haben, als PORTIS annahm, so scheinen mir die noch bleibenden Verschiedenheiten nicht über das hinauszugehen, was innerhalb der Variabilität einer Art liegt. Möglicherweise waren die Unterschiede mehr oder weniger konstant, so dass an zwei verschiedene Unterarten zu denken wäre. Solange aber das Material von Rochette nicht reicher ist, lässt sich meines Erachtens das mit gutem Gewissen nicht einwandfrei vertreten. So gelange ich, unter Berücksichtigung aller Faktoren, zum Ergebnis, dass die Schildkröte vom Wischberg als *Ptychogaster reinachi* n. sp. zu bezeichnen ist.

An den von v. REINACH beschriebenen Exemplaren lagen die hintern Spitzen der Gularscuta auf dem Entoplastron. Da das sonst bei den bis dahin bekannt gewordenen Ptychogastriden nicht der Fall war, sieht v. REINACH das als ein die Art besonders auszeichnendes Merkmal an. Da diese Besonderheit bei den Tieren vom Wischberg aber nicht beobachtet wird, handelt es sich offenbar um keine konstante Erscheinung, der ein besonders diagnostischer Wert zukäme.

Der Kiel auf der hinteren Hälfte des Rückenpanzers, der beim Typusexemplar von Rochette sowie bei Nr. W 1 und W 11 vom Wischberg mehr oder weniger deutlich zu erkennen ist, verschwindet möglicherweise bei alten Tieren. Wenigstens ist von ihm auf den Panzern Nr. W 2 und W 10 nichts zu erkennen, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, dass diese beiden letzteren gerade im Gebiet, wo sich dieser befinden sollte, sehr schlecht erhalten sind. So kann auf Grund des Materials vom Wischberg die Frage nach dem Verhalten des Kieles bei sehr alten Exemplaren nicht sicher beantwortet werden.

Über den Aufenthaltsort und die Lebensweise dieser Schildkröte erlauben die Funde einige Rückschlüsse zu ziehen. Bis heute ist die Frage noch nicht eindeutig beantwortet, ob die Angehörigen des Genus *Ptychogaster* Land-, Sumpf- oder gar Wasserbewohner waren. Am sichersten könnte der Bau der äussern Extremitäten darüber Auskunft geben. Leider sind aber meines Wissens bis dahin noch keine vollständigen Skelette gefunden worden. So ist man ganz auf indirekte Hinweise angewiesen.

Wie die übrige am Wischberg gefundene Fauna beweist, war eine Einschwemmung vom Lande her leicht möglich. Der Erhaltungszustand der Schildkrötenpanzer scheint mir aber für diese einen längeren Wassertransport auszuschliessen. Wohl ist die Mehrzahl von ihnen heute nur noch fragmentarisch erhalten. Wie diese Fragmente aber beweisen, war offenbar im Gestein der Panzer mehr oder weniger vollständig erhalten. Erst durch die zur Gewinnung der Steine notwendigen Sprengarbeiten ist er häufig nahezu ganz zerstört worden. Besonders aufschlussreich in diesem Zusammenhang ist es, dass die beiden Thecen von Nr. W 1 und W 11, die beide noch jüngeren Tieren angehörten, erhalten blieben. Wären sie lange transportiert worden, dann wären sie sicher in die einzelnen Knochen zerfallen. Anderseits kann dem völligen Fehlen von Armen und Beinen, sowie meistens dem des freien hinteren Plastronlappens und demjenigen der Knochen des innern Skelettes entnommen werden, dass die Kadaver einige Zeit herumtrieben. Wie ich an rezentem Material mehrfach beobachten konnte, schwimmen die Kadaver meistens bis die Extremitäten herausgefault sind, um erst dann abzusinken.

So erscheint es mir wahrscheinlich, dass *Ptychogaster reinachi* n. sp. eine Schildkröte war, die in unmittelbarer Nähe des Wassers lebte. Anderseits ist nicht anzunehmen, dass sie ihr ganzes Leben ausschliesslich im Wasser zubrachte, da

ihr Panzer so stark gebaut und gewölbt ist. Eher wird sie eine Bewohnerin von Sümpfen und Ufergebieten gewesen sein, die sich bald auf dem Lande, bald im Wasser aufhielt. Worauf das ausschliessliche und häufige Vorkommen in den Mergeln des Wischberges beruht, ist heute schwer noch zu erklären. Wahrscheinlich hat ihr die Örtlichkeit in besonderm Masse zugesagt, oder vielleicht gab es in der Nähe eine Stelle, wo sie sich zur Fortpflanzungszeit ansammelten.

Zitierte Literatur

HUMMEL, K. (1935): *Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales.* Nova Acta Leopoldina NF Bd. *2*, Heft 3/4, Nr. 5.

LYDEKKER, R. (1889): *Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum*, London

PEYER, B. (1942): *Fossile Riesenschildkröten aus der oberen Süsswassermolasse der Umgebung von Zürich.* Schweiz. Pal. Abh. *63*.

PICTET, F.-J. et HUMBERT, A. (1856): *Monographie des Chéloniens de la Mollasse Suisse.* Mat. Pal. Suisse, Genève.

POMEL, A. (1847): *Ptychogaster emydoïdes.* Bull. Soc. Géol. de France. 2ème Série *4*.

— (1853): *Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal l'Allier.*

PORTIS, A. (1882): *Les Chéloniens de la mollasse vaudoise conservés dans le musée géologique de Lausanne.* Mém. Soc. Pal. Suisse *9*.

REINACH, A. VON (1900): *Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten ungefähr gleichaltrigen Ablagerungen.* Abh. Senckenb. Naturf. Ges. *28*.

STAESCHE, K. (1928): *Sumpfschildkröten aus hessischen Tertiärablagerungen.* Abh. d. Hessischen Geol. Landesanstalt *8*, Heft 4.

---

3. – SAMUEL SCHAUB (Basel): **Ein fossiler Vertreter der Platacanthomyini Stehlin & Schaub 1951 aus dem Vindobonien des Wiener Beckens.** (Vorläufige Mitteilung).

An der von dem verstorbenen Diplomingenieur BRUNO ZAPFE entdeckten und von ihm selbst und Dr. H. ZAPFE ausgebeuteten Fundstelle bei Neudorf an der March (ČSR). sind zahlreiche Belege kleiner Nager geborgen worden, unter anderen auch solche des vindobonischen *Anomalomys Gaudryi* GAILLARD. Unter den bei einer ersten Sichtung zu dieser Art gestellten Zähnen fanden sich Gebissreste einer neuen, bisher unbekannten Form. Es handelt sich um einen muroiden Nager mit brachyodontem Gebiss, dessen Struktur die unverkennbaren Züge der beiden rezenten Genera *Platacanthomys* BLYTH und *Typhlomys* MILNE-EDWARDS zeigt und offenbar ein neues Genus repräsentiert. Damit ist der Tribus der Platacanthomyini zum ersten Male fossil nachgewiesen.

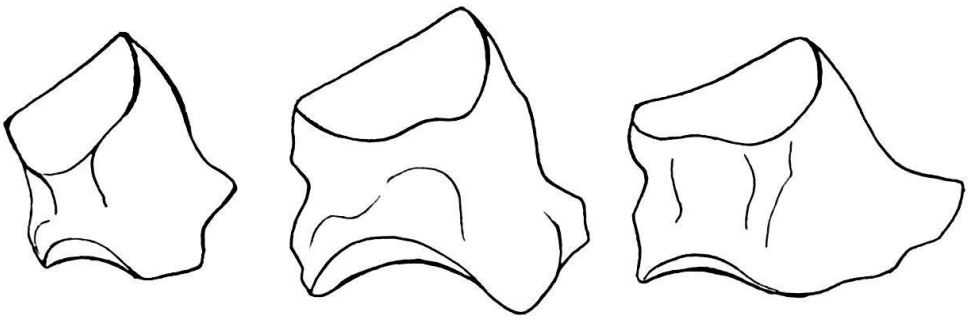
Genau wie bei den beiden rezenten Genera stellt sich auch bei dem vindobonischen Fossil die Frage, ob es zu den Gliroidea oder zu den Cricetidae zu stellen ist. Ein Vergleich mit *Anomalomys*, *Gymnuromys* und anderen Cricetidae zeigt aber, dass die Ähnlichkeiten der Molarstruktur mit derjenigen gewisser Gliroidea nur oberflächlicher Natur sind. So ist z. B. der mittlere der drei an Myoxiden erinnernden Aussenhügel der unteren Molaren nicht etwa das Mesoconid, sondern das Protoconid.

Das neue Genus wird im Rahmen einer Bearbeitung der Nager von Neudorf durch SCHAUB und ZAPFE in den Sitzungsberichten der Akademie der Wissenschaften in Wien beschrieben werden.

---

4. – F.-ED. KOBY (Bâle): **Note sur la main de l'Ursidé de Süssenborn.** Avec 2 figures dans le texte.

Se basant sur un matériel plutôt modeste: deux canines, une 2e molaire inférieure, une 1e molaire supérieure et un calcaneum, SOERGEL a décrit, en 1926, un *Ursus süssenbornensis*, provenant des graviers de Süssenborn, du quaternaire inférieur. Cet auteur, estimant que plus le nombre de pièces est restreint, plus il est nécessaire de les étudier à fond, établit pour chaque dent 15 mensurations ou indices et, comparant avec *U. Deningeri* et *U. spelaeus*, publie des tables comprenant plusieurs milliers de mensurations. La présence de caractères arctoïdes chez son ursidé retient SOERGEL de l'assimiler aux deux espèces citées plus haut: «Mit Sicherheit ergibt sich, dass der Bär von Süssenborn ein anderer ist als *U. Deningeri* und Mauer. Da dieses Ergebnis mit Hilfe eines sehr grossen Originalmaterials für *U. arctos*, *Deningeri* und *spelaeus* gewonnen worden ist, so berechtigt es uns, den Süssenborner Bär



ARCTOS SUESSENBORN SPELAEUS

Fig. 1. Unciforme gauche, vu par sa face antérieure. 3/4 de grandeur naturelle.

für eine besondere altdiluviale Bärenform zu halten. Sie steht formal zwischen *U. Deningeri* und *U. arctos* und könnte, wenn wir uns vorzugsweise auf die Backenzähne stützen, als eine besondere östliche Rasse noch in einen weitergefassten Kreis des *U. Deningeri* einbezogen werden. Das Zahnmaterial genügt aber nicht, um in diesem Sinne eine definitive Entscheidung zu treffen ...»[1])

SOERGEL fait aussi des comparaisons avec *Spelaearctos arctoïdeus*. Mais nous laisserons ses considérations de côté, ne tenant pas cet ursidé pour une bonne espèce, ni même pour une sous-espèce bien définie.

Ultérieurement cet auteur est entré en possession des éléments d'une patte antérieure. Une fin précoce l'a empêché de publier ces nouveaux documents. Ces restes appartiennent au Musée de Stuttgart et c'est grâce à l'amabilité de Mme SOERGEL et du Pr BERCKHEMER qu'il nous a été possible de les compléter et de les étudier. La main n'est pas tout à fait complète. Manquent: le pisiforme, le 4e métacarpien, le 3e en grande partie, deux premières phalanges. L'état de conservation est excellent. Il n'y a pas de traces de charriage.

Nous avons comparé ces pièces avec une vraie main d'ours des cavernes, d'une grandeur au-dessus de la moyenne, et avec une autre d'un ours brun, tout juste adulte, d'un individu de forte taille.

Si l'on prend un à un les éléments du carpe de Süssenborn, on constate que leur grandeur est identique à celle de l'ours des cavernes, mais qu'ils sont un peu moins massifs et ont conservé des caractères étrusco-arctoïdes.

[1]) SOERGEL, W. (1926): *Der Bär von Süssenborn*. N. Jahrbuch für Mineralogie, etc. Beilage-Band LIV, B.

Au scapholunatum, la surface articulaire pour le tibia mesure 64 sur 38 mm., comme chez *U. spelaeus*, ce qui indique que l'extrémité distale du radius devait avoir environ les mêmes dimensions chez les deux espèces. Chez notre ours, la surface est toutefois un peu plus franchement rectangulaire. Chez les ours bruns, la surface d'articulation pour l'unciforme est nettement plus creuse que chez les ours spéléens. Elle est intermédiaire chez *U. süssenbornensis*. Il est à noter que chez *U. Deningeri suevicus* (1951) nous avons trouvé cette surface articulaire souvent encore moins creuse que chez *U. spelaeus*, ce qui constituerait un caractère hyperspéléoïde. Chez *U. spelaeus* l'encoche qui se trouve en arrière de la surface articulaire pour le magnum est toujours moins prononcée que chez l'ours brun. Cette encoche est aussi bien marquée sur le scapholunatum de Süssenborn.

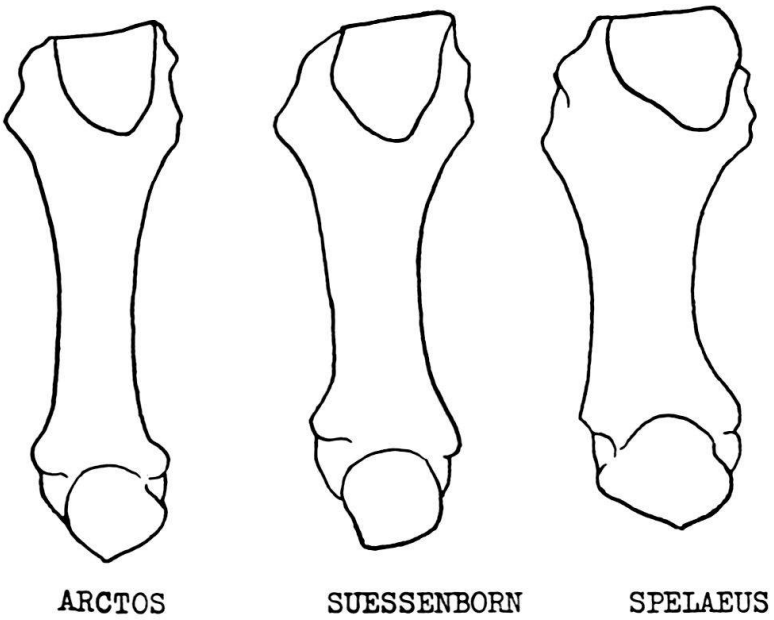


Fig. 2. Premier métacarpien gauche, vu par sa face antérieure. ¾ de grandeur naturelle.

Vu par sa face latérale, le magnum a chez l'ours brun une hauteur presque aussi forte que la longueur maxima de l'os et plus grande que la longueur de l'articulation pour le 3e métacarpien, avec les valeurs: 26/28/23. Chez l'ours spéléen on obtient: 32/41/32 et chez *U. süssenbornensis:* 32/32,5/30. Les proportions arctoïdes de notre ursidé sont aussi en harmonie avec la morphologie de cet os.

L'unciforme est aussi relativement plus haut dans la lignée arctoïde que dans la spéléoïde. Comme on le voit sur le croquis ci-joint, l'unciforme de Süssenborn, tout en se rapprochant par sa grandeur de celui de l'ours spéléen, est intermédiaire par sa morphologie entre cette dernière espèce et l'ours brun. Chez l'ours des cavernes l'apophyse latérale sur laquelle le pyramidal s'emboite est remarquablement développée. Correspondant à ce fait, la surface articulaire du pyramidal est relativement et absolument plus longue que large dans l'espèce spéléenne, avec les chiffres de 36 sur 25, alors que l'ours brun donne 24 sur 19 et celui de Süssenborn 33 sur 25 mm.

Les métacarpiens occupent aussi une position intermédiaire entre l'ours des cavernes et l'ours brun. Leurs longueurs sont semblables à celles des métacarpiens spéléens, mais ils sont plus élancés. Les principales dimensions en sont données dans le tableau ci-contre. Les longueurs sont «physiologiques», c'est-à-dire mesurées

d'une articulation à l'autre. Quant aux largeurs elles ont été prises au milieu du corps de l'os.

	Arctos mm	Süssenborn. mm	Spelaeus mm
Longueur de mc. 1	74	73	69,5
Largeur au milieu	10,5	14	17
Longueur de mc. II	80,5	79 (?)	84
Largeur au milieu	12,5	15,5	20,5
Longueur de mc. III	85	85 (?)	94
Largeur au milieu	12,5	15,5	19
Longueur de mc. IV	89	90	95,5
Largeur au milieu	14,5	17,5	22
Longueur de mc. V	88	94	94,5
Largeur au milieu	16	19	22

La comparaison de la longueur de mc. I avec celle de mc. V est particulièrement intéressante. Chez l'ours brun le premier mc. est relativement long et le cinquième court. C'est juste le contraire chez l'ours des cavernes. Nous avons déjà insisté antérieurement sur cette particularité (1945, 1950). Von Sivers a aussi relevé ce fait. Ici aussi la position de l'ours de Süssenborn est intermédiaire. Si on exprime en pourcent la longueur de mc. I comparée à celle de mc. V, on obtient les chiffres suivants: *Arctos* = 84,0%, *Süssenbornensis* = 78,3%, *Spelaeus* = 73,5%. Il faut ajouter toutefois que cet indice accuse une certaine variabilité et que chez l'ours brun, la seule espèce qui nous ait fourni plusieurs pattes authentiques, il oscille entre 73 et 89%.

Les phalanges et les phalangines de Süssenborn ont sensiblement les mêmes longueurs que celles de la patte spéléenne qui nous sert de moyen de comparaison. Mais dans cette dernière espèce elles sont cependant plus massives.

Pour les griffes, nous ne donnons que les dimensions de celle du medius, qui est la mieux conservée à l'ursidé de Süssenborn. La hauteur est mesurée directement devant l'articulation, mais sans comprendre la manchette osseuse:

	Arctos mm	Süssenborn. mm	Spelaeus mm
Longueur totale	54	50	49
Hauteur	27	33	33,5

Ici aussi notre ursidé est intermédiaire entre les deux autres espèces. Il en est aussi de même pour l'épaisseur transverse des griffes. Ses griffes, longues et acérées, devaient en faire un meilleur grimpeur que l'ours des cavernes.

Les constatations faites à la patte de l'ursidé de Süssenborn confirment d'une façon générale l'opinion de Soergel: que cet ours est morphologiquement intermédiaire entre *U. arctos* et *U. spelaeus*. D'après notre matériel il a la taille des grands spéléens. Jusqu'à présent on ne connaissait pas, provenant d'une période aussi reculée du quaternaire, d'ours arctoïde aussi grand, et les ours étruscoïdes, récemment découverts à Saint-Vallier dans la vallée du Rhône, dans un loess solidifié attribué au début du quaternaire, sont beaucoup plus petits.

U. süssenbornensis Soergel est-il situé réellement sur le phylum de l'ours des cavernes, avant *U. Deningeri* v. Reich.? C'est là une question qu'on ne pourra résoudre qu'en se basant sur un matériel plus abondant. Mais il est dès maintenant certain que cet ursidé présente un grand intérêt.

5. – STEFAN BRÖCKELMANN (Binningen): **Die Proportionen der Mittelfussknochen und der Phalangen des Fusses von Ursus spelaeus.**

Anlässlich einiger Grabungen in der Höhle von Gondenans-les-Moulins (Doubs) fand ich drei vollständige Hintertatzen von *Ursus spelaeus* und eine weitere, bei welcher nur das Fersenbein fehlte.

Nachdem die Herren Dr. F. ED. KOBY und E. FRITZ in Basel eine Hand beschrieben haben, vergleiche ich in derselben Weise die Füsse von *Ursus spelaeus* mit je einem Fusse von *Ursus arctos* (recent) und *Ursus etruscus* (Fundort Val d'Arno), die zu messen ich im Naturhistorischen Museum Basel Gegelenheit hatte.

Die erste Tatze von *Ursus spelaeus* stammt von einem sehr grossen Individuum, die zweite und die dritte sind mittlerer Grösse, die vierte ist klein. Der Fuss von *Ursus arctos* ist von einer Bärin, ist also eher klein. Beim Fuss von *Ursus etruscus* fehlen sämtliche Phalangen. Die folgenden Masse entsprechen ungefähr der physiologischen Länge.

Strahlen	I	II	III	IV	V
Mittelfussknochen:					
Ursus spelaeus	60	72,5	86	98,5	92,5
,, ,,	56	69	79,5	86	87
,, ,,	56	70	84	93	90
,, ,,	53,5	67	77,5	85	82
Ursus etruscus	52,3	65,4	72,5	81,3	78,5
Ursus arctos	59	74,5	77,5	84	80,5
Erste Phalangen:					
Ursus spelaeus	34,5	35	37	41	40
,, ,,	29,5	31	34	36	37
,, ,,	33	34	37,4	38,5	37
,, ,,	32,5	31	33,5	36	35,5
Ursus arctos	31,5	26	27	28,6	28,1
Zweite Phalangen:					
Ursus spelaeus		24	27	28	24,5
,, ,,		21,5	25,5	26	23,5
,, ,,		23	27	28	24
,, ,,		21	22	21	23,5
Ursus arctos		22,1	23	23,3	20
Dritte Phalangen:					
Ursus spelaeus	33,5	35	36,5	37	33
,, ,,	38	40,5	42	42,5	37
,, ,,	29	31	33	34	30,5
,, ,,	31	36	37	38	31,5
Ursus arctos	27,6	27,7	28,1	27,6	26

Die Grössen der Mittelfussknochen verhalten sich bei den drei Arten mit einer Ausnahme ähnlich. Der längste Mittelfussknochen ist derjenige des vierten Strahls; es folgen der fünfte, der dritte, der zweite und der erste. Das Grössenverhältnis des ersten Mittelfussknochens gegenüber dem fünften beträgt bei den Bären von Gondenans 62—65%, beim *Ursus etruscus* sind es 67% und beim *Ursus arctos* 73%.

Wie an der Hand, hat der Höhlenbär auch am Fusse mehrheitlich am ersten Strahl die kürzeste Grundphalanx, währenddem sich beim Braunbären gerade dort die längste befindet. Am zweiten Strahl hat der Höhlenbär die kürzeste Mittelphalanx, beim braunen Bären finden wir sie am fünften. Starke Unterschiede weisen die Endphalangen auf. Der Höhlenbär hat die längste Endphalange am vierten Strahl. Dann reduzieren sich die Krallen gegen die grosse Zehe, die zusammen mit der kleinen die kürzesten Endphalangen aufweisen. Der Längenunterschied von der längsten zur kürzesten Endphalanx beträgt vier bis sieben Millimeter. Beim Braunbären ist die Schwankung viel geringer, sie beträgt nur zwei Millimeter.

---

6. – JOHANNES HÜRZELER (Basel): **Die Säugetierfauna aus der oberen Süsswassermolasse von Rümikon bei Winterthur (Zürich).** Kein Manuskript eingegangen.

---

7. – RENÉ LAVOCAT (Paris)[1]: **Sur une portion de crâne appartenant au genre Ritteneria Stehlin et Schaub.** Avec 6 figures dans le texte.

H. G. STEHLIN et S. SCHAUB ont décrit récemment (1950), les dents d'un Eomyidé nouveau, le genre *Ritteneria*.

A. E. WOOD dit (1937, p. 234, in fine) que «Les Eomyidae européens ont un type de foramen infraorbitaire typiquement Sciuromorphe». Cependant je n'ai réussi à trouver aucune description ou figuration pouvant jusqu'à présent justifier cette affirmation. Mais elle est pleinement confirmée par un fragment de crâne que je viens d'étudier. Ce fragment, provenant de Saint-Gérand-le-Puy, figuré par FILHOL (1879, pl. II, fig. 12, 13, 21) sous le nom de *Myoxus murinus*, était conservé sous ce même nom dans les collections du Muséum. Les quatre dents (P et M 3) très bien conservées permettent en réalité d'attribuer ce crâne au genre *Ritteneria*.

Les figures permettront d'abréger la description. L'arc jugal et le trou infraorbitaire sont typiquement Sciuromorphes (ce qui suffirait à démontrer qu'il ne s'agit pas d'un Myoxidé). On remarquera la position assez antérieure du trou infraorbitaire. La tubérosité que l'on observe habituellement chez les Sciuridae sous l'orifice du trou infraorbitaire est ici pratiquement inexistante la paroi externe de ce foramen se détachant progressivement du maxillaire, et non à angle droit comme chez *Sciurus*. *Ritteneria* se distingue par là de *Paradjidaumo*, où cette tubérosité est très marquée. Il s'en distingue également par le profil rectiligne du bord inférieur du museau, des canines aux choanes. On notera la position des orifices palatins antérieurs qui, à en juger d'après le dessin de WOOD, paraissent plus larges que ceux de *Paradjidaumo*. On notera également le développement de la surface d'insertion du Masseter, comparable à ce que l'on observe chez *Sciurus*. L'incisive est lisse, sans cannelures ou sillons, de section trapézoïdale très aplatie.

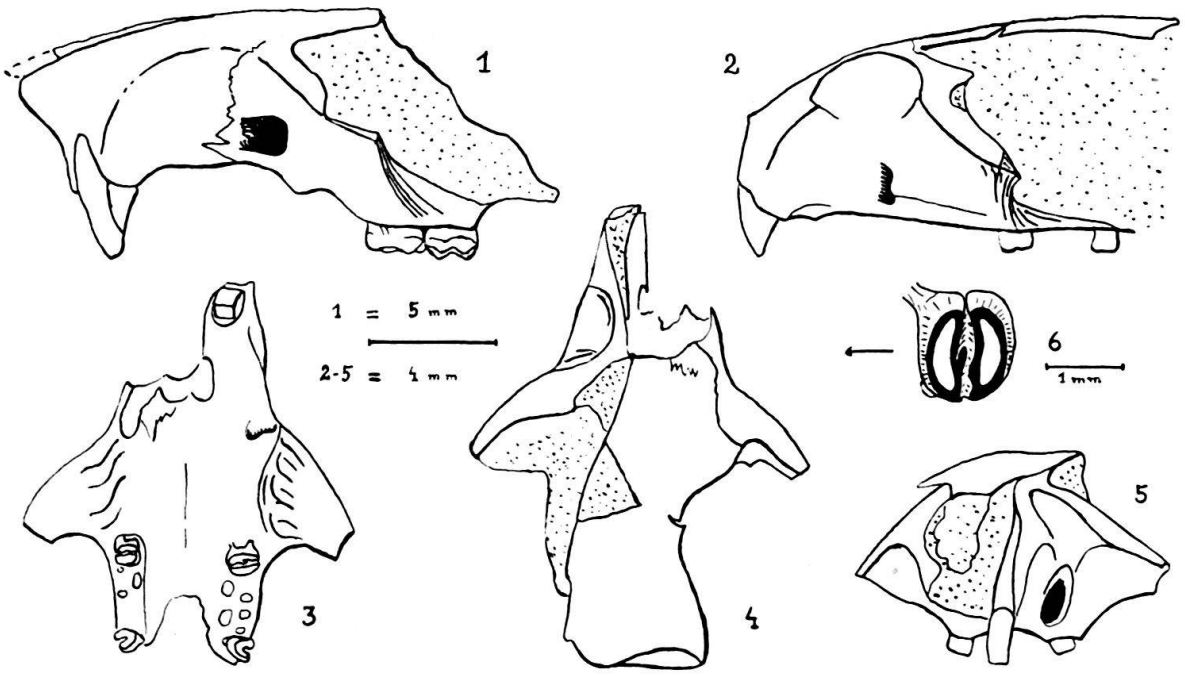
Cet échantillon confirme les étroites ressemblances morphologiques existant entre les Eomyidae d'Europe et ceux d'Amérique. Naturellement il confirme également que l'on ne peut songer, au moins dans la classification telle qu'elle est

---

[1]) Laboratoire de Paléontologie des Hautes Etudes, Muséum d'Histoire Naturelle.

comprise actuellement, ranger cette famille parmi les Myomorpha et au voisinage des *Cricetodon*. S'il existe des ancêtres communs avec ceux-ci, c'est au niveau du stock primitif général, car les structures craniennes des *Cricetodon* même les plus anciens et des Eomyidae sont toutes deux déjà fort spécialisées, et cela dans des directions bien différentes.

D'un autre côté, il ne me paraît pas très justifié de ranger dans les Aplodontia, qui sont au fond considérés comme le groupe souche ou au moins primitif, des Rongeurs à structure cranienne aussi fortement spécialisée que le sont les Eomyidae, et je suis d'accord avec A. E. Wood pour en faire, en attendant mieux, des Sciuromorpha incertae sedis.



Eomyidae américains et européens

Fig. 1. *Paradjidaumo minor* Douglass. Crâne, vue latérale. D'après A. E. Wood.

Fig. 2–5. *Ritteneria* Stehlin et Schaub. Crâne: 2. Vue latérale. 3. Vue ventrale. 4. Vue dorsale. 5. Vue antérieure (Paléont. Muséum, Paris).

Fig. 6. *Ritteneria P.* sup. sin. (du crâne, fig. 3).

Ouvrages cités

Filhol, H. (1879): *Etude des Mammifères fossiles de Saint Gérand le Puy*. Paris.

Stehlin, H. G., & Schaub, S. (1950): *Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager*. Mém. suisses Paléont. *67*.

Wood, A. E. (1937): *The Mammalian fauna of the White River Oligocene*. Part. II: *Rodentia*. Trans. Amer. Phil. Soc. [N. S.] *28*.

8. – PAUL BRÖNNIMANN (Pointe-à-Pierre, Trinidad)[1]). **Note on planktonic foraminifera from Danian localities of Jutland, Denmark.** With 1 textfigure.

Introduction

The Danian problem has not yet been settled in the type area (RAVN et al., 1926; ØDUM, 1926, 1928; TROMP, 1949) and the concept Danian is extremely vague outside Denmark. It is believed that a systematic study of the Danian planktonic foraminifera will greatly assist to a determination of the relative age of the deposits of the Danian of Denmark in respect to biostratigraphic zones defined by planktonic species of world wide distribution (GRIMSDALE, 1951, fig. 1, p. 466). Such biostratigraphic age determination would render the problem of the assignment of the Danian to the Cretaceous or to the Tertiary immaterial for the purpose of correlation.

Based on these considerations, we have investigated the planktonic species of two foraminiferal assemblages from the younger Danian of Jutland (Zone D of ØDUM, 1926) which very kindly were put at our disposal by TH. SORGENFREI, Copenhagen, Denmark. Although the available material is by far not adequate for generalisations, the results of this study suggest that at least part of the Danian of Denmark is time equivalent with the Paleocene of Trinidad and North America.

The assemblages contain a small number of characteristic *Globigerina* and *Globorotalia* species, which, with the exception of *Globigerina daubjergensis* n. sp., are known from the Paleocene of Texas (PLUMMER, 1926) and of Trinidad (BRÖNNIMANN, in press). The planktonic fauna is of distinctly Tertiary aspect, and to the writer's knowledge none of the species has been recorded from undoubted Maestrichtian deposits (BRÖNNIMANN, 1952). The same observation has been made by BROTZEN (GRIMSDALE, 1951, p. 474) who states that "the type development of the Danian of Denmark has pelagic Globigerinas which do not occur in the Uppermost Maestrichtian".

The author is greatly indebted to TH. SORGENFREI, Danish American Prospecting Company, Copenhagen, for the two samples of friable coccolith chalk from the Uppermost Danian of Jutland (Sample No. 38, Daubjerg, Quarry S. W. of Stavnsbjerg Farm; Sample No. 48, Hjerm Chalk Pit. About 2m above 49. Chalk just under flint); and to H. G. KUGLER, Trinidad, for literature on the Danian, and for reading and discussing the manuscript.

Description of species

Genus Globigerina D'ORBIGNY 1826

Globigerina pseudo-bulloides PLUMMER 1926

References see CUSHMAN, J. A., 1952, Paleocene Foraminifera of the Gulf Coastal Region of the United States and Adjacent Areas, p. 60.

Specimens from the Danian agree perfectly with material from the Paleocene of Texas and Alabama and from the Paleocene – Lower Eocene of Trinidad. The tests coil in both directions, 23 out of 40 specimens are coiling dextrally. Common in sample 38; present and not as well preserved in sample 48.

Globigerina linaperta FINLAY 1939

Four chambered Globigerinas with large end chamber and open subcircular aperture surrounded by minute lip like border, have been assigned to this species. They

[1]) Trinidad Leaseholds Limited.

agree with topotype material from New Zealand. Twenty out of 27 specimens are coiling dextrally. Common in sample 38; present and not as well preserved in sample 48.

Globigerina hornibrooki Brönnimann 1952

This species has been described from the Paleocene of Trinidad (manuscript in press). It belongs in the neighbourhood of *G. linaperta* from which it differs by the small and peripherally flattened end chamber. Only dextrally coiling specimens are present. The species occurs rarely in sample 38.

Globigerina ex gr. *linaperta-hornibrooki*

A few 4 chambered specimens, difficult to determine specifically, have been put in this group. They coil in both directions and are rare in both samples.

Globigerina stainforthi Brönnimann 1952

This 4 chambered species is related in its general features to *G. pseudobulloides*. It has been first described from the Paleocene and Lower Eocene of Trinidad. The tests are dextrally coiling. Common in sample 38.

Globigerina daubjergensis n. sp.

Figure 1

The specimens are very small for the genus. The outline of the trochoid test is distinctly lobulate. The spiral side is pointed in the initial portion, the umbilicus is small and shallow. The final whorl, the dominant portion of the test, consists of

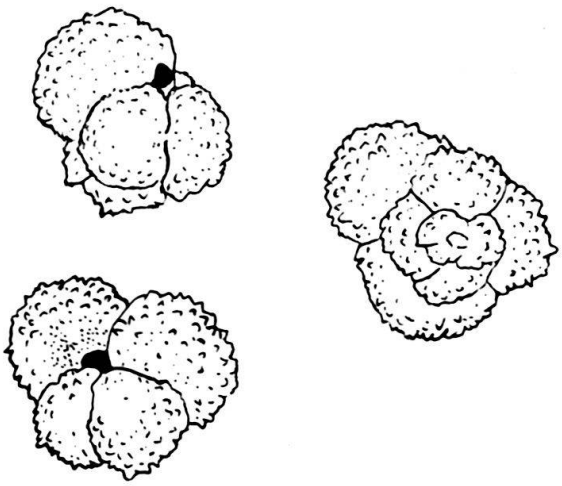


Fig. 1. *Globigerina daubjergensis* n. sp. Holotype. Appr. 150×.

4 gradually in size increasing subglobular chambers. The sutures of the final whorl are strongly incised, those of the early test are not clearly visible. The extremely small, subcircular aperture opens into the shallow umbilical depression. The rough surface is covered by minute irregularly distributed spines. The thin walls are finely perforate. The direction of coiling is undetermined, 11 out of 19 specimens are coiling to the right hand side.

The maximum diameter of the tests varies from 0.125 mm to 0.2 mm, average 0.15 mm. The height of the test is ± 0.12 mm and the aperture has a diameter of ± 0.02 mm. Common in sample 38.

Holotype

Globigerina daubjergensis n. sp. Sample 38, Daubjerg, Quarry S. W. of Stavnsbjerg Farm. Diameter 0.137 mm, height 0.12 mm. Diameter of aperture ± 0.02 mm. Deposited in the CUSHMAN Collection, U.S. National Museum, Washington, D.C.

Genus Globorotalia CUSHMAN 1927

Globorotalia compressa (PLUMMER) 1926

References see CUSHMAN, J. A., 1952, p. 60

A single specimen in sample 38 belongs to this species which is known from the Paleocene of Texas, Alabama, Arkansas, and Trinidad.

Literature

CUSHMAN, J. A. (1952): *Paleocene Foraminifera of the Gulf Coastal Region of the United States and Adjacent Areas.* Geol. Survey, Prof. Paper *232*.

GRIMSDALE, T. F. (1951): *Correlation, age determination and the Tertiary Pelagic Foraminifera.* Proc. Third World Petrol. Congr. Sect. 1, 463–475.

ODUM, H. (1926): *Studier over Daniet i Jylland og paa Fyn.* Danmarks geol. Undersøgelse. II. Raekke, Nr. 45, København.

— (1928): *Aperçu des problèmes actuels du Danien.* C. r. réun. géol. int. Copenhague, 177–182.

RAVN, J. P. J., BRÜNNICH NIELSEN, K., GRÖNWALL, K. A. og ØDUM, HILMAR (1926): *Diskussion om Daniets geologiske Stilling. With a summary of the Contents.* Meddelelser fra Dansk Geologisk Forening *7*, Kobenhaven 1926, 55–82.

TROMP, S. W. (1949): *The determination of the Cretaceous-Eocene boundary by means of quantitative, generic, microfaunal determinations and the conception „Danian" in the Near East.* Jour. Paleont. *23*, no. 6, 673–676.

---

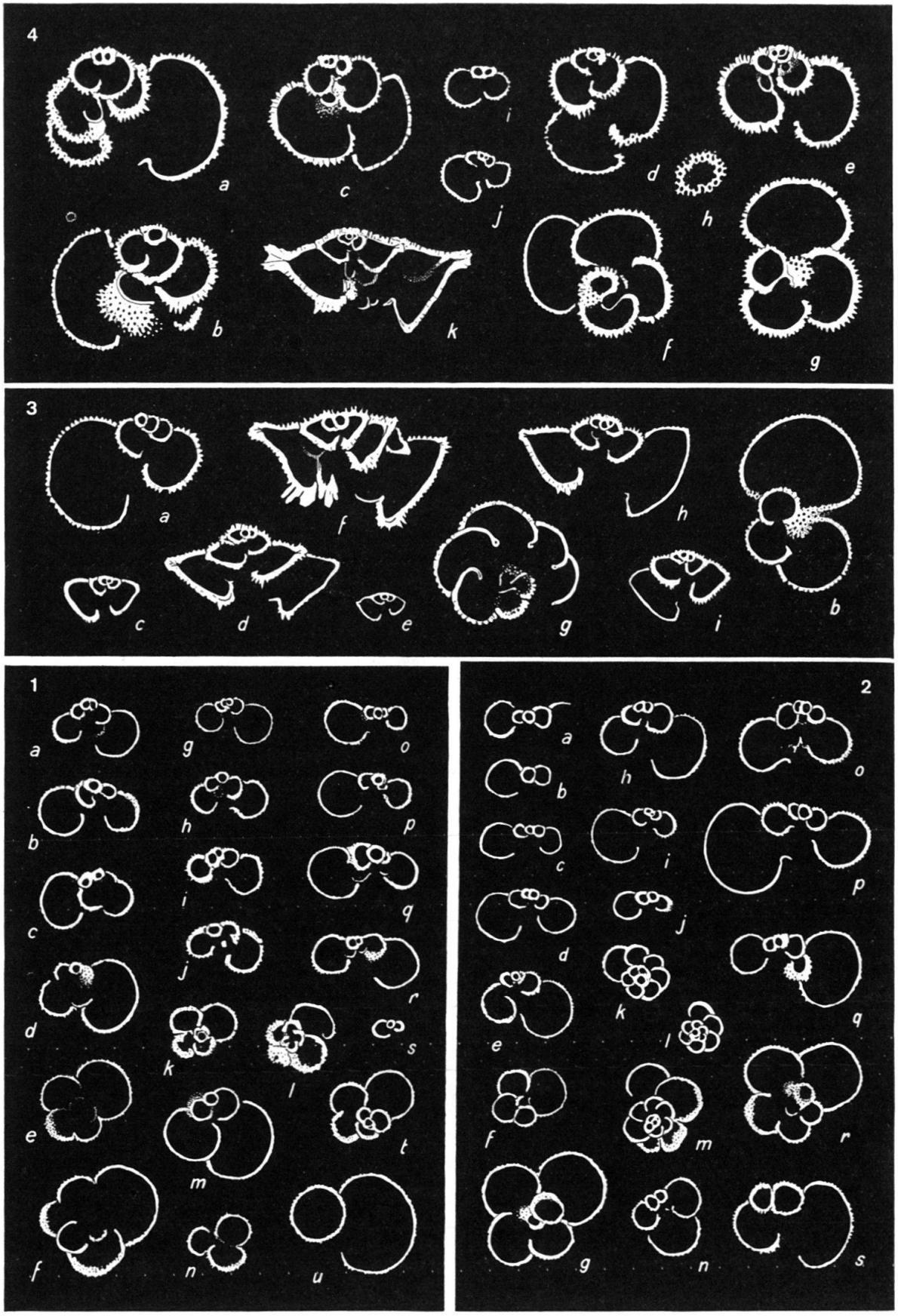
9. – MANFRED REICHEL (Bâle): **Remarques sur les Globigérines du Danien de Faxe (Danemark) et sur celles des couches de passage du Crétacé au Tertiaire dans la Scaglia de l'Apennin.** Avec 4 figures dans le texte.

Summary: Comparison of the Globigerinidae from the Danian of Faxe (Denmark) with those from the Cretaceous-Tertiary passage beds in the Apennines. Material studied in thin sections only.

Ayant été chargé de présenter à la séance annuelle de la Société paléontologique suisse (Berne 1952) la note de M. P. BRÖNNIMANN de Trinidad sur quelques Globigérines du Danien du Jutland, publiée ici même, il nous a paru intéressant de comparer les Globigérines du Danien de Faxe à celles dont O. RENZ a signalé la présence dans la scaglia des Apennins, à la limite du Crétacé et du Tertiaire.

Il ne s'agira ici que d'une confrontation préliminaire, basée uniquement sur des sections de hasard, telle qu'on en rencontre dans les lames minces, car les seuls matérieux que nous avions sous la main étaient, de part et d'autre, des calcaires durs dont la microfaune ne se laissait pas extraire. Une étude plus détaillée pourra se faire lorsque l'on aura obtenu de la scaglia des exemplaires isolés, déterminables spécifiquement.

Les matériaux examinés se trouvaient dans les collections de l'Institut de Géologie de Bâle. Ce sont: pour le Danemark quelques échantillons récoltés il y a 30 ans par F. KLINGHARDT à Faxe (localité type du Danien, située à 75 km au SSW de Copenhague), pour la scaglia, les échantillons et lames originales de O. RENZ qui a fait mention de la couche à Globigérines en question dans sa thèse (1936), à laquelle nous renvoyons pour les détails stratigraphiques, enfin, un échantillon provenant d'une coupe relevée à Casa Cudrega près Merone (à 13 km à l'Est de Come) lors d'une excursion géologique faite en 1950 sous la direction de M. L. VONDERSCHMITT.



Faxe (1) Gubbio (2, 3, 4)

Les figures illustrant cette note offrent un choix de coupes caractéristiques. Les couches à *Globorotalia* marquant un changement important dans la faune de Globigérines, nous leur avons réservé deux figures (3 et 4).

Avant de décrire les formes observées, il nous paraît nécessaire de consacrer quelques lignes à l'interprétation des coupes de Globigérines en lames minces. Parmi les sections de hasard, il faut rechercher en premier lieu les axiales, ou à défaut, celles qui s'en rapprochent le plus, puisqu'elles renseignent sur le degré de convexité de la coquille et donnent l'angle d'ouverture de l'ombilic, 2° les coupes perpendiculaires à l'axe qui font connaître le nombre de loges par tour de spire et la profondeur des sillons septaux. Les coupes quelconques, obliques ou tangentielles, complètent l'image, mais il sera souvent difficile d'en déterminer exactement la direction, les loges étant sphériques et sans carène. Enfin, pour pouvoir serrer de près les comparaisons, il est indispensable de dessiner à la chambre claire et au même grossissement toutes les coupes choisies.

Par axiales nous entendons les coupes qui passent en même temps par le proloculus et le centre de l'ombilic – ou de la columelle – si celui-ci est fermé. Comme chez les formes dont nous nous occupons l'augmentation de volume des loges est très rapide, les sections axiales se rapportant à une espèce donnée pourront être de proportions et de dimensions très variables, selon qu'elles passent par le grand ou par le petit diamètre de la coquille. A cela s'ajoutent dans le contour les fluctuations dues au fait que les loges sont souvent fortement saillantes; la silhouette ne sera pas la même quand la coupe passe par un sillon sutural ou par le sommet de la convexité marginale d'une loge.

Les Globigérines étant trochospiralées n'ont pas de coupe équatoriale au sens exact du terme. Nous nommerons donc coupes horizontales celles qui sont perpendiculaires à l'axe. Théoriquement, puisque la ligne de faîte de la convexité marginale des loges ne s'inscrit pas dans un plan, la coupe horizontale ne peut donner l'image exacte du contour de la coquille. Mais en pratique, dès qu'il s'agit de petites espèces dont le diamètre est inférieur à 0,4 mm, une tranche importante de l'animal se trouve incluse dans l'épaisseur de la lame et l'on peut trouver la section donnant ses contours vrais.

Quant à la profondeur des sillons septaux, une coupe horizontale ne peut en fournir l'image exacte qu'aux points où elle passe en direction sagittale par le sommet de la courbure des loges. Là où le plan de la coupe s'écarte de cette direction, le sillon sutural paraît plus profond qu'il ne l'est.

Dans les sections quelconques, les variations d'épaisseur du test et la manière de se présenter des pores sont importantes à considérer pour déterminer l'orientation des coupes de hasard. Les pores, étant des canalicules dirigés perpendiculairement à la surface du test, ne se trouveront pris en long que si la coupe est elle-même perpendiculaire à cette surface et c'est alors seulement que le test présente son épaisseur réelle; il prend l'aspect d'une palissade, les pores y formant des stries, d'habitude bien visibles. Si la coupe le traverse obliquement, il s'élargit et les pores apparaissent comme des points (voir p. ex. fig. 1f: les deux avant-dernières loges sont en réalité plus grandes qu'elles ne le paraissent, fig. 2m: à droite, loges incomplètes et sillons suturaux exagérés). Enfin, les coupes tangentielles sont utiles pour mesurer la densité des pores (fig. 3h).

Si l'on dispose d'un nombre suffisant de coupes, la détermination d'une Globigérine en lame mince n'est pas impossible, mais elle ne sera jamais tout à

Fig. 1. Danien de Faxe. Fig. 2–4. Scaglia de l'Apennin, Profil de Gubbio, O. Renz, 1936: 2 = niv. 33; 3 = niv. 34; 4 = niv. 35. Explications dans le texte. Gr. 62×.

ait rigoureuse puisqu'elle se base sur une reconstruction. Dans la présente note, nous ne chercherons pas à l'effectuer en détail et nous bornerons à des approximations (groupes d'espèces).

Faxe

1. Calcaire à coraux, très dur, blanc-jaunâtre, vacuolaire. 3 lames minces. Echantillon provenant sans doute de la couche classique de pierre à bâtir exploitée dans cette localité. Dans l'échelle d'ØDUM (1926) qui comprend 4 zones, il est placé à la base de la zone C. La microfaune est très pauvre. A côté des Globigérines, nous ne trouvons dans nos lames minces que quelques rares représentants des genres *Robulus*, ? *Frondicularia*, *Bolivina*, ? *Gümbelina* et des Ostracodes lisses.

2. Calcaire blanc-grisâtre contenant de nombreux fragments de Bryozoaires. 5 lames minces. L'échantillon sectionné renferme un céphalothorax de *Dromiopsis rugosa* SCHLOTHEIM, pareil à celui qu'a figuré WOODWARD (1901, pl. XII, fig. 4). Faute de matériel de comparaison, il ne nous est pas possible de préciser le niveau auquel appartient cet échantillon. *Dromiopsis rugosa* se montre dans tout l'étage et les bancs à Bryozoaires s'observent dans les zones B, C et à la base de D. Il ne s'agit pas ici d'une de ces «lumachelles à Bryozoaires» (fréquentes aussi dans le Danien qu'à Maestricht), mais d'une roche compacte dans laquelle ces organismes ne sont que sporadiquement répartis. Il est donc probable que cet échantillon 2 a été récolté au voisinage immédiat du calcaire à coraux, peut-être même dans une de ces «couches secondaires à Bryozoaires», intercalées dans la masse des calcaires à polypiers (ØDUM, 1928, p. 179). Les Globigérines y sont accompagnées de petits Rotalidés, de rares Buliminidés et d'Ostracodes lisses.

Les Globigérines que renferment les 2 échantillons mentionnés n'offrent pas de différences appréciables, mais, dans le calcaire à coraux, elles sont rares, très clairsemées, tandis que dans la couche à Bryozoaires, on peut en compter aisément une trentaine par lame mince. Cette fréquence est encore très faible, on voit qu'il ne s'agit pas d'un sédiment comparable aux couches à Globigérines de la Scaglia dans lesquelles ces foraminifères pélagiques pullulent. Elles frappent par leur petite taille. Leur test, très mince, est mal conservé, mais les épines sont restées visibles par places. D'après les coupes, on peut distinguer au moins 3 formes (fig. 1):

1° Forme à côté spiral presque plan, loges sphériques, parfois un peu déprimées dorsoventralement. Diamètre max. 0,26 mm. Axiales et subaxiales *o*, *p*, *q*, *r*; les horizontales *e* et *t* à 4 loges au dernier tour peuvent lui appartenir.

2° Forme assez convexe – les deux premiers tours font saillie –, très voisine de la précédente, mais loges plus hautes et ombilic plus étroit. Coupes *a*, *b*, *c* et avec réserve, l'oblique *m*, la basale *f* et la marginale *u* dont la plus grande loge a 0,23 mm de hauteur.

3° Très petite forme, trochoïde, à test un peu plus épais que chez les précédentes et plus distinctement épineux. Fig. 1 *h*, *i*, *j* et *l*.

La forme 1 se rattache par ses caractères généraux au groupe de *Gl. pseudobulloides* PLUMMER. La forme 3 semble assez voisine de *Gl. daubjergensis* BRÖNNIMANN. La forme 2 est indéterminée, peut-être s'agit-il de *Gl. hornibrooki* BRÖNNIMANN du groupe de *Gl. linaperta* FINLAY (BRÖNNIMANN 1952 b).

Scaglia de l'Apennin

Les Globigérines et Globorotalies figurées ici proviennent des niveaux 33, 34 et 35 du profil relevé par O. RENZ dans la vallée de Bottacione au NE de Gubbio

(1936, p. 16, pl. I, profil I) correspondant respectivement aux figures 2, 3 et 4. La couche qui nous intéresse spécialement comme devant être d'âge danien est celle qui porte le N° 33 (fig. 2). C'est un calcaire très compact, dur, de couleur brique tirant sur le rose. D'après O. RENZ, il a, à cet endroit, environ 2 m d'épaisseur. La microfaune est presqu'entièrement représentée par des Globigérines de petite taille (0,1–0,4 mm). Le genre *Globorotalia* ne s'y montre pas encore et l'on n'y trouve pas trace de Globotruncanas qui pullulaient encore au niveau précédent (32), où dominent *Glt. stuarti* et *Glt. contusa* accompagnés de nombreux Gümbelinidés évolués.

Au niveau 34 (fig. 3), nous avons un calcaire marneux rose clair, dans lequel apparaissent des *Globorotalia* appartenant aux groupes *simulatilis-angulata* et *velascoensis*. Des Globigérines plus grandes surgissent parmi celles de petite et moyenne taille. Certaines coupes sont attribuables à *Glrt. compressa* et à *Glrt. membranacea*.

Le niveau 35 (fig. 4) est un calcaire dur rouge-brique à *Globorotalia* et Globigérines d'assez grande taille, au test épais. O. RENZ a noté la présence de la couche 33 à petites Globigérines en d'autres points de l'Apennin central (Ombrie du Nord et du Sud) dans les coupes qu'il a relevées à Fossombrone, au Mte Acuto et à S. Ilario et, comme il est dit plus haut (p. 341), nous l'avons retrouvée, avec exactement la même faune, aux environs de Merone, dans le nord de la plaine lombarde.

Globigérines.

Dans la couche 33, elles comprennent en majeure partie des formes au côté dorsal assez plat, à loges sphériques de volume assez rapidement croissant, dont 4 occupent le dernier tour, à ombilic large dans lequel donne l'ouverture, souvent bordée d'une lèvre. Ce type est représenté par des petites et des grandes formes qui peuvent toutes deux se placer dans le groupe de *Glrt. pseudobulloides*, mais dont les caractères distinctifs devront être précisés d'après des échantillons isolés. Le diamètre des petites formes (*b*, *c*, *d*) est de 0,18–0,24 mm, celui des «grandes» (*p*, *q*) 0,38 mm (*p*). On trouve de nombreuses coupes très ressemblantes voire identiques à celles du type 1 de Faxe. Comme à Faxe, une forme de caractères généraux semblables, mais plus trochoïde (*e*, ? *g*, *h*, *s*) se mèle à la première. Une troisième, toujours de petite taille, est nettement planispirale et peut appartenir au genre *Globigerinella* (*a*); les coupes équatoriales *k* et *l*, à 5–6 loges au dernier tour, s'y rapportent également[1]).

Dans la couche 34 (fig. 3), apparaissent des Globigérines de plus grande taille au contour parfois nettement triloculinaire et dont la dernière loge est beaucoup plus grande que les autres. Le test s'épaissit, mais demeure relativement mince. Ces formes (*a* et *b*) se rattachent sans doute au groupe de *Glt. triloculinoides-linaperta*. Des formes identiques à *e* et *h* du niveau 33 se voient encore, mais les formes planispirales *a*, *k* et *l* de ce niveau ont disparu.

Enfin, dans la couche 35 (fig. 4), prédominent les grandes formes à test épais régulièrement épineux et pores grossiers. L'enroulement qui comprend 4 loges au dernier tour est tantôt serré, tantôt le pas de la spire augmente brusquement à la

[1]) Il n'est pas impossible, mais peu probable, que la couche 33 contienne encore des survivants du genre *Rugoglobigerina* créé en 1952 par BRÖNNIMANN pour les formes du groupe de *Gl. rugosa* PLUMMER caractéristique du Crétacé supérieur. En section axiale, les formes de ce groupe peuvent avoir une silhouette semblable à fig. 2p. Leur caractère distinctif, les petits tubercules disposés en chapelets ou formant par leur réunion des côtes convergeant vers le sommet des loges est parfois si peu marqué qu'il ne doit pas toujours être visible sur les coupes.

fin de la croissance. La forme générale est globuleuse, mais on trouve encore des types pareils à *a* et *b* du niveau précédent.

Notre choix de coupes est beaucoup trop restreint pour donner une idée de la richesse de formes représentées dans ces gisements. Il faudrait une planche supplémentaire pour figurer les très petites formes qui accompagnent les grandes dans toute les populations de Globigérinidés et en représentent le modèle réduit (abstraction faite des individus jeunes ou dont seules les premières loges sont conservées).

Globorotalia

Dans nos lames minces de Faxe, aussi bien que dans celles de la couche 33 de Gubbio, nous n'avons pas trouvé une seule coupe qui puisse se rapporter en toute sûreté à une *Globorotalia*. On devrait s'attendre à y rencontrer *Glrt. compressa* (PLUMMER), espèce signalée dans le Danien du Danemark par BROTZEN (1940, 1948) et par BRÖNNIMANN (1952a) qui, il est vrai, l'indique comme très rare, et que GRIMSDALE (1951) fait apparaître dans le Moyen Orient aussitôt après l'extinction de *Globotruncana*. *G. compressa* est une espèce hybride. PLUMMER l'a décrite en 1926 comme *Globigerina* et plusieurs auteurs la maintiennent encore dans ce genre. Elle n'a pas de carène, mais ses loges un peu aplaties dorsoventralement ont, en coupe axiale, un contour ogival. On dirait une *pseudobulloides* légèrement écrasée. Les figures qui en ont été données s'écartent parfois notablement de celle du type. CUSHMAN & BERMUDEZ (1949, pl. VI, fig. 21) qui placent *compressa* dans le genre *Globorotalia* figurent sous ce nom un exemplaire à loges presque sphériques. Si nous nous en rapportions à cette illustration, bon nombre de sections de Faxe et Gubbio 33 pourraient lui être attribuées (p. ex. fig. 1*q* et *r*, 2*b* et *c*).

En revanche, dès qu'apparaissent les *Globorotalia* typiques (*simulatilis*, etc.), soit au niveau 34, on trouve des sections axiales d'une forme dont les contours et les dimensions correspondent très bien à ceux du type de *G. compressa*, figuré par PLUMMER (1926). Au niveau 35, il s'y joint des formes qui paraissent voisines de *Glrt. palmerae* CUSHM. Elles ne sont pas figurées ici.

Les figures 3 et 4 donnent quelques coupes axiales de *Globorotalia* du sous-genre *Truncorotalia* CUSHMAN. Au niveau 34 (fig. 3), dominent les formes plano-convexes à angle carénal très ouvert dans les dernières loges dont le nombre au dernier tour est de 5 à 7. Celles qui ont, en coupe axiale, l'aspect d'un papillon (*h*, p. ex., avec coupe horizontale *g*) sont du groupe *simulatilis* (SCHWAGER, 1883)–*angulata* (WHITE, 1928), groupe auquel on peut rattacher *Glrt. acuta* (*wilcoxensis* var. *acuta* TOULMIN) et *Glrt. crassata* var. *aequa* CUSHMAN & H. H. RENZ, espèces américaines dont le nombre de loges périphériques est cependant un peu plus réduit (4–5). Bien que de contour biconvexe, l'exemplaire 3*i* nous paraît appartenir également à ce groupe. On voit qu'à sa face supérieure conique correspond une aire ombilicale plus étroite que chez *i* et qu'il suffirait d'ouvrir légèrement celle-ci pour amener la face supérieure des loges dans un plan horizontal. La coupe, du reste, ne passe peut-être pas par la dernière loge.

L'exemplaire *f* est une *velascoensis* typique, à carène bien marquée et touffes de grosses épines, au sommet des éminences qui bordent l'ombilic (caractère qui fait défaut à *Glrt. simulatilis*). La présence de *Glrt. velascoensis* au niveau 34 est aussi attestée dans notre lame mince par une coupe horizontale à 8 loges au dernier tour, dont l'enroulement coïncide en tous points à celui de la coupe axiale *f*.

Les espèces mentionnées sont accompagnées de formes biconiques qu'il faudrait examiner entières pour les déterminer. Il nous semble cependant que quelques-unes peuvent se rattacher aux précédentes comme variétés ou mutants

dont l'angle carénal ne s'est pas élargi au cours de la croissance (phénomène qui s'observe aussi chez *Globotruncana stuarti*). L'exemplaire *d* a une spire correspondant à celle de *Glrt. velascoensis* dont le pas est faible.

Enfin, les formes minuscules *c* et *e* sont peut-être des espèces nouvelles; *c* a le profil d'une *crassata*, mais à nombre de tours égal elle n'atteint que la moitié du diamètre du type de cette espèce, *e* ne correspond à aucune forme décrite.

Les Globorotalies de la couche 35 (fig. 4) offrent des formes semblables à celle du niveau 34, mais les individus à forte carène dérivés de *Glrt. velascoensis* ont souvent le profil de *Glrt. aragonensis* NUTTAL. C'est le cas de l'exemplaire *k* que O. RENZ a déjà figuré dans sa thèse (1936, pl. VI, fig. 45; voir également à la fig. 5 de la pl. VII une photo montrant bien le pullulement de Globigérines et de Globorotalies caractérisant cette zone, il s'agit ici de son équivalent dans le gisement d'Arrone).

En comparant les Globigérines des calcaires daniens de Faxe à celles qui apparaissent à la limite Crétacé-Tertiaire dans la Scaglia, on est frappé de trouver dans ces gisements des formes très semblables et même identiques (au moins en coupe) et une évidente ressemblance dans leurs caractère généraux, mais un examen détaillé révèle immédiatement des différences assez marquées pour nous engager à n'aborder qu'avec grande prudence une tentative de parallélisation des niveaux en question. Ainsi, à Faxe, on trouve de nombreuses petites formes trapues, irrégulièrement épineuses (fig. 1 *h*, *i* et *l*) qui n'ont pas d'équivalent à Gubbio 33. Inversément, dans la scaglia, Gubbio 33 offre un nombre élevé de formes presque planispirales et des Globigérinelles qui donnent à sa faune un caractère plus crétacé, renforcé par la présence de Gümbelinidés assez fréquents. Ces derniers cependant ne sont représentés que par une espèce de type simple (*Gümbelina*), les *Planoglobulina*, *Pseudotextularia* et *Ventilabrella* ont disparu avec les dernières *Globotruncana;* elles abondaient encore au niveau 32.

Ces différences donnent à penser que la couche à petites Globigérines de la Scaglia occupe un niveau un peu inférieur à la zone *c* de Faxe. Mais il se peut aussi qu'elles soient dues à des conditions écologiques car, dans son ensemble, la microfaune crétacée et tertiaire du domaine méditerranéen diffère sensiblement de celle de l'Europe septentrionale.

On admet actuellement d'une manière assez générale que le genre *Globotruncana* ne dure pas au delà du Maestrichtien. S'il en est bien ainsi, la couche à petites Globigérines (Gubbio 33) doit se placer dans le Danien. O. RENZ n'avait pas cherché à en préciser l'âge. En 1936 on manquait à cet effet de repères suffisants, mais on supposait que *Globotruncana* atteignait le sommet du Crétacé, Danien inclus. Dans le tableau stratigraphique qu'il donne à la p. 38 de son mémoire, RENZ laisse un petit espace libre entre la limite Crétacé-Tertiaire et le point d'apparition de *Globorotalia*. Cette interruption correspond à la couche à Globigérines considérée donc par lui comme marquant le début du Paléocène.

La question de savoir si les Globorotalies (du groupe *simulatilis*) apparaissent dans le cours du Danien ou à la base du Montien est très difficile – pour ne pas dire impossible – à trancher, car jusqu'ici ces formes n'ont pas été observées au Danemark. On ne sait pas où tracer la limite supérieure du Danien dans les vastes domaines où ces Globorotalies constituent un élément très caractéristique des faunes pélagiques (Amérique centrale et toute la Thétys) et l'on se voit obligé de créer un étage Danomontien pour les couches de passage du Crétacé au Tertiaire. Ces couches comprennent cependant deux zones distinctes: l'inférieure sans *Globo-*

rotalia (*Glrt.*? *compressa* excepté), la supérieure avec *Globorotalia* (*Truncorotalia*). Les tableaux de répartition stratigraphiques des foraminifères pélagiques donnés par GRIMSDALE (1951) pour le Moyen-Orient et celui qu'à récemment publié REISS (1952) pour l'Etat d'Israel montrent nettement ces deux zones[2]). On voit en outre que dans ces régions, la succession des faunes est la même que dans la scaglia italienne. Dans une stratigraphie basée sur les foraminifères pélagiques, il serait donc pratique de placer par convention le début du Tertiaire au moment de l'entrée en scène de *Globorotalia* (*simulatilis-angulata*) dont la répartition géographique est considérable (nous en avons constaté la présence dans des roches provenant du Nord de Borneo). En Amérique du reste, l'opinion tend à prévaloir que ces formes caractérisent le Paléocène et ne débutent pas au sommet du Crétacé comme le pensait encore CUSHMAN. BOLLI dans une note récente (1952) s'en sert pour démontrer l'âge paléocène de la Lizard Spring formation de Trinidad.

Avec les Globigérines, la question se complique. En effet, chez elles, c'est au passage du Maestrichtien au Danien que s'opère le plus important renouvellement d'espèces. Dès le Danien, elles accusent des caractères «tertiaires». Les espèces telles que *pseudobulloides*, *triloculinoides* et *linaperta* du Midway américain sont indiquées par les auteurs comme apparaissant aussitôt après l'extinction de *Globotruncana* et de *Rugoglobigerina* et elles s'observent dans tout le Paléocène. Ce sont les espèces dont BROTZEN (1940) a reconnu la présence dans le Danien de Scanie et du Danemark et que BRÖNNIMANN a retrouvées dans la dernière zone de l'étage avec quelques autres qu'il décrit comme nouvelles[3]). Si les mêmes Globigérines sont communes au Danien et au début du Tertiaire, nous avons vu cependant que dans la scaglia, un changement assez important se produit dans leurs populations au moment de l'arrivée des Globorotalies. Leur taille augmente et des formes à loge terminale très volumineuse deviennent dominantes. Ces changements seront intéressants à suivre en d'autres points du domaine méditerranéen. Il vaudra aussi la peine d'étudier les petites Globigérines du Danien de Tercis, dont une des figures du récent ouvrage de CUVILLIER (1951, pl. LX, fig. 2) laisse voir quelques coupes qui nous semblent correspondre de très près aux espèces des calcaires de Faxe.

Nos connaissances sur les Globigérinidés du Danien typique, qui viennent d'être enrichies par les études de BRÖNNIMANN demandent à être complétées par l'examen minutieux des 4 zones de cet étage. De même, il faudra par un échantillonnage aussi serré que possible suivre pas à pas les modifications qui s'opèrent dans la microfaune pélagique de la scaglia au passage Crétacé-Tertiaire. Nous espérons aussi trouver dans cette série des roches dont on puisse isoler les Foraminifères. Comme il semble bien que dans cette partie de la scaglia la sédimentation n'offre pas de lacunes, les résultats de cet examen pourront apporter quelques données utiles à la solution du problème si complexe du Danien. A cet effet, les quelques lames minces que nous venons de confronter sont bien peu de chose, mais elles nous ont permis de constater que les petites Globigérines apparaissant dans la scaglia de l'Apennin, à la limite supérieure du Crétacé, offrent avec celles du Danien de Faxe de nombreux points communs.

---

[2]) La zone inférieure sans *Truncorotalia* n'est pas encore indiquée dans les travaux de GLAESSNER (1937) et de HENSON (1938) qui nous ont donné les premiers aperçus généraux sur la succession des petits Foraminifères au passage du Crétacé au Tertiaire (Caucase et Palestine).

[3]) La présence de Globigérines dans le Danien du Danemark avait été signalée déjà en 1896 par H. MUNTHE.

Ouvrages cités

BOLLI, H. (1952): *Note on the Cretaceous-Tertiary boundary in Trinidad BWI*. Journ. Paleont. *26*, N° 4.

BRÖNNIMANN, P. (1952): *Globigerinidae from the Upper Cretaceous (Cenomanian-Maestrichtian) of Trinidad, BWI*. Bull. Amer. Paleont. *34*, N° 140.

— (1952a): *Note on planktonic Foraminifera from Danian Localities of Jutland, Denmark*. Eclogae geol. Helv. *45*.

— (1952b): *Trinidad paleocene and lower eocene Globigerinidae*. Bull. Amer. Paleont. *34*, N° 143.

BROTZEN, F. (1940): *Flintrännans och Trindelrännans geologi (Oresund)*. Sver. Geol. Undersökning, Ser. C., N° 435.

— (1948): *The swedish Paleocene and its foraminiferal Fauna*. Sver. Geol. Undersökning, Ser. C., N° 493.

CUSHMAN, J. & BERMUDEZ, P. (1949): *Some cuban species of Globorotalia*. Contributions Cushm. Labor. Foram. Res. *25*, part 2.

CUVILLIER, J. (1951): *Corrélations stratigraphiques par microfaciès en Aquitaine occidentale*. Leiden.

GLAESSNER, M. F. (1937): *Planktonforaminiferen aus der Kreide und dem Eocaen und ihre stratigraphische Bedeutung*. Studies in Micropaleontology *1*, Moskau.

GRIMSDALE, T. F. (1951): *Correlation, age determination, and the tertiary pelagic foraminifera*. Leiden. Proc. Third World Petrol Congress Sect. *1*, 463.

HENSON, F. R. S. (1938): *Stratigraphic correlation by small Foraminifera in Palestina and adjoining countries*. Geol. Mag. *75*.

MUNTHE, H. (1896): *Til Kännedomen af foraminiferfaunan i Scanes Kritsystem*. Geol. Förening i Stockholm Förhandl. *18*.

ØDUM, H. (1926): *Studier over Daniet i Jylland og paa Fyn*. Danmarks geologiske Undersøgelse, II. Raekke, N° 45.

— (1928): *Aperçu des problèmes du Danien*. C. R. réunion géologique à Copenhague 177–182.

PLUMMER, H. J. (1926): *Foraminifera of the Midway formation in Texas*. Univ. of Texas Bull.. N° 2644.

REISS, Z. (1952): *On the uppercretaceous and lower Tertiary microfaunas of Israel*. Bull. Research Council of Israel. *II*/1.

RENZ, OTTO (1936): *Stratigraphische und mikropaläontologische Untersuchung der Scaglia im Zentral-Apennin*. Eclogae geol. Helv. *2*.

SCHWAGER, C. (1883): *Die Foraminiferen aus den Eocaenablagerungen der libyschen Wüste Ägyptens*. Palaeontographica, *30*.

WHITE, M. (1928): *Some index foraminifera of the Tampico embayment area of Mexico*. Journ. Paleont. *2*, N° 4.

WOODWARD, H. (1901): *On some Crustacea collected by Miss Caroline Biley and Miss L. Copland from the Uppercretaceous of Faxe, Denmark*. Geol. Mag. (N. S.) *8*.

---

10. – MANFRED REICHEL (Basel) und EMIL KUHN (Zürich): **Über Haifischwirbel aus der Kreide der Préalpes médianes.** Kein Manuskript eingegangen.

---

11. – EMIL KUHN (Zürich): **Der Schädel von Macronemus.** Kein Manuskript eingegangen.

---

12. – BERNHARD PEYER (Zürich): **Über Funde von Fischzähnen aus dem südalpinen Lias.** Kein Manuskript eingegangen.

---

13. – BERNHARD PEYER (Zürich): **Über einen Gebissrest von Lepidotus aus dem Malm von Thayngen (Kt. Schaffhausen).** Kein Manuskript eingegangen.

---

14. – EDUARD GERBER (Bern): **Über ein bemerkenswertes Pferdegrab bei Tramelan-Dessus.** Wird voraussichtlich an anderer Stelle publiziert.

---

15. – FRITZ LIEB (Basel): **Neue paläontologische und stratigraphische Untersuchungen in den Murchisonaeschichten des Basler und Berner Juras.** Kein Manuskript eingegangen.

---

16. – HANS HESS (Basel): **Neue Beobachtungen über jurassische Astropectiniden.** Kein Manuskript eingegangen.

---

17. – MARCEL MILLIOUD (Lausanne): **Les brachiopodes des couches à Mytilus.** Pas reçu de manuscrit.

---

18. — RENÉ HANTKE (Rorschach): **Die wahre Natur von Carpinus pyramidalis, Dodonaea pteleaefolia, Laurus princeps und Hiraea expansa.**

Bei der Neubearbeitung der bereits durch OSWALD HEER (1855, 1856 und 1859) bekannt gewordenen obermiozänen Flora der Oehninger Fundstelle Schrotzburg ergaben sich dank des recht umfangreichen, von H. STAUBER in den Jahren 1931-36 ausgebeuteten Materials neben zahlreichen, schon von HEER vollkommen richtig erkannten Pflanzengattungen auch einige weitere Genera sowie verschiedene neue Zuordnungen, von denen hier ihrer vier kurz erwähnt seien.

Eingehende Untersuchungen ergaben, dass die bis anhin als *Carpinus pyramidalis* beschriebenen Blätter nicht von einer Hainbuche stammen, sondern zusammen mit den als *Ulmus Braunii* und *U. minuta* bezeichneten Stücken in der Tat Ulmenblätter darstellen, wie dies bereits UNGER (1847) und GOEPPERT (1855) bei ihren als *U. longifolia* beschriebenen Blättern feststellten. Von all den bereits von HEER angeführten Unterscheidungsmerkmalen der Gattungen *Carpinus* und *Ulmus*: asymmetrische Blattbasis, häufig auftretende Gabelung der Seitennerven, abweichende Ausbildung der Randzähne, derbere Blattbeschaffenheit, Verlauf des untersten Aussenastes nach einer Zahnbucht usw. hat sich dieses letzte, schon von HEER festgestellte, bei seinen Schrotzburger Blättern jedoch nicht beachtete Ulmenblatt-Merkmal als das zuverlässigste ergeben. Dass die Schrotzburger Blätter nicht von Hainbuchen stammen, geht auch aus dem völligen Fehlen derartiger Früchte hervor, dagegen sind geflügelte Ulmenfrüchte, vielfach sogar dicht neben

den schmalpyramidalen Blättern liegend, ziemlich häufig. Da sich unter den rezenten Ulmen keine vollkommen übereinstimmende Art findet, scheint unsere fossile Ulme eine ausgestorbene Form darzustellen, die auf Grund ihrer Früchte der Sektion *Oreoptelea* SPACH angehört.

Von HEER als Fruchtreste von *Dodonaea*, einer Sapindacee, beschriebene Reste konnten auf Grund eines Fundes einer Fruchttraube eindeutig als Früchte von *Pterocarya* bestimmt werden. Allerdings sind die Schrotzburger Exemplare durchwegs etwas grösser als diejenigen der heutigen, kaukasischen Art. Sehr wahrscheinlich handelt es sich auch bei *Adiantites tertiarius*, dem von HEER als lederartiges, glänzend braunschwarzes Fiederfragment eines Farnes betrachteten Stück, ebenfalls um einen Fruchtflügelrest von *Pterocarya*, und ohne Zweifel stellen die von HEER (1859, S. 91) als Blätter von *Juglans bilinica* angeführten Reste die Fiederblätter unserer Flügelnuss dar.

Mit einem von ALEXANDER BRAUN stammenden Oehninger Stück, einem kleineren, ganzrandigen Blattrest mit 4 dicht daneben liegenden Blütenknospen, vereinigte HEER seinerzeit auch grosse, länglich-lanzettliche Lauraceenblätter von Oehningen und Schrotzburg, die er mit *Laurus canariensis* WEBB, insbesondere mit der *var. glaucescens* verglich. Dass sowohl das kleine Oehninger Blatt, als auch die 4 Blütenknospen tatsächlich einer Lorbeer-Art angehören, ist kaum zu bezweifeln; dagegen scheinen die anderen — als *Laurus princeps* bezeichneten — Stücke viel eher der Gattung *Persea* anzugehören, was bereits SCHIMPER (1870/72, S. 831) und SCHENK (1890, S. 497) erkannt haben, weichen doch diese Blätter sowohl hinsichtlich der grösseren Zahl von Seitennerven, als auch bezüglich des Fehlens von Drüsen in ihren Achseln von *L. canariensis* deutlich ab. Dagegen zeigen unter den rezenten Lauraceen-Gattungen jene von *Persea indica* L. mit unseren Schrotzburger Blättern eine prachtvolle Übereinstimmung. Neuerdings bezeichnen KRÄUSEL & WEYLAND (1950, S. 58) anatomisch untersuchte Blätter aus dem rheinischen Tertiär als *Laurophyllum princeps*. Doch weichen diese, zweifellos einer Lauracee angehörenden Reste, in Zahl und Verlauf der Seitennerven sowie hinsichtlich der mittleren Blattgrösse von den von HEER aus den Oehninger- und Schrotzburger-Ablagerungen als *L. princeps* beschriebenen Exemplaren ab.

Kreisrunde bis nierenförmige, am Grunde herzförmig ausgerandete pflanzliche Reste wurden von HEER als Fruchtflügel von *Hiraea*, einer Malpigiacee, betrachtet. Vollständiger erhaltene Stücke erlaubten nun, diese Fossilstücke, deren Zuordnung zu *Hiraea* schon SCHENK (1890, S. 573) und F. KIRCHHEIMER (1937) sehr fraglich schien, eindeutig als solche einer Wasserpflanze zu erkennen, zeigen sie doch mit der Gattung *Hydromystria*, einer Hydrocharitacee, eine derart auffallende Übereinstimmung, dass an ihrer Zugehörigkeit zu dieser, in warmen, ruhigen Waldtümpeln vorkommenden Wasserpflanze kaum zu zweifeln ist.

---

19. – RENÉ HANTKE (Rorschach): **Obermiozäne Pflanzengesellschaften.** (Mit 2 Tabellen).

Die überaus grosse Zahl von Blattresten aus den Schrotzburger Fundstellen erlaubte, neben einer blossen Beschreibung der einzelnen Pflanzenarten, auch über die mengenmässige Zusammensetzung dieser obermiozänen Lokalflora etwas zu erfahren, gewissermassen ihre Häufigkeit und damit ihre Vergesellschaftung noch präziser zu ergründen. Dabei wurden zunächst die Blätter der beteiligten Arten

in jeder Pflanzenlage ausgezählt und der prozentuale Anteil ermittelt. Die so erhaltenen Prozentzahlen spiegeln nun allerdings noch nicht unmittelbar die Bestandesverhältnisse unseres Tertiärwaldes wieder, sondern sind noch durch verschiedene Faktoren verzerrt, erzeugen doch schon primär nicht alle Laubbäume gleichviele Blätter, andere wiederum sind nicht laubwerfend. Einer gleichgrossen Zahl von Blättern darf demzufolge nicht auch eine gleiche Häufigkeit der betreffenden Laubbäume zugesprochen werden. Ebenso sind auch nicht alle Blattarten gleich gut der fossilen Erhaltung befähigt. Überdies vermögen dann noch ökologische Zufälligkeiten, wie etwa selektiver Wasser- oder Windtransport, das Bild von der ursprünglichen Waldzusammensetzung mehr oder weniger stark zu verfälschen. Immerhin fällt dieser letzte Einwand für die Schrotzburger Fundstellen kaum allzu sehr ins Gewicht, sind doch hier die Blätter sowohl in den einzelnen Lagen wie auch an den verschiedenen, z. T. bis 50 m auseinander liegenden Abbaustellen vollkommen regellos eingestreut.

Recht deutlich tritt vor allem der Florenunterschied der beiden, durch 50 m sterile Glimmersande getrennten Pflanzenlager zutage. So herrschen in der unteren Fundstelle die beiden Laubbäume *Populus mutabilis* und *Podogonium lyellianum* sowie die Wasserpflanze *Ceratophyllum schrotzburgense* vor, während von den drei, in den oberen Fundstellen überaus häufigen Arten, sowohl *Ulmus longifolia* wie *Platanus aceroides* noch ziemlich stark zurücktreten. *Acer angustilobum* und *Berchemia multinervis* scheinen im unteren Lager noch vollkommen zu fehlen, fand sich doch hier von beiden Arten nicht ein einziges Blatt.

Unter sich dagegen weisen sowohl das untere wie namentlich das obere, ca. 1,6 m mächtige Lager einen relativ konstant bleibenden Florencharakter auf. Wohl lassen sich bei den einzelnen Arten der oberen Fundstellen zuweilen recht beträchtliche Häufigkeitsschwankungen erkennen, doch sind diese eher auf eine etwas unterschiedliche Einstreuung als auf eine durchgreifende Änderung in der Zusammensetzung des obermiozänen Schrotzburger Waldes zurückzuführen. Innerhalb der gleichen Schicht zeigte sich bei allen Abbaustellen hinsichtlich der prozentualen Zusammensetzung jeweils eine auffallende Übereinstimmung. Durchgehend vorherrschend sind vor allem drei Arten: *Ulmus longifolia*, *Liqidambar europaea* und *Platanus aceroides*, wobei bald *U. longifolia*, bald *L. europaea* etwas mehr überwiegt, während die Platanenblätter hauptsächlich in den untersten Schichten vorherrschen, weiter oben dann aber eher etwas zurücktreten.

In den einzelnen Schichten erreichen auch *Salix Lavateri* und etwas seltener *Cinnamomum polymorphum* eine mit diesen 3 Arten vergleichbare Häufigkeit. Immer noch zahlreich vertreten sind *Populus balsamoides* und *Acer angustilobum*. Auf den meisten grösseren Platten finden sich ausserdem noch Blätter von *Berchemia multinervis*, *Populus latior*, *Juglans acuminata*, *Persea princeps* und *Podogonium lyellianum*. Dagegen treten *Pterocarya castaneaefolia*, *Zelkova Ungeri*, *Crataegus longepetiolata*, *Salix angusta*, *Acer trilobatum* und *Sapindus falcifolius* bereits stark zurück. Nur in ganz wenigen oder gar nur in einem einzigen Exemplar liegen vor: *Quercus mediterranea*, *Smilax sagittifera*, *Diospyros brachysepala*, *Fagus attenuata*, *Alnus rotundata*, *Castanea atavia* und *Comptonia oeningensis*. Die im unteren Pflanzenlager recht häufige *Populus mutabilis* fehlt vollkommen, und von *Ceratophyllum schrotzburgense* fand sich nur noch in den obersten Schichten je ein Exemplar. Auffallend ist weiterhin das aussergewöhnlich starke Zurücktreten von *Podogonium lyellianum*, stellt doch diese Leguminose in der unteren Fundstelle weitaus die häufigste Pflanze dar.

Deutlich zum Ausdruck kommt ebenfalls das jeweilige Überhandnehmen der Wasserpflanzen, insbesondere von *Salvinia formosa*, etwas weniger klar jenes von

Tabelle 1

Ökologische Gliederung des obermiozänen Auenwaldes (ob. Schrotzburger Fundstelle)

Altwasser-Assoziation	Auenwald				Mesophytenwald	
Ufer bei Niederwasser	zeitweise überschwemmt	Ufer bei Hochwasser	ufernah, rel. feucht jedoch nicht mehr überschwemmt		bereits rel. trocken	
	Liquidambar europaea	*Platanus aceroides*				
	Ulmus longifolia	*Juglans acuminata*				
	Populus latior	*Fagus attenuata*				
	Populus balsamoides				*Castanea atavia*	Lichthölzer
	Acer trilobatum	*Podogonium Lyellianum*				
	Salix Lavateri	*Fraxinus stenoptera*				
	Acer angustilobum					
	Pterocarya castaneaefolia					
	Zelkova Ungeri	(*Populus mutabilis*)*			*Quercus mediterranea*	
	Cinnamumum polymorphum					Schattenhölzer
		Persea princeps		*Crataegus longepetiolata*		
	Alnus rotundata	*Glyptostrobus europaeus*	*Diospyros brachysepala*			
	Salix angusta	*Sapindus falcifolius*				
	Berchemia multinervis	*Smilax sagittifera*	*Comptonia oeningensis*			Sträucher
	Pteridium oeningense					Kräuter
Typha latissima	Cyperaceen, Gramineen, *Amblystegium schrotzburgense*					
Ceratophyllum schrotzburgense						Wasserpflanzen
Hydromystria expansa						
Salvinia formosa						

* Nur im unteren Pflanzenlager

Hydromystria expansa, in Zeiten, in denen jegliche Schwebzufuhr unterblieb, also jeweils nur feinster Kalkschlamm, Seekreide, zur Ablagerung gelangte, der heute in Form von zwei dünnen Kalkbändchen die Mergelserie durchzieht. Etwas eigenartig erscheint das plötzliche Massenvorkommen von *Typha latissima* im obersten Niveau. Möglicherweise ist dies auf eine grössere Überschwemmungsphase zurückzuführen, da sich in dieser Schicht überdies auch noch reichlich Blätter und Früchte einer Leguminose sowie massenhaft sparrige, wohl von stark verwitterten Blattrippen und Wurzelfasern herrührende Pflanzenhäcksel vorfinden.

Auffallend ist das vollkommene Ausbleiben von *Nyssa* und *Taxodium*, den beiden sonst weit verbreiteten Sumpfbewohnern. Offenbar fehlten in diesem Gebiet damals ausgedehntere Waldmoore und Küstensümpfe. Das Fehlen von *Pinus* lässt sich wohl darauf zurückführen, dass diese durch die üppige Laubholz-Vegetation mehr auf die uferferneren, trockeneren Gebiete zurückgedrängt wurden.

Ein eingehendes Studium von Soziologie und Oekologie der analogen rezenten Arten gibt uns neben dem aus geologischen und floristischen Daten gefolgerten Landschaftscharakter — für die Schrotzburger Fundstellen ein flachgründiges Altwasserbecken — auch die Möglichkeit, eine analoge Gliederung für unsere obermiozänen Waldgesellschaften zu entwerfen. (Vgl. Tab. 1).

Überaus wertvoll wäre es, unsere beiden Waldgesellschaften, die *Podogonium lyellianum-Populus mutabilis*-Assoziation des unteren und den platanenreichen Ulmen-Liquidambar-Wald des oberen Pflanzenlagers, mit anderen Pflanzengesellschaften aus der Oberen Süsswassermolasse vergleichen zu können. Da indessen derart ergiebige Vorkommen ziemlich selten sind, ist es mit Vergleichsmöglichkeiten leider nicht gerade gut bestellt. Immerhin hat auch hier Oswald Heer bereits beachtliche Pionierarbeit geleistet, versuchte er doch schon im Verzeichnis der Tertiärpflanzen (1859, S. 351 ff.) bei den bedeutenderen Fundstellen, wie Oehningen und Le Locle aus der Oberen Süsswasser-Molasse, auch die Häufigkeit der einzelnen Arten etwas abzuschätzen und dies in einer Zehner-Skala auszudrücken (10 = sehr häufig, 1 = lediglich in einem einzigen Exemplar). (Vgl. Tab. 2).

Aufschlussreich wäre für unsere Betrachtungen vor allem eine Vergleichsmöglichkeit mit den benachbarten thurgauischen Fundstätten, insbesondere mit denjenigen im Gebiet des Untersees. Leider gibt Th. Würtenberger, der eifrige Erforscher der fossilen Pflanzenwelt des Kantons Thurgau, hierüber keine präzisen Angaben. Immerhin lassen sich wenigstens die vorherrschenden Waldbäume einigermassen feststellen. So dominierten in Steckborn vor allem *Zelkova Ungeri*, *Ulmus longifolia* und *Acer angustilobum*, an der Johalde bei Berlingen *Cinnamomum polymorphum*, Pappeln, *Rhamnus* (?) *Rossmässleri* und *Ulmus longifolia*, in Bernrain (Kreuzlingen) *Castanea atavia* (*C. Jacki*, Würt.), *Acer angustilobum*, *Liquidambar europaea* und *Platanus aceroides*, während gerade diese vier in Bernrain waldbildenden Laubbäume in der sonst ebenfalls reichhaltigen, nur etwa 3 km entfernten Pflanzenfundstelle Tägerwilen vollkommen fehlen. In den ebenfalls ± gleichaltrigen Kohlenlagern von Herdern und Elgg fanden sich insbesondere Blätter von *Ficus tiliaefolia* (A. Br.) Heer, die in Elgg häufig mit Zweigen einer Zypresse, mit *Glyptostrobus europaeus*, vergesellschaftet sind.

Tabelle 2

Die Waldgesellschaften der Schrotzburger Fundstellen

verglichen mit denjenigen aus den ebenfalls obermiozänen Süsswasserkalken von Oehningen und Le Locle

(Nach abnehmender Häufigkeit stufenweise eingerückt)

	Schrotzburg		Oehningen	Le Locle
	unt. Pflanzenlager (535 m)	ob. Pflanzenlager (585 m)		
Waldbäume	*Podogonium Lyellianum* *Populus mutabilis* *Liquidambar europaea* *Cinnamomum polymorphum* *Populus balsamoides* *Ulmus longifolia* *Platanus aceroides* *Salix Lavateri* *Populus latior* *Sapindus falcifolius*	*Liquidambar europaea* *Ulmus longifolia* *Platanus aceroides* *Salix Lavateri* *Acer angustilobum* *Populus balsamoides* *Cinnamomum polymorphum* *Berchemia multinervis* *Populus latior* *Juglans acuminata* *Persea princeps* *Pterocarya castaneaefolia* *Podogonium Lyellianum* *Zelkova Ungeri*	*Acer trilobatum* *Populus mutabilis* *Cinnamomum polymorphum* *Populus latior* *Podogonium Knorri* *Sapindus falcifolius* *Juglans acuminata* *Salix angusta* *Podogonium Lyellianum* *Celastras Bruckmanni* *Glyptostrobus europaeus* *Ulmus longifolia* *Rhus pyrrhae* *Robinia Regeli* *Quercus neriifolia* *Porana oeningensis*	*Persea princeps* *Leucothoe protogaea* *Acer decipiens* *Populus latior* *Populus mutabilis* *Grevillea (?) Jaccardi* *Cinnamomum polymorphum* *Podogonium Knorri* *Smilax sagittifera* *Glyptostrobus europaeus* *Acer trilobatum*
Wasser- und Uferpflanzen	*Ceratophyllum schrotzburgense*	*Salvinia formosa* *Hydromystria expansa* *Typha latissima*	*Potamogeton (?) geniculatus* *Typha latissima* *Phragmites oeningensis* *Arundo Goepperti*	*Chara Meriani* *Typha latissima* *Phragmites oeningensis*

Literaturverzeichnis zu beiden Arbeiten

GOEPFERT, H. R. (1855): *Die tertiäre Flora von Schossnitz in Schlesien.* (Görlitz).

HANTKE, R. (1953): *Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger-Fundstelle Schrotzburg (Schienerberg, Süd-Baden).* Diss. ETH.

HEER, O. (1855, 1856 u. 1859): *Flora tertiaria Helvetiae* 1–3. (Winterthur.)

— (1865): *Die Urwelt der Schweiz.* (Zürich.)

KIRCHHEIMER, F. (1937): *Grundzüge einer Pflanzenkunde der deutschen Braunkohle.* (Halle.)

KRÄUSEL, R. (1919–21): *Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs.* Jb. preuss. geol. L.-A. *38*/2, *39*/1, *40*/1.

KRÄUSEL, R. & WEYLAND, H. (1950): *Kritische Untersuchungen zur Kutikular-Analyse tertiärer Blätter I.* Palaeontographica [B] *91.*

SCHIMPER, W. P. (1870/72): *Traité de Paléontologie végétale 2.* (Paris.)

SCHIMPER, W. P. & SCHENK, A. (1890): in: ZITTEL, K. A. v.: *Handbuch der Palaeontologie.* II, *Palaeophytologie.* (München und Leipzig.)

UNGER, F. (1847): *Chloris protogaea. Beiträge zur Flora der Vorwelt.* (Leipzig.)

WÜRTENBERGER, TH. (1906): *Die Tertiärflora des Kantons Thurgau.* Mitt. thurg. naturf. Ges. *17.*

Diskussionssitzung über Mikro- und Makroevolution

Gemeinsam durchgeführt von der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, der Schweizerischen Gesellschaft für Vererbungsforschung, der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft und der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft am 25. August 1952 in Bern.

Einleitung

Der Gedanke zur Durchführung dieser Diskussionssitzung ist von der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft ausgegangen. Es schien uns wertvoll – ähnlich wie dies 1948 an der St. Galler Tagung in einem Symposium über den Artbegriff durchgeführt wurde – wiederum Vertreter verschiedener Disziplinen zusammenzuführen, um ein Problem zu behandeln, das nur durch die Zusammenarbeit mehrerer Forschungsgebiete gefördert werden kann, das Thema, dem wir den Titel: „Mikro- und Makroevolution" vorangestellt haben.

Wir danken den Herren Prof. Dr. H. Mislin, Präsident der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, Prof. Dr. P. Bovey, Präsident der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft und Prof. Dr. O. Schlaginhaufen, Präsident der Gesellschaft für Vererbungsforschung, für die Bereitwilligkeit, an diesem gemeinsamen Colloquium mitzuwirken.

Ganz besonders verpflichtet sind wir den Herren Prof. Dr. O. H. Schindewolf (Tübingen) und Prof. Dr. H. Steiner (Zürich), die sich als Referenten zu unserer Verfügung gestellt haben.

Wir sind durchaus nicht die ersten, die ein Symposium über dieses Problem durchführen. 1947 fand unter dem Titel: „Paléontologie et Transformisme" eine Diskussionssitzung in Paris statt, an der Arambourg, Cuénot, Grassé, Haldane, Piveteau, Simpson, Stensiö, Teilhard de Chardin, Vallois, Viret und Watson mitgewirkt haben. Im gleichen Jahr fand ein gross angelegtes Symposium des „Committee on common problems of Genetics, Paleontology and Systematics" an der Princeton University statt. Die Vorträge sind seither unter dem Titel: „Genetics, Paleontology and Evolution" veröffentlicht worden. Im November 1949 haben amerikanische Paläontologen in El Paso, Texas, eine Diskussionssitzung veranstaltet, der das Thema: „Distribution of evolutionary explosions in geologic time" zugrunde lag.

Es handelt sich zweifellos um ein Arbeitsgebiet, das heute allgemeines Interesse findet, und dem auch in den kommenden Jahren eine zentrale Bedeutung in der genetischen und paläontologischen Forschung zukommen wird.

Wir sind in der Lage, die an der Diskussionssitzung am 25. August 1952 gehaltenen drei Referate nachfolgend in extenso zu veröffentlichen. Die Arbeiten Rutsch und Steiner geben die an der Versammlung gehaltenen Vorträge wieder; das Referat von Herrn Schindewolf hat dagegen eine Ergänzung in dem Sinne erfahren, dass der Verfasser darin bereits zu den Vorträgen der beiden andern Referenten Stellung bezieht.

R. F. Rutsch

1. – ROLF F. RUTSCH (Bern): **Gesetz und Zufall in der paläontologischen Überlieferung.**

Die meisten von Ihnen kennen wohl noch das Spielzeug, das früher den Kindern das Kino ersetzt hat: Ein kleines Büchlein, auf dessen aufeinanderfolgenden Seiten eine Figur in immer etwas veränderter Stellung gezeichnet ist. Man lässt die Seiten rasch hintereinander umblättern, und erhält dann den Eindruck, dass die Figur irgendeine Bewegung ausführt. Wenn sich die Bilder in grosser Zahl folgen, also der Unterschied zwischen den einzelnen Zeichnungen nur gering ist, so erscheint die Bewegung relativ fliessend, sind dagegen nur wenige Seiten vorhanden, so erscheint sie abgehackt. Diese ruckartige Bewegung kann zustande kommen, weil von Anfang an nur wenige Seiten vorhanden waren; man kann aber aus einem solchen Büchlein auch eine mehr oder weniger grosse Zahl von Blättern herausschneiden und erhält dann genau denselben Effekt. An diesen Vergleich wird man erinnert, wenn man als Biostratigraph zum Thema Mikro-Makroevolution Stellung zu nehmen hat.

Ist die sprunghafte Entwicklung, welche uns in den Fossilfunden entgegentritt eine Realität, liegt sie im Wesen der Evolution, oder ist sie nur scheinbar, durch die Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung bedingt, oder vereinen sich gar beide Erscheinungen zu dem Bild, das uns die Paläontologie von der Entwicklung des Lebens in der geologischen Vergangenheit vermittelt?

Als Voraussetzung für eine Diskussion über diese Fragen müssen wir uns wohl zuerst darüber klar zu werden suchen, welche Erscheinungen man unter den einander gegenübergestellten Begriffen Mikro- und Makroevolution zu verstehen hat.

Die Begriffe haben durch GOLDSCHMIDTS 1940 erschienenes Buch: „The material basis of evolution" allgemeinere Verbreitung gefunden, sind aber sicher älter; man trifft sie beispielsweise schon in einer 1937 erschienenen Publikation DOBZHANSKYS.

Über die Bedeutung des Begriffs Mikroevolution scheint – zumindest im Prinzip – ziemliche Übereinstimmung zu herrschen. Man versteht darunter die aus der Genetik bekannten Vorgänge, welche zur Bildung von Rassen und eventuell Arten führen und für deren Erklärung das Zusammenwirken von richtungsloser Mutation, Isolation, Selektion und Schwankungen in der Populationsgrösse wesentlich zu sein scheinen. Es sind die Vorgänge, die RENSCH (1947) unter dem Begriff „intraspezifische Evolution" zusammenfasst.

Ausserordentlich viel schwieriger ist es dagegen, eine Definition des Begriffs Makroevolution zu geben. Hier stellt sich in erster Linie die Grundfrage: Gibt es überhaupt eine Makroevolution, d. h. Evolutionserscheinungen, die grundsätzlich von den für die Mikroevolution bekannten verschieden sind und worin bestehen sie, oder ist die Makroevolution nur die Summation einer ausserordentlich grossen Zahl von Erscheinungen, die letzten Endes auf die aus der Mikroevolution bekannten Vorgänge zurückgeführt werden können?

Das ist die Grundfrage, zu deren Lösung unsere Diskussionssitzung einen Beitrag leisten möchte, wobei Herr Prof. SCHINDEWOLF die Auffassung des Paläontologen, Herr Prof. STEINER diejenige des Genetikers und der Sprechende diejenige des Biostratigraphen vertreten wird.

Der Paläontologe, der an die Erscheinungen denkt, die unter dem heute nur unter Prämissen zu verwendenden Begriff „Orthogenese" bekannt sind, ist geneigt, diese Frage zu bejahen, während der Genetiker eher eine negative oder doch abwartende Stellung einnimmt oder dann – wie wir gleich hören werden – unter „Makroevolution" etwas anderes versteht als viele Paläontologen.

Unter dem Begriff Makroevolution werden nämlich heute sehr verschiedene Dinge vermischt. Der Neozoologe meint damit meist Diskontinuitäten relativ niedriger Ordnung, also etwa Erscheinungen, wie sie BATESON, VILLEE und SIMPSON unter dem Begriff Homöosis beschrieben haben, oder die Neotenie in der Auffassung von CUÉNOT. Dabei sei gleich beigefügt, dass zum Beispiel DWIGHT DAVIS der Homöosis jede Bedeutung für die Evolution abspricht.

Manche Paläontologen dagegen verstehen unter dem Begriff Makroevolution eine großstufige Entwicklung; die Differenzierung zwischen Familien, Ordnungen, Klassen und Stämmen, die sprunghaft, diskontinuierlich entstanden sei und sich prinzipiell von den in der Neozoologie bekannten Vorgängen der Mikroevolution unterscheide.

SIMPSON hat für diese Art der Evolution den weiteren Begriff Megaevolution geschaffen, während RENSCH von transspezifischer Evolution spricht, so dass es wahrlich an Begriffen nicht fehlt.

Es wird vielleicht zunächst überraschen, wenn sich in diese Diskussion über das Problem Mikro-Makroevolution auch der Biostratigraph einschaltet und ihr einige Bemerkungen über Gesetz und Zufall in der paläontologischen Überlieferung voranstellt. Es kann jedoch kein Zweifel darüber bestehen, dass die Gesetze der paläontologischen Überlieferung zur Beurteilung der Probleme der Megaevolution eine nicht unwesentliche, ja in manchen Fällen eine grundlegende Bedeutung erlangen.

Als eines der wesentlichen Merkmale der Megaevolution gilt ihre Sprunghaftigkeit, das plötzliche, unvermittelte Auftauchen von neuen – sagen wir einmal – Formen, d. h. Individuen, die auf Grund ihres phänotypischen Abstandes von bereits bekannten Formen vom Paläontologen als neue Gattungen, Familien, Ordnungen usw. bewertet werden.

Das Material, das dem Paläontologen zur Verfügung steht, setzt sich einerseits aus einer zeitlich geordneten Abfolge von Einzelindividuen oder Individuengruppen zusammen – wir verwenden den Begriff «Population» absichtlich nicht – die im Laufe der zeitlichen Aufeinanderfolge nur geringe morphologische Unterschiede aufweisen. Dabei lassen häufig Einzelmerkmale oder Merkmalgruppen in ihren Veränderungen eine bestimmte Richtung, eine Rektilinearität, erkennen, die man mit dem Begriff Orthogenese bezeichnen kann, wenn man ihm eine rein deskriptive Bedeutung zumisst.

Dieser scheinbar oder wirklich geschlossenen Aufeinanderfolge stehen andererseits die eben erwähnten grossen Lücken gegenüber. O. H. SCHINDEWOLF (1950) schildert diese Erscheinung wie folgt: „Zwar kennen wir zahllose Entwicklungsreihen mit kontinuierlichem Formenwandel und aller nur wünschenswerten Lückenlosigkeit. Jedesmal aber, wenn wir bis an den Anfang dieser geschlossenen und reichlich belegten Reihen vordringen, dann stehen wir vor einer unüberbrückbaren Kluft. Die Reihen reissen ab und führen nicht über die Grenze des jeweiligen Bautypus hinaus, dem sie angehören. Ihr Anknüpfungspunkt ist nicht erkennbar, die einzelnen Baupläne stehen ohne wirkliche Zwischenform gesondert neben- bzw. hintereinander."

Zur Erklärung dieser Erfahrungstatsache hat man eine grosse Zahl von Theorien aufgestellt. Es gibt unter ihnen heute sehr einleuchtende – ich denke etwa an die „Quantum evolution" im Sinne von SIMPSON –, welche die als Megaevolution bezeichneten Diskontinuitäten zu erklären suchen, ohne dass grundsätzlich andere evolutive Vorgänge als die aus der Mikroevolution bekannten postuliert werden müssten.

Es ist nun wohl ganz selbstverständlich, dass solche Diskontinuitäten einfach auch dadurch entstehen können, dass Lücken in der Überlieferung des fossilen Materials vorhanden sind, mit andern Worten, dass die Sprunghaftigkeit nur scheinbar und nicht im Wesen der Evolutionsvorgänge selbst begründet sein kann. Auffallenderweise wird gerade dieser Frage in der heute ausserordentlich anwachsenden Literatur über Mikro- und Makroevolution meist nur wenig Beachtung geschenkt. Das hat seine ganz bestimmten Gründe. Es handelt sich dabei nämlich zum Teil um Probleme, die weder der Neozoologe noch der Paläozoologe allein lösen können, weil diese Fragen ihrerseits wieder sehr verschiedene Disziplinen tangieren, unter denen namentlich Stratigraphie, Sedimentpetrographie, Paläogeographie und Ökologie hervorzuheben sind. Wenn auf der einen Seite behauptet wird, dass unsere Kenntnis der gut erhaltungsfähigen Gruppen heute keine wesentlichen Lücken mehr aufweise, während andererseits E. Stromer (1941) die Auffassung vertritt, wir steckten „bezüglich der fossilen Organismen noch so sehr im Anfange des Wissens wie Zoologen und Botaniker im 18. Jahrhundert bezüglich der lebenden", so beweist das auf jeden Fall, dass über das Wesen der paläontologischen Überlieferung offenbar noch grosse Unsicherheiten bestehen.

Es ist für die Beurteilung der Evolutionsvorgänge aber nicht nur von Bedeutung, ob wichtige Phasen einer Entwicklung oder bedeutende räumliche Verbreitungsgebiete (zoogeographische Provinzen!) infolge Überlieferungslücken fehlen. Seitdem man weiss, welche bedeutende Rolle der Populationsgenetik als Evolutionsfaktor zuerkannt werden muss, ist doch offenbar auch die Beantwortung der Frage wesentlich, ob eine Fossilassoziation eine Population im Sinne der Genetik darstellt oder vielleicht nur aus einem Gemisch von Individuen besteht, die aus verschiedenen ökologischen oder geographischen Bezirken, unter Umständen sogar aus sehr verschiedenen Zeitintervallen stammen.

Es drängt sich wohl die Frage auf, ob solche Lücken in dem scheinbar so ausgeklügelten stratigraphischen System nicht längst vollständig bekannt seien? Diese Frage muss man als Biostratigraph mit einem entschiedenen Nein beantworten. Es sei versucht, diese Behauptung in einem in diesem Rahmen notgedrungen skizzenhaften Überblick zu erläutern.

Sozusagen in jedem neueren Lehrbuch, das sich mit Evolutionsproblemen beschäftigt, wird *Latimeria chalumnae* erwähnt, jener 1938 an der südostafrikanischen Küste entdeckte 1½ m lange Crossopterygier aus der Gruppe der Coelacanthiden, den J. B. L. Smith eingehend beschrieben hat. Bis zur Entdeckung dieses Fisches konnte man in der paläontologischen Literatur lesen, die Coelacanthiden seien in der Ob. Kreide ausgestorben. Dabei hat sich gezeigt, dass *Latimeria chalumnae* morphologisch nicht der jüngsten Gattung *Macropoma* aus der Oberkreide, sondern Formen aus dem Karbon und der Trias näher steht. Zudem ist kürzlich aus dem schwäbischen Lias durch E. Hennig eine weitere völlig neue Crossopterygier-Gattung (*Trachymetopon*) beschrieben worden[1]).

Was beweist die Entdeckung von *Latimeria*? Wenn wir den Prämiss machen dürfen, dass dieser lebende Coelacanthide genetisch mit den fossilen Crossopterygiern in Verbindung steht – und einen analogen Prämiss machen wir ja bei allen stammesgeschichtlichen Relationen fossiler Organismen, dann ist es also möglich, dass eine Gruppe von Organismen sich während eines Zeitraumes von mindestens 60–70 Millionen Jahren – wenn wir *Latimeria* an die triadischen Formen anknüpfen,

---

[1]) Während der Drucklegung dieser Arbeit ist in den Gewässern der Comoren ein zweiter lebender Coelacanthide entdeckt worden, der nach den vorläufigen Berichten von J. B. L. Smith eine weitere Gattung (*Malania*) repräsentiert!

sogar doppelt so lang – fortpflanzte, ohne dass von ihr in den Ablagerungen der Zwischenzeit die geringste Spur entdeckt worden war. Es gibt also offenbar geographische oder ökologische Bezirke unserer Erde, aus welchen fossile Reste reichlich überliefert sind, während andere nur äusserst spärliche oder gar keine Spuren hinterlassen.

Noch eindrücklicher zeigt dies das folgende Beispiel: Unter den rezenten Phyllopoden gibt es eine Art, *Triops cancriformis* Bosc, die in den Binnengewässern Europas vorkommt. F. Trusheim (1937) hat nun diese Art 1937 in der Trias Frankens nicht nur in grosser Zahl (über 500 Individuen) sondern in geradezu vollkommener Erhaltung (sogar mit den hauchdünnen Schwimmfüssen mit ihrem Borstenbesatz und mit den mit Eiern gefüllten Eibehältern) nachgewiesen. Als Resultat seiner Untersuchungen schreibt er: „Die Übereinstimmung mit dem rezenten *Triops cancriformis* in Bau und Organisation ist in allen fossil erhaltungsfähigen Merkmalen nahezu vollkommen und erstreckt sich bis in die nebensächlichsten Einzelheiten. Es ist mir nicht möglich gewesen, irgendein qualitatives Merkmal zu finden, nach dem eine artliche Trennung der beiden mehr als 170 Millionen Jahre auseinanderliegenden Formen gerechtfertigt wäre. Der einzige Unterschied ist quantitativer Art und beschränkt sich auf die geringere Grösse des fossilen Vertreters" (S. 209).

Die Lücke ist hier noch wesentlich grösser als bei *Latimeria* und doch hat sich *Triops cancriformis* offenbar während der ganzen Jura-Kreide- und Tertiärzeit fortgepflanzt, ohne dass uns die geringsten Spuren überliefert sind! Allerdings ist diese Lücke für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Entwicklung von *Triops* ohne Bedeutung; hat doch diese erstaunlich persistente Form während eines Zeitraumes von 170–180 Millionen Jahren höchstens eine geringe Grössensteigerung erfahren.

Es sei noch ein drittes Beispiel dieser Art von Grosslücken erwähnt. Die beiden im letzten Jahrhundert in den Malmkalken von Solnhofen und Eichstädt entdeckten Exemplare des sogenannten Urvogels, die sich seither nicht nur als echte Vertreter der Aves sondern auch als zwei verschiedene Gattungen – wenn nicht gar Familien – erwiesen haben, sind meines Wissens, mit Ausnahme von Fragmenten, bis heute Unika geblieben. Nun repräsentieren die Solnhofener Lithographenkalke einen sehr speziellen, räumlich beschränkten Faziestyp innerhalb des süddeutschen Malms, der für die Fossilerhaltung ganz besonders günstige Voraussetzungen bildet. Wenn nicht zufällig im Frankenjura gerade diese speziellen Ablagerungsbedingungen geherrscht hätten, so wären wohl *Archaeopteryx* und *Archaeornis* bis heute unbekannt. Aber das Spiel des Zufalls geht noch weiter. Die Steinbrüche in diesen Lithographenkalken sind seit der Römerzeit in Betrieb, haben aber seit der Erfindung der Lithographie durch Alois Senefelder im Jahre 1796 einen aussergewöhnlichen Umfang angenommen. Man könnte – mit einer gewissen Übertreibung – daher behaupten, die beiden Vorläufer der Klasse Aves wären bis heute unbekannt geblieben, wenn nicht zufällig Senefelder die Lithographie erfunden hätte!

Nun sind solche Beispiele natürlich Extremfälle, und man wird sofort einwenden, niemand denke an sie, wenn in der Paläontologie von der Sprunghaftigkeit der Makroevolution die Rede sei. Es gebe im Gegenteil genügend lückenlose Schichtserien, in welchen die Wandlung des Fossilinhaltes Zentimeter um Zentimeter untersucht werden könne.

In solchen Profilen treten einerseits Formen auf, die in der zeitlichen Aufeinanderfolge mehr oder weniger kontinuierliche, oft rektilineare Änderungen aufweisen, und die den Evolutionsvorgängen entsprechen könnten, welche die Ex-

perimentalgenetik aufgedeckt hat. Solche Reihen sind häufig. Wir kennen sie aus verschiedensten Tiergruppen, namentlich von Foraminiferen, Mollusken, Echinodermen – besonders bekannt sind ja die Untersuchungen von TRUEMAN, SWINNERTON u. a. an Austern oder von BRINKMANN an Cephalopoden – vor allem aber natürlich bei Säugern. In vielen Fällen kann allerdings der evolutive Charakter solcher Reihen, die oft auf eine Folge von Einzelindividuen und nicht auf „Populationen" begründet sind, stark bezweifelt werden. Dass man selbst in gut bekannten Gruppen über die Art der evolutiven Abläufe sehr verschiedener Auffassung sein kann, das hat beispielsweise die völlig verschiedene Interpretation des Stammbaumes der Proboscidier durch OSBORN einerseits und WATSON andererseits gezeigt.

Aber gerade in der Auseinandersetzung Mikro-Makroevolution sind es nicht diese scheinbar oder wirklich geschlossenen Reihen, die zur Diskussion stehen, sondern die Tatsache, dass auch in kontinuierlichen Schichtserien Typen nachweisbar sind, die von allen vorangehenden durch bedeutende morphologische Diskontinuitäten getrennt sind.

Betrachten wir die Verhältnisse zuerst für die marinen Lebensräume. Der überwiegende Teil kontinuierlicher mariner Schichtserien stammt aus einem ganz bestimmten Ablagerungsraum, aus der neritischen und bathyalen Zone der Flachsee, von dem wir jedoch häufig nur bestimmte zoogeographische Bezirke kennen, weil andere Regionen unserer Untersuchung nicht zugänglich oder bereits in früheren geologischen Zeitabschnitten wieder zerstört worden sind. Man hat schon behauptet, die Stratigraphie sei im wesentlichen die Geschichte der Epikontinental- und Binnenmeere. Daran liegt zweifellos etwas Wahres.

Aus demjenigen Sedimentationsraum, der den grössten Teil der Erde einnimmt, der Tiefsee, kennen wir nur spärliche Ablagerungen, deren Tiefseenatur heute noch umstritten ist. Die Bedeutung dieser Tatsache mag an einem Beispiel erläutert werden. Die Gastropodengattung *Pleurotomaria* tritt von der Trias bis zur Kreide in Flachmeerablagerungen verschiedener Gebiete ziemlich häufig auf. Offenbar im Tertiär fand eine Abwanderung in die Tiefsee statt; heute sind nur noch wenige Arten aus der Tiefsee Westindiens, Japans und der Molukken bekannt. Wäre diese Abwanderung in einem früheren geologischen Zeitabschnitt erfolgt, so wären diese Tiefseeformen höchst wahrscheinlich unbekannt geblieben. Ähnliche Wechsel des Wohnbezirkes lassen sich für die sessilen Crinoiden und manche andere Organismengruppe nachweisen. Es findet also zwischen Tiefsee und Flachmeer ein Austausch statt, der in der fossilen Überlieferung leicht als Entwicklungs-Diskontinuität gedeutet werden könnte.

Ein ähnlicher Austausch zwischen verschiedenen ökologischen und zoogeographischen Regionen kommt auch in der Flachsee durch aktive Wanderung und passive Verdriftung vor. Benthonische Organismen, die ein freischwimmendes Larvenstadium durchmachen, können in relativ kurzer Zeit grosse Räume zurücklegen, falls ihrer Verbreitung nicht irgendwelche Schranken, z. B. Temperaturunterschiede, Änderung im Salzgehalt, Festlandbrücken, beschränkte Lebensdauer des Larvalstadiums usw. entgegenstehen.

Nun liegt es ja geradezu im Wesen der erdgeschichtlichen Entwicklung, dass solche Ausbreitungshindernisse Änderungen erfahren. Dadurch werden in geologisch relativ kurzen Zeiträumen Verbreitungswege frei, die vorher verschlossen waren und die das plötzliche Auftreten neuer Formen in neuen Gebieten ermöglichen. Diese Wanderungen können – das weiss man heute aus zahlreichen Beobachtungen – so rasch erfolgen, dass sie durchaus innerhalb der

Zeitspannen liegen, die wir der geologischen Zeitrechung als kürzeste Einheiten zugrunde legen.

Wenig Aussicht auf fossile Überlieferung haben Süsswasserorganismen. Vom beweglichen Wasser der Erde entfallen 98,77% auf die Meere, 1,19% auf das Eis der Polargebiete und des Hochgebirges und nur 0,04% auf Süsswasserseen, Flüsse und unterirdische Wasservorkommen. Aus langen Zeitabschnitten der Erdgeschichte sind uns Süsswasserablagerungen überhaupt nicht oder nur aus räumlich sehr beschränkten Gebieten bekannt. Hier sind Überlieferungslücken ganz selbstverständlich; das Beispiel von *Triops* hat dies wohl zur Genüge bewiesen.

Können solche Lücken in Zukunft durch neue Funde überbrückt werden? Das wird sicher oft der Fall sein. Ebenso häufig haben aber Gebirgsbildung und die damit verbundenen Metamorphosen, Erosion, Denudation und Abrasion solche Ablagerungen im Laufe der erdgeschichtlichen Entwicklung restlos zerstört. Die Lücken haben dann dauernden Charakter. Dabei ist immer zu berücksichtigen, dass es sich meistens um Organismen handelt, die keineswegs kosmopolitische Verbreitung aufwiesen, sondern auf relativ enge zoogeographische Provinzen beschränkt waren.

Was hier für Süsswasserablagerungen gesagt wurde, das gilt weitgehend auch für alle Organismen aus Landablagerungen. Das Festland tritt schon rein räumlich gegen das Meer zurück. Auf die rezenten Meere entfallen mehr als 360 Millionen km², auf das Festland nur ca. 150 Millionen km². Vor allem aber sind die Erhaltungsbedingungen hier unverhältnismässig viel ungünstiger als im Meere. Es bedarf meist ganz spezieller Voraussetzungen, dass Landtiere in grösserem Umfang überliefert werden können. Reste von Säugetieren im schweizerischen Tertiär sind nur deshalb überliefert, weil sie im Eocaen in Spalten und Schloten einer Karstlandschaft eingeschwemmt wurden, und weil im Oligocaen und Miocaen die speziellen Sedimentationsverhältnisse des Molassetrogs die Voraussetzungen für die Konservierung vereinzelter Hartteile schufen. Auch hier sind – um nur noch dies zu erwähnen – Diskontinuitäten sehr häufig nicht Ausdruck eines evolutiven Geschehens, sondern durch Wanderungen vorgetäuscht.

Treten wir nun aber noch auf die Verhältnisse in den Flachmeerablagerungen etwas näher ein. Man hat lange geglaubt, die marinen Ablagerungen seien das Abbild einer streng kontinuierlichen Sedimentation, derart, dass sich lückenlos Schicht auf Schicht aufeinanderlege. Wir wissen heute, dank der Zusammenarbeit von Stratigraphie, Sedimentpetrographie und Paläontologie mit Sicherheit, dass ebenso häufig, oder vielleicht sogar noch häufiger, Lücken in der Sedimentation einerseits, Lücken in der Fossilerhaltung infolge chemischer oder mechanischer Zerstörung vor und nach der Einbettung andererseits vorhanden sind. Es gibt Sedimentationstypen gerade in Epikontinentalmeeren oder im Vorfeld der Orogene, in denen die Zeitabschnitte, die nicht durch Sedimentation dokumentiert sind, die Zeiten, aus welchen Sedimente erhalten sind, bei weitem überwiegen können.

Dabei wird oft die Ansicht vertreten, solche Lücken müssten sich in der Schichtfolge durch Sedimentationsdiskordanzen oder andere Erscheinungen erkennen lassen. Das kann der Fall sein, braucht es aber durchaus nicht. In manchen Ablagerungsräumen werden bedeutende Schichtstösse durch submarine Erosion, Lösungserscheinungen usw. zerstört, ohne dass dies in der späteren definitiv erhaltenen Ablagerungsfolge feststellbar zu sein braucht. Die durch Sedimente belegten Zeitabschnitte stellen dann nur Ausschnitte aus der gesamten Zeitfolge dar. Lange hat man auch den zerstörenden Vorgängen, denen die Organismen im Zeitabschnitt zwischen Tod und endgültiger Einsedimentierung ausgesetzt sind, zu

wenig Bedeutung zugemessen. In dieser Phase des Fossilisationsprozesses können die Hartteile infolge mechanischer und chemischer Zerstörungsvorgänge weitgehend vernichtet und ursprüngliche Biocoenosen durch Transportvorgänge gestört werden.

In Meeresräumen, in denen die Sedimentation zeitweise unterbrochen ist, fallen kalkige Hartteile, Schalen, Gehäuse, Knochen, offenbar rascher Zerstörung durch die lösende Wirkung des Meerwassers anheim. Experimente haben gezeigt, dass beispielsweise Muschelschalen in relativ sehr kurzer Zeit restlos zerstört werden können. Backenzähne von *Sus scrofa* wiesen nach rund 20 Tagen bereits Gewichtsverluste von 0,33% auf (HECHT 1933, KLÄHN 1936). Änderungen der ökologischen Bedingungen brauchen durchaus nicht im Sediment zum Ausdruck zu kommen. Schwankungen des Salzgehaltes, der Temperatur, der Meerestiefe infolge von Strandverschiebungen, Änderungen der Strömungsrichtungen können den Organismen plötzlich neue bisher unzugängliche Lebensräume erschliessen.

In allen diesen Erscheinungen liegen Möglichkeiten zur Erklärung diskontinuierlichen Formenwechsels unabhängig von evolutiven Vorgängen.

Wir müssen uns hier mit diesen skizzenhaften Bemerkungen begnügen. Viele dieser Untersuchungen stecken erst in den Anfängen. Die wenigen Beispiele dürften aber doch gezeigt haben, dass es sich um Probleme handelt, die in einer Diskussion über Mikro- und Makroevolution Anspruch auf Berücksichtigung erheben dürfen. Der Biostratigraph entscheidet nicht, ob eine von der Mikroevolution prinzipiell verschiedene Makroevolution angenommen werden muss. Wohl aber ist er in der Lage, Diskontinuitäten aufzudecken, die durch Gesetzmässigkeiten in der paläontologischen Überlieferung und nicht durch grundsätzlich von der Mikroevolution verschiedene Erscheinungen erklärt werden können. Wir können nicht sagen, wieviele Seiten das Buch, das wir eingangs als Vergleich herangezogen haben, ursprünglich enthielt, aber wir wissen, dass aus diesem Buch zahlreiche Seiten herausgeschnitten worden sind.

Zitierte Literatur

ARAMBOURG, C., CUÉNOT, L., GRASSÉ, P. P., HALDANE, J. B. S., PIVETEAU, J., SIMPSON, G. G., STENSIÖ, E. A., TEILHARD DE CHARDIN, P., VALLOIS, H. V., VIRET, J., WATSON, D. M. S. (1950): *Paléontologie et transformisme.* (A. Michel, Paris.)

CUÉNOT, L. (1951): *L'évolution biologique. Les faits, les incertitudes.* (Masson & Co., Paris.)

DOBZHANSKY, T. (1937): *Genetics and the origin of species.* New York (Columbia University Press).

GOLDSCHMIDT, R. (1940): *The material basis of evolution.* (Yale Univ. Press, New Haven.)

GROSS, W. (1939): *Ein rezenter Crossopterygier entdeckt!* Die Naturwissenschaften *27*, 226.

HECHT, FR. (1939): *Der Verbleib der organischen Substanz der Tiere bei meerischer Einbettung.* Senckenbergiana *15*, 165.

HENBEST, L. G. a. o. (1952): *Symposium on distribution of evolutionary explosions in geologic time.* J. Pal. *26*, Nr. 3, 297.

JEPSEN, G. L., SIMPSON, G. G., MAYR, E. (1949): *Genetics, paleontology and evolution.* (Princeton Univ. Press, Princeton.)

KLÄHN, H. (1936): *Die Anlösungsgeschwindigkeit kalkiger anorganischer und organischer Körper innerhalb eines wässerigen Mediums.* Cbl. Min. Geol. u. Pal., Abt. A.

MAYR, E. (1947): *Systematics and the origin of species.* (Columbia Univ. Press, 3rd printing, New York.)

QUENSTEDT, W. (1932): *Zufall, Gunst und Grenzen palaeozoologischer Überlieferung.* Sitzber. Ges. naturf. Freunde (Berlin), 132.

RENSCH, B. (1947): *Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution.* (F. Enke, Stuttgart.)

SCHINDEWOLF, O. H. (1950): *Grundfragen der Paläontologie.* (E. Schweizerbart, Stuttgart.)

SIMPSON, G. G. (1944): *Tempo and Mode in Evolution.* (Columbia Univ. Press, New York.) Deutsch (übers. v. G. Heberer), Göttingen, *1951.*
— (1950): *The meaning of evolution.* (Yale Univ. Press, New Haven.)
STROMER, E. (1940/41): *Die Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung und unserer derzeitigen Kenntnisse sowie die Folgerungen daraus.* Zbl. Min., Geol. u. Pal., Abt. B, *1940*, 262, *1941*, 1.
SWINNERTON, H. H. (1939): *Palaeontology and the mechanics of evolution.* Quart. J. geol. Soc. London, *95*, xxxiii.
TRUSHEIM, F. (1937): *Triopsiden (Crust. Phyll.) aus dem Keuper Frankens.* Pal. Zschr. *19*, 198.
WEPFER, E. (1916): *Ein wichtiger Grund für die Lückenhaftigkeit paläontologischer Überlieferung.* Cbl. Min., Geol. u. Pal., 105.
WILLIS, J. C. (1940): *The course of evolution.* (Univ. Press, Cambridge.)

---

2. – HANS STEINER (Zürich): **Mikro- und Makro-Evolution, der Standpunkt des Biologen.** Mit 6 Textfiguren.

Wenn nachfolgend vom Standpunkt des Biologen aus zur Frage des besonderen Evolutionsgeschehens Stellung bezogen werden soll, kann es, in Anbetracht der für die Darstellung zur Verfügung stehenden knappen Zeit, kaum in Form einer kritischen Auseinandersetzung mit allen Forschungsresultaten geschehen, welche heute aus den verschiedensten Gebieten der modernen Biologie vorliegen und sich evolutionistisch auswerten lassen. Die Argumente pro und contra die verschiedenen Evolutionstheorien, vornehmlich für oder gegen den Lamarckismus oder den Darwinismus heutiger Prägung, sind sattsam bekannt geworden aus vielen vorzüglichen zusammenfassenden Darstellungen, wie etwa jenen von BEURLEN, CUÉNOT, DACQUÉ, DOBZSANSKY, GOLDSCHMIDT, HALDANE, HUXLEY, MAYR, RENSCH, SIMPSON, SCHINDEWOLF, ZIMMERMANN und vielen anderen mehr. Ein überwältigendes Tatsachenmaterial der modernen Genetik spricht eindeutig zugunsten des Neo-Darwinismus und hat eine glänzende Bestätigung der um die Jahrhundertwende so stark in Verruf geratenen Selektionstheorie gebracht. Es ist damit das Problem des Ablaufs der Evolution jedoch keineswegs restlos gelöst worden, vielmehr ergeben sich für die Deutung wesentlicher Prämissen zum Evolutionsgeschehen neue Schwierigkeiten aus den verschiedensten biologischen Forschungsgebieten, so etwa aus der Physiologie, Ökologie, Chorologie, Ethologie und Systematik. Zu diesen Schwierigkeiten gehört auch die Frage: gibt es nur einen Modus des Evolutionsablaufes oder verschiedene Entwicklungswege? Gibt es insbesondere eine Mikro- und eine Makroevolution, die einerseits als Kleinmutation nur bis zur Schwelle der Artbildung führen sollte, anderseits aber als Grossmutation für die Ausbildung der Merkmale höherer systematischer Kategorien verantwortlich zu machen wäre? (Vgl. GOLDSCHMIDT, 1948–52). Im folgenden soll lediglich eine kurze Darstellung einiger fundamentaler Überlegungen dargeboten werden, welche gerade vom Standpunkt des Biologen aus im allgemeinen zum Problem des Evolutionsgeschehens zu machen und vielleicht geeignet sind, zur Klärung der Frage der Mikro- und Makroevolution etwas beizutragen:

Ausgangspunkt, aber auch Mittelpunkt aller nachfolgenden Überlegungen ist die Tatsache, dass die Evolution heute als Naturphänomen eindeutig festgestellt ist. Mit dieser Erkenntnis sind aber die weiteren Aufgaben der naturwissenschaftlichen Erforschung der Evolution als eines natürlichen Vorgangs gegeben, vor allem die Aufgabe der Ergründung ihres genaueren Ablaufes und der Nachweis der daran beteiligten Faktoren. Auf der Evolution allein beruht die Mannigfaltigkeit der Organismen der Gegenwart und der vergangenen erdgeschichtlichen Epochen. Diese

Mannigfaltigkeit ist eine Folge ihrer verschiedenen Organisation. Die Organisation irgendeines Lebewesens kann aber nicht anders verstanden werden, als ein besonderer Aufbau der lebenden Materie, welcher spezifische Aufbau das betreffende Lebewesen zu ganz spezifischen Lebensleistungen befähigt.

Unter spezifischen Lebensleistungen wird hier die Gesamtheit der verschiedenen harmonisch zusammenwirkenden Funktionen verstanden, die dem betreffenden Organismus erst das «Leben» in seiner besonderen Umwelt ermöglichen, das heisst ihn befähigen, seine Existenz zu behaupten und seine Eigenart auf die Nachkommen zu übertragen (vgl. u. a. DOTTERWEICH). Dies ist aber nur denkbar, wenn die Funktionsleistungen den Ansprüchen der Umwelt gewachsen sind, oder mit anderen Worten, wenn das Lebewesen den Bedingungen seiner Umwelt entsprechend organisiert, das heisst denselben angepasst ist. Von Anfang an – denn anders wäre ein Lebewesen nicht lebensfähig – besteht somit die fundamentale Beziehung zwischen Organismus einerseits und seiner Umwelt andererseits, die dann für den Organismus die höchste Valenz, ein Optimum erreicht, wenn er am besten angepasst ist, wenn beide Faktoren im Gleichgewicht miteinander stehen. Störungen dieses Gleichgewichtes müssen eintreten, wenn einer der beiden Faktoren, Organismus oder Umwelt, eine Änderung erfährt. Offensichtlich ist in einem solchen Falle die Umwelt der stärkere und allein massgebliche Faktor, denn eine Angleichung an die neue Lage, die Wiederherstellung des Gleichgewichtes, kann nur von Seiten des Organismus erfolgen, ja sie muss sogar erfolgen, wenn anders seine Existenz nicht gefährdet sein soll. Änderungen des Organismus dagegen werden, wenigstens was die anorganische, leblose Umwelt anbetrifft, von keinerlei Wirkung auf diese Umwelt sein.

Aus dieser Sachlage ergibt sich, dass einerseits, von allem Anfang an, für jedes Lebewesen die beiden Faktoren, eigene Organisation und Umwelt, die Grundbedingungen seiner Existenz darstellen, anderseits aber jede Änderung des Faktors Umwelt eine Änderung des Faktors Organisation bedingen muss. Nun stellen wir fest: Änderungen der abiotischen Umwelt, insbesondere der geomorphologischen und geophysikalischen Beschaffenheit der Erdoberfläche als Lebensraum der Organismen, haben in der Art und Weise, wie sie auch heute zu beobachten sind, von jeher stattgefunden. Hinzu kamen, und kommen heute immer noch, die Änderungen des biotischen Milieus, welche durch die Evolution der Tier- und Pflanzenwelt selbst bedingt sind und gerade durch diese Evolution sich ständig komplizierter gestalten. Es müssen deshalb die fortwährenden Veränderungen des Milieus zu entsprechenden Änderungen der Lebewesen geführt haben, und die zunehmende Vielfalt der Umwelt musste sich in der sich vergrössernden Mannigfaltigkeit des Erscheinungsbildes der Organismen widerspiegeln, die wir nun als ihre Höherentwicklung, ihre Evolution, bezeichnen.

Der Schlüssel zum Verständnis des hierarchischen Aufbaus des biologischen Systems als etwas natürlich Gegebenes liegt in diesen primären Beziehungen. Jede Eigenschaftsänderung durch Neuanpassung verschiebt die betreffende Gemeinschaft von Organismen in eine nächste Differenzierungsstufe und entfernt sie von der gemeinsamen Wurzel mit anderen Organismen. Schon hier lässt sich erkennen, dass ein prinzipieller Unterschied zwischen der erstmaligen Differenzierung zur Rasse oder Art, also der Ausbildung der spezifischen Rassen- oder Artmerkmale, und der späteren Differenzierung zur Gattung, Familie, Ordnung oder noch höheren Kategorie nicht besteht. Wir können nur einen graduellen Unterschied feststellen. Es ist die Grösse dieser graduellen Organisationsunterschiede, welche sich als Summe der Neuanpassungen zu erkennen gibt und damit über die klassifikatorische Bewertung entscheidet. Es stellt somit jede Organisationsstufe, das heisst

jede systematische Kategorie, die Resultante dar aus der Summe der Anpassungen, die während ihrer ganzen erdgeschichtlichen Entwicklung von der betreffenden Population von Lebewesen durchgeführt worden sind.

Aus allen diesen Ausführungen lässt sich die überragende Bedeutung des Vorganges der Anpassung im Evolutionsgeschehen ermessen. Viel mehr als dies heute im allgemeinen geschieht, sollte deshalb jeder Tiertypus in allen seinen wesentlichen Merkmalen, von seinen artspezifischen Kennzeichen bis zu seiner klassen- oder stammesmässigen Bauplangestaltung, als das erkannt werden, was er tatsächlich ist: eine durch viele allmähliche Wandlungen hindurchgegangene und an seine jeweilige Umwelt spezifisch angepasste Erscheinungsform. Wie wäre es möglich, dass eine solche Erscheinungsform, ein bestimmter Phänotypus, oder auch nur ein Organisationsmerkmal desselben, etwa im gattungs- oder familienmässigen Bereiche, a priori, ohne Umweltsbeziehungen, in irgendeine Evolutionsreihe eintreten könnte, wie dies teilweise von der Theorie der Makroevolution postuliert wird? (Vgl. SCHINDEWOLF). Aus der engen Wechselbeziehung zwischen Umwelt und Organismus muss vielmehr gefolgert werden, dass, weil die Milieuänderungen nur ganz allmählich, in Jahrtausende währenden Rhythmen, sich vollziehen, auch die Organisationsänderungen nicht in grossen Sprüngen erfolgen (vgl. SIMPSON). Damit ist nicht gesagt, dass das Tempo der Evolution für alle Tier- und Pflanzenstämme das gleiche sei. Die Erscheinungen einerseits des sogenannten Entwicklungsstillstandes durch Jahrmillionen hindurch (*Lingula*, *Nautilus*, *Limulus*), anderseits der explosiven Formengestaltung (Ammoniten, Belemniten, Insekten, Stegocephalen, Reptilien und viele andere mehr) sollten in erster Linie von der Seite der Umweltsfaktoren aus beurteilt werden.

Lamarckismus und Darwinismus werden für immer die zwei entscheidenden alternativen Theorien zur kausalen Deutung des Anpassungsvorganges bleiben. Beide setzen die Variabilität der Lebewesen voraus, der Lamarckismus bekanntlich durch direkte, individuelle Anpassung und Vererbung der erworbenen Eigenschaften, der Darwinismus durch natürliche Zuchtwahl der am zweckmässigsten variierten Individuen. Es wurde schon erwähnt, dass die Resultate der experimentellen Vererbungsforschung, insbesondere auch neuerdings die Ergebnisse der Populationsgenetik, eindeutig zugunsten der Darwinschen Selektionstheorie sprechen (vgl. DOBZSANSKI, FISHER, HALDANE, HUXLEY, LUDWIG, MAYR, RENSCH, SIMPSON, WRIGHT, ZIMMERMANN und andere mehr). Als Elemente der erblichen Variabilität, an welcher die sich ändernden Umweltsfaktoren ihre Auslesewirkung entfalten können, sind die bei allen Lebewesen auftretenden Mutationen sichergestellt. Mutationen treten zufallsmässig und richtungslos[1]) in verschiedener Häu-

[1]) Darauf, dass die „Richtungslosigkeit" der Mutationen eine Beschränkung auf im wesentlichen nur zwei Variationsmöglichkeiten erfährt, weil jede Zustandsänderung auf der Grundlage des schon Vorhandenen erfolgen muss, ist andernorts schon hingewiesen worden (STEINER 1932, p. 169). Die alternative Auswirkung der mutativen Änderung eines Erbelementes kann in einfacher Weise zum Beispiel folgendermassen verdeutlicht werden, dass für ein Merkmal „gross" die Variationsmöglichkeiten nur in einem „noch grösser" oder „kleiner" gegeben sind, oder für einen zeitlichen Regulationsfaktor eines Differenzierungsvorganges in einem „noch schneller" oder „langsamer". Die Mutationen sind somit nicht wahl- und richtungslos, sie verlaufen zwangsläufig in der durch die Konfiguration der Gene bedingten Richtung zunehmender Differenzierung oder Vereinfachung (STEINER 1933, p. 381: Genetische Grundlage der orthogenetischen Entwicklung!). In überzeugender Art und Weise hat SIMPSON (1945, p. 155) dieser Anschauung Ausdruck gegeben: 'There is abundant evidence that the possible directions of mutations are limited, most of them are of the "more or less" type, inherently limited to the two directions of a straight line, and the whole range of conceivable modifications in structure is never found to be covered by definitely observed mutations.'

figkeit auf. Trotz ihrer relativen Seltenheit ist ihre Häufigkeit doch so gross, dass die vorauszusetzenden, mehrmaligen Mutationsschritte für die allmähliche Umwandlung der Arten und ihre weitere Evolution in die bisher festgestellten geologischen Zeitspannen hineinpassen. Im Durchschnitt belaufen sich diese für die Rassenbildung auf einige Tausend Jahre (zehn- bis zwanzigtausend), für die Artentwicklung auf einige Hunderttausend Jahre (im Durchschnitt 500000 Jahre) und mindestens auf mehrere Millionen Jahre für die Ausbildung der Gattungsmerkmale[2]).

Die Deutung des Mutationsvorganges, der Ursprung neuer Allele, neuer Gene und von Chromosomenmutationen, ebenso die Auslösung von Mutationen, sowie alle die vielen mit diesen Fragen verknüpften Probleme, so auch das neuestens von PEYER 1952 wieder zur Überprüfung gestellte Problem der somatischen Induktion in der Form der Vererbung von Reizwirkungen, stehen hier nicht zur Diskussion. Es genüge festzustellen, dass neue Gene und neue Allele das Ausgangsmaterial der Evolution darstellen. Nun wäre es denkbar, dass die Wirkungsweise der Gene eine derart verschiedene wäre, dass sich hieraus bei ihrer Mutation ein verschiedener mikro- oder makroevolutionistischer Effekt ergeben könnte. Die Wirkungsweise der Gene ist in der Tat sehr unterschiedlich, nur lässt sich gerade hier beobachten, dass, je grösser die Bedeutung des Genes ist, und zwar namentlich je früher das Gen während der Ontogenese in das entwicklungsphysiologische Geschehen eingreift, die Folgen seiner mutativen Änderungen um so verhängnisvoller zu sein pflegen. Die katastrophalen Auswirkungen solcher Genmutationen haben bekanntlich zu ihrer Benennung als Letal- oder Semiletalfaktoren geführt. Bei der experimentellen Auslösung von Mutationen durch ionisierende Strahlen oder mutagene Substanzen treten Letalfaktoren in einem erschreckend hohen Prozentsatz auf, was sicherlich dafür spricht, dass Mutationsvorgänge solch grossen Ausmasses für die normalen Evolutionsvorgänge kaum in Frage kommen können (vgl. *Drosophila*-Literatur). Es können deswegen die als Makromutationen, speziell von GOLDSCHMIDT (1948–52) angeführten Beispiele von Heteromorphosen nicht anerkannt werden. Die beschriebenen teratologischen Exemplare der Fruchtfliege mit in Beinstummel mutierten Flügeln oder mit einem verwachsenen Beinpaar, das einem Insektenlabium gleichen soll, werden gar optimistisch als «hopeful

---

[2]) Die angegebene Zeitdauer der subspezifischen Differenzierungen lässt sich aus dem heutigen Vorkommen vikariierender geographischer Rassen südlich und nördlich der Alpen bei sehr vielen poikilothermen Tierformen, zum Beispiel Süsswasserfischen und Amphibien, die erst postglaziär bei der Wiederbesiedlung des paläarktischen Raumes entstehen konnten, mit einiger Sicherheit entnehmen (STEINER, 1950). Für die Artbildungsdauer gelangt ZEUNER (1945, p. 278) auf Grund einer sorgfältigen Analyse des Faunencharakters in den aufeinanderfolgenden glaziären und interglaziären Perioden des Pleistozäns zur Folgerung: "With due caution it may be suggested, therefore, that half a million years is a fast rate for the gradual evolution of a new species as suggested by palaeontological evidence". Für die Entwicklung einer Gattung weist SIMPSON (1945, p. 17) darauf hin, dass in der direkten Entwicklungsreihe *Hyracotherium–Equus* sich acht aufeinanderfolgende gattungsmässige Stufen unterscheiden lassen, die eine Zeitdauer von 45 Millionen Jahren (unteres Eozän–Pliozän) umfassen. Somit würden im Durchschnitt 5,6 Millionen Jahre auf die Entwicklung jeder Gattung entfallen. Dass diese Zeitspannen den populationsgenetischen Forderungen entsprechen, ist, namentlich für dominant und intermediär sich auswirkende Mutationen, die allein für organisatorische Anpassungen in Frage kommen, von vielen Genetikern (FISHER, WRIGHT, HALDANE, DOBZSANSKY, SIMPSON) nachgewiesen worden. In seiner kritischen Auseinandersetzung mit diesen Problemen gelangte neuerdings auch LUDWIG (1940) zur Folgerung: „Dass die phyletischen Zeiträume für eine Evolution auf rein selektionistischer Basis ausgereicht haben oder hätten, ist zwar noch nicht bewiesen, doch lassen sich beim heutigen Stand unserer Kenntnisse gegen eine solche Annahme ernsthafte Bedenken nicht erheben".

monsters» gekennzeichnet, sind aber nichts anderes als «hoffnungslose Missgeburten».

Gerade das Studium der Wirkungsweise solcher Letalfaktoren, wie es von HADORN (Zürich) inauguriert worden ist, aber auch die Resultate der bekannten Merogonie- und Transplantationsversuche von BALTZER (Bern), ferner die vielen Ergebnisse entwicklungsphysiologischer Experimente, haben die überaus feine Abgestimmtheit der arteigenen Kern-Plasma-Reaktionen aufeinander nachgewiesen. Zu gleichen Resultaten führen interspezifische Kreuzungen, welche die Inkompatibilität artverschiedener Genom- und Plasmakombinationen beweisen (vgl. STEINER 1942–45). Es ist deswegen nicht erstaunlich, wenn neuestens einige Autoren, wie HEUTS und DALCQ, die Ansicht vertreten, dass das Verwunderlichste an den Organismen nicht ihre Variabilität, sondern ihre Stabilität sei, und dass das Wesentlichste im Evolutionsgeschehen deshalb in den Mechanismen zur Erhaltung dieser Stabilität und zur Ausschaltung aller Störungen der inneren Harmonie der Lebensleistungen gesucht werden sollte (Sicherung der Ganzheit!). Unter solchen Aspekten bleiben jedoch für makroevolutionistische Prozesse schon gar keine Möglichkeiten übrig.

Wie endlich die moderne Populationsgenetik nachgewiesen hat, beeinflussen neben den Mutationen und der Selektion auch die Grösse einer Population und ihre Wanderungen in massgeblicher Art und Weise die Evolutionsvorgänge, da von ihnen die relative Häufigkeit der Mutationen innerhalb einer Fortpflanzungsgemeinschaft und damit ihre Evolutionsmöglichkeit überhaupt abhängt. Unter normalen Verhältnissen (grosse Individuenzahl und genügende Nachkommen) besteht für jede Mutation, ganz unabhängig davon, ob sie einen Selektionswert besitzt oder nicht, die Aussicht, im Erbgut der Population verankert zu werden. Zwischen der Anzahl der mutierten und der nicht mutierten Individuen stellt sich ein Gleichgewicht ein. So kann es im Laufe der Zeit zu einer Anhäufung neutraler Mutationen kommen, ein Zustand, der sehr treffend als Praeadaptation, Voranpassung, seinerzeit von CUÉNOT charakterisiert worden ist. Denn bei einer Änderung des Milieus, wie sie vor allem bei Wanderungen gegeben ist, kann plötzlich ein Selektionswert bei irgendeinem der schon vorhandenen, aber bisher bedeutungslos gebliebenen Allele sich einstellen, womit die Mutation in den Evolutionsgang eintritt.

Was hier in kurzen Zügen angedeutet wurde, stellt aber nichts anderes dar, als den Übertritt bisher für die Selektion bedeutungsloser Rassen- oder Artmerkmale, wie zum Beispiel spezifische Färbungs- und Zeichnungsmuster, in eine nächsthöhere, organisatorisch wirksame Differenzierungsstufe, etwa der Ausbildung einer effektiven Schutzfärbung, die gattungsmässiges und noch höheres klassifikatorisches Gewicht erlangen kann. In der genotypischen Veranlagung der Eigenschaften eines Organismus kann somit kein Unterschied gemacht werden zwischen rassen- oder artspezifischen, zur Mehrzahl selektionistisch noch bedeutungslosen Merkmalen und jenen Merkmalen, die einen organisatorisch bedeutungsvolleren Differenzierungsgrad erreicht haben. Im konkreten Falle bleibt es deswegen vollkommen dem subjektiven Ermessen des betreffenden Systematikers überlassen, was er als Rassen- und Speciesmerkmal gelten lassen will, oder was er bereits als Gattungskennzeichen ansieht.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass nach allem, was gesagt wurde, für erbliche Änderungen der in der Natur vorkommenden, normalen Phänotypen nur kleine bis kleinste Mutationsschritte in Frage kommen können. Grössere Mutationen führen zu Störungen des inneren und äusseren Gleichgewichtes und damit zu Fehlleistungen. Eine Unterscheidung zwischen einer Mikro- und einer Makroevolution, welche sich etwa auf einen verschiedenen Selektionswert

von Mikro- und Makromutationen beziehen könnte, scheint zum mindesten überflüssig zu sein.

Wenn dagegen unter Mikro- und Makroevolution ein verschiedenes Evolutionsgeschehen verstanden wird, das zu den Unterschieden zwischen Rassen- und Artmerkmalen einerseits und Eigenschaften höherer Kategorien andererseits führen soll, Unterschiede, die zweifelsohne vorhanden sind, genotypisch jedoch durch die verschieden grosse Anzahl der an der Merkmalsprägung beteiligten neumutierten Allele oder sogar neugebildeten Gene zwanglos gedeutet werden können, dann ist zu sagen, dass jede Mikroevolution, sobald sie unter Selektionsdruck gerät, in eine Makroevolution übergeht.

Eine solche Auslegung würde zu der durchaus zutreffenden Feststellung führen, dass in einer Population ständig, gleichzeitig und nebeneinander mikro- und makroevolutionistische Vorgänge sich auswirken können, die gesamthaft die Weiterentwicklung ihrer Organisation veranlassen, ihre Evolution bedingen. Ob aber auch mit einer solchen Feststellung eine Unterscheidung zwischen Mikro- und Makroevolution zweckmässig ist, scheint nochmals eine Ermessensfrage zu sein.

Im Anschluss an das Referat, welches das zur Diskussion gestellte Problem hauptsächlich nur von den zwei Aspekten allgemein ökologischer und genetischer Gesichtspunkte zu beurteilen versuchte, wurde eine Folge von Bildern gezeigt, welche die gegen ein makroevolutionistisches Geschehen sprechende kontinuierliche Gestaltung des tierischen Organismus während der Ontogenese und ihre über Jahrmillionen sich erstreckende feste erbliche Verankerung in der Phylogenese demonstrieren sollten. Einige dieser Bilder mögen auch hier ihre Veröffentlichung finden.

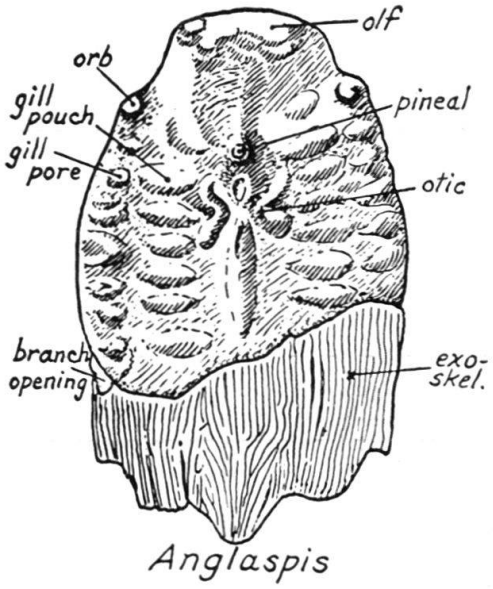


Fig. 1. Kopf eines pteraspiden Ostracodermen (*Anglaspis*). Kopie der Fig. 6, 9A von W.K.Gregory, 1951. pineal=Scheitelauge.

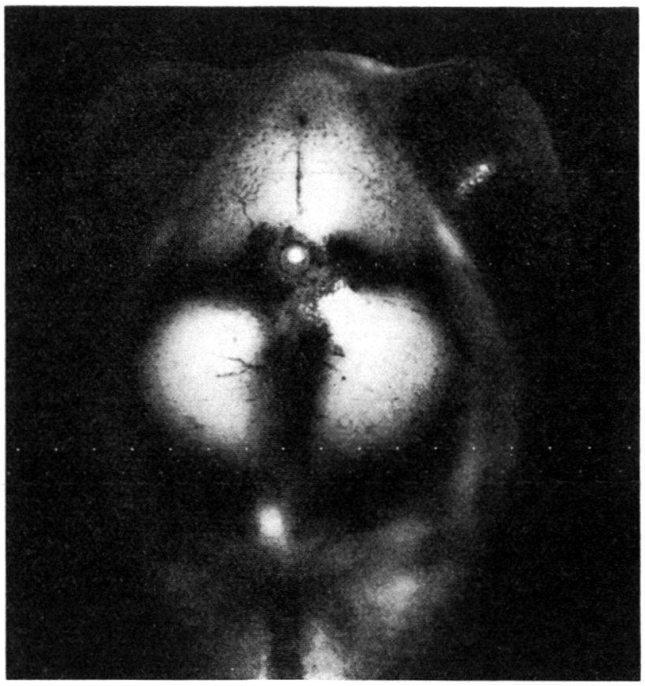


Fig. 2. Photographische Aufnahme (Vergr. 13,5 ×) der Kopfoberseite eines lebendfrischen Embryos von *Lacerta agilis*. Das über der Querfurche zwischen Grosshirn und den zwei Sehhügeln des Mittelhirns gelegene Scheitelauge (im erwachsenen Zustand rudimentär) zeigt hier deutlich einen als Iris entwickelten Pigmentring mit zentraler Pupille und darüber gelegener durchsichtiger Hornhaut (Linse).

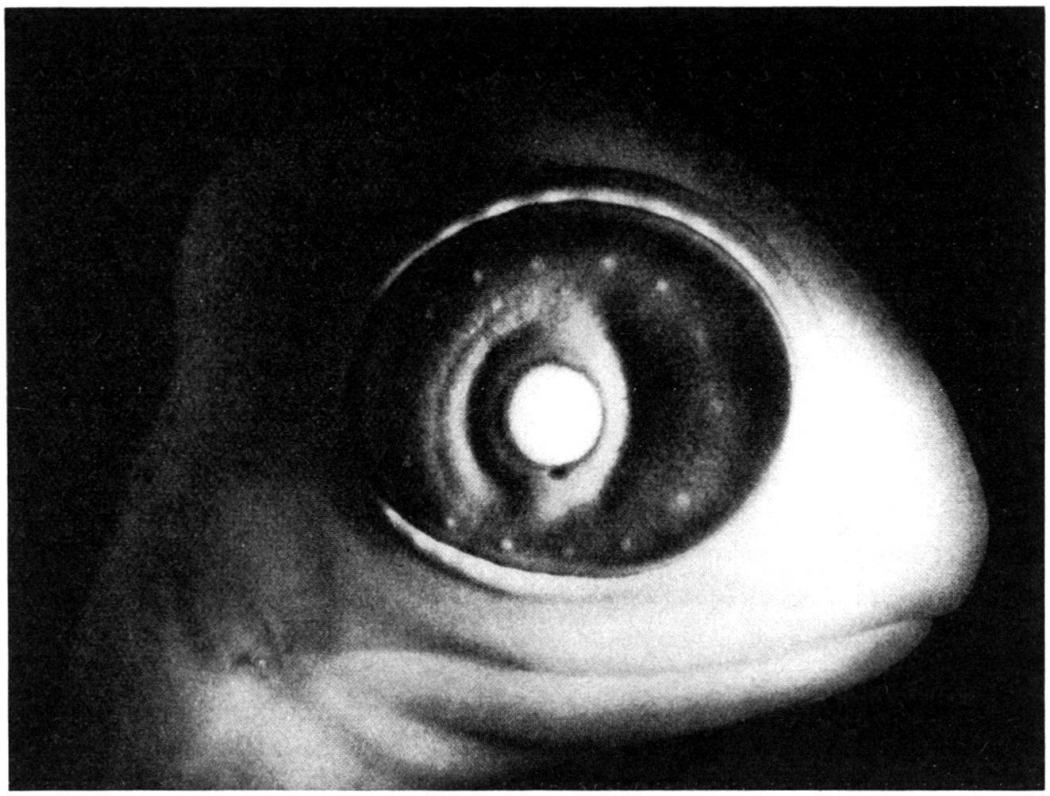


Fig. 3. Skleralschuppenanlagen bei einem Embryo von *Lacerta agilis* (14 in der Anzahl) Vergrösserung 18×.

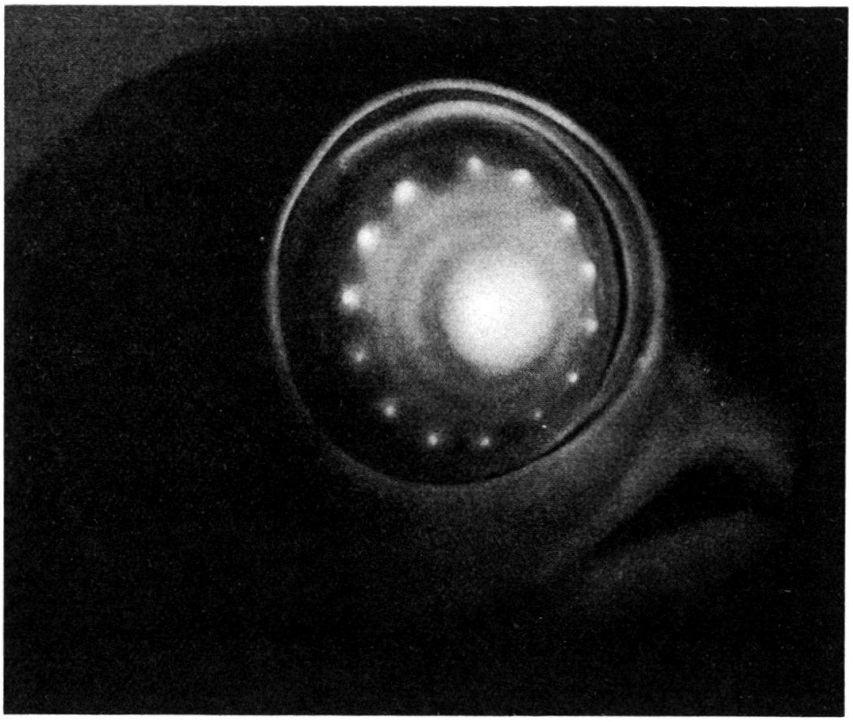


Fig. 4. Skleralschuppenanlagen bei einem Embryo von *Numida meleagris*, Perlhuhn (14 in der Anzahl) Vergrösserung 7,5×.

Fig. 1 und 2: Das Scheitelauge der Wirbeltiere. Das Scheitelauge gehört zur typischen Organisation der ältesten Wirbeltiere, den silurischen Ostracodermen, bei welchen es in Anpassung an die benthonische Lebensweise ähnlich wie die zwei medianen Stirnaugen der Merostomata (*Limulus*) entwickelt wurde. Es erhält sich über die devonischen Crossopterygier, die permocarbonischen Stegocephalen und Cotylosaurier bis zu den rezenten Lacertiliern, also über einen Zeitraum von annähernd 450 Millionen Jahren.

Fig. 3 und 4: Die Skleralschuppenanlagen der Sauropsiden. Knöcherne Skleralplatten zur Versteifung der äusseren Augenbulbuswand treten schon frühzeitig bei devonischen Crossopterygiern und verwandten Formen (Dipnoer) auf. Die Anzahl scheint, wie dies bei serial homologen Bildungen häufig der Fall ist, zufallsmässig auf einen bestimmten Mittelwert, hier 14, fixiert worden zu sein. Bei *Osteolepis macrolepidotus* (vgl. E. Jarvik, 1948, Kungl. Svenska Vetenskap. Handl. Bd. 25) lassen sich auf der in Tafel 1, Fig. 1, wiedergegebenen Photographie des gut erhaltenen Kopfes im linken Auge 7 Skleralplatten zählen, welche genau die obere Skleralringhälfte einnehmen. Es ist deshalb anzunehmen, dass im Gegensatz zu der von Jarvik angegebenen Zahl von 17–18 (p. 160), bei diesem Crossopterygier die Anzahl der Platten im ganzen schon auf 14 festgelegt worden war. Dieser Mittelwert in der Anzahl der Sklerotikalringplatten tritt später bei vielen Reptilien wieder auf und lässt sich bei Embryonen aller Sauropsiden (Schildkröten, Eidechsen, Vögel) in der Zahl ihrer Skleralschuppenanlagen nachweisen. Nach Lemmrich (Jen. Zeitschrift Naturw., Bd. 65, 1931) zeigen gerade die primitiveren Vogelordnungen (z. B. die Hühnervögel) als Gruppenmerkmal die Zahl 14, während die differenzierteren Gruppen im Zusammenhang mit der verschiedenen Ausgestaltung ihrer Augen geringere Mittelwerte (Tauben nur 11) oder höhere (Raubvögel 15–17) aufweisen. Der Zufallszahl 14, die organisatorisch wiederum über Hunderte von Jahrmillionen sich auswirkte, kommt phyletisch eine ebenso grosse Beweiskraft zu wie irgendeinem anderen Merkmal, welches zunächst die engere Verwandtschaft der Sauropsiden (Reptilien und Vögel) miteinander, ferner aber auch die Abstammung der Tetrapoden von den Crossopterygiern zu beweisen vermag.

Fig. 5 und 6: Der «Archaeopteryxflügel» des Straussenembryos. Dass der Vogelflügel seine heutige Ausbildung nicht durch makroevolutionistische Organisationssprünge von der pentadactylen Reptilienhand aus erreichte, sondern durch allmähliche Umgestaltung, geht zunächst aus der Beschaffenheit des jurassischen *Archaeopteryx*flügels hervor: freie, noch zum Anklammern verwendbare nach vorn gerichtete und bekrallte Finger. Beim modernen carinaten Vogel tritt embryonal sehr frühzeitig die Verwachsung und teilweise Reduktion der Finger ein (Fig. 5). Von den Krallen sind nur Rudimente (meist am Daumen) vorhanden. Am Embryo eines afrikanischen Strausses jedoch lässt die Flügelanlage noch typische *Archaeopteryx*merkmale erkennen: teilweise freie, nach vorn gerichtete Finger mit deutlicher Kralle. *Struthio* tritt im unteren Pliozän bereits in der heutigen Form auf. Seine Entwicklung zum flugunfähigen Ratiten muss deshalb viel früher während des Tertiärs verlaufen sein, wobei sein Flügel schon zu einer Zeit die Flugfunktion aufgab, in welcher er noch nicht die Vollkommenheit des Flügels der modernen carinaten Vögel erreichte und deswegen noch einige der früheren *Archaeopteryx*merkmale besass. In der Ontogenese des Straussenflügels, der seine Flugfähigkeit und damit seine Vervollkommnung schon vor vielen Jahrmillionen eingestellt hat, werden daher noch immer nur die damals vorhandenen ursprünglichen Flügelmerkmale angelegt.

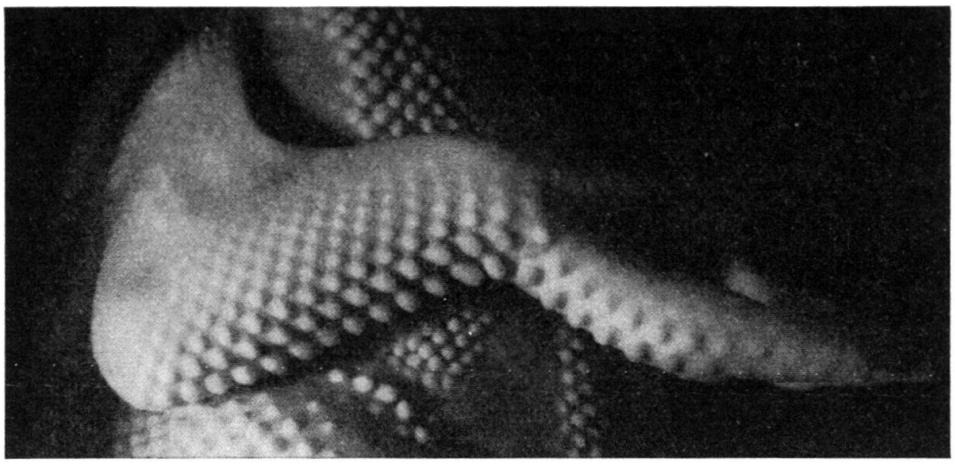


Fig. 5. Flügelanlage eines modernen carinaten Vogels (11tägiger Embryo von *Meleagris gallopavo*, Truthuhn) in 7facher Vergrösserung.

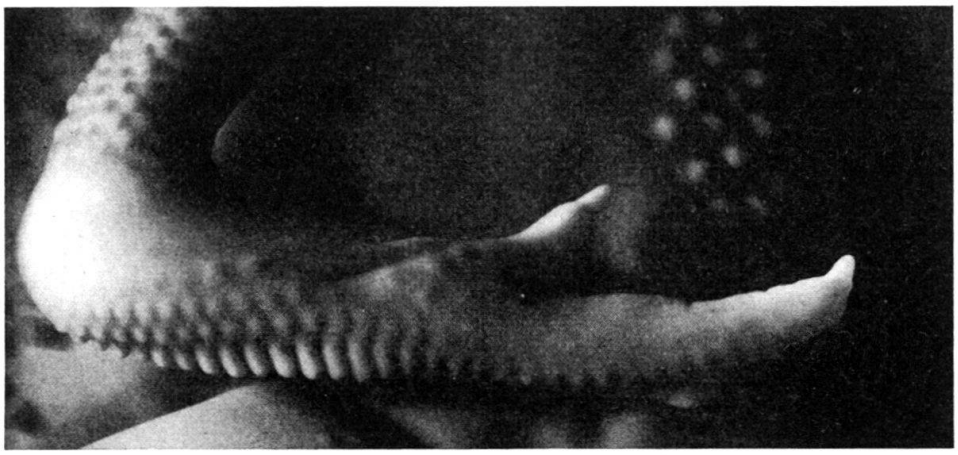


Fig. 6. Flügelanlage des ratiten Strausses, *Struthio camelus* (13tägiger Embryo) in 7facher Vergrösserung.

Literatur

BEURLEN, R. (1937): *Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre.* (Gustav Fischer, Jena.)

CUÉNOT, L. (1951): *L'Evolution biologique, les faits, les incertitudes.* (Masson et Cie, Paris.)

DACQUÉ, E. (1935): *Organische Morphologie und Paläontologie.* (Bornträger, Berlin.)

DALCQ, A. M. (1951): *Le problème de l'Evolution est-il près d'être résolu ?* Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique *82*.

DOBZSANSKY, TH. (1939): *Die genetischen Grundlagen der Artbildung.* (Gustav Fischer,Jena.)

DOTTERWEICH, H. (1940): *Das biologische Gleichgewicht und seine Bedeutung für die Hauptprobleme der Biologie.* (Gustav Fischer, Jena.)

FISHER, R. A. (1930): *The genetical theory of natural selection.* (Clarendon Press, Oxford.)

GOLDSCHMIDT, R. B. (1940): *The material basis of evolution.* (Yale Univ. Press, New Haven.)

— (1948): *Ecotype, Ecospecies and Macroevolution.* Experientia, *4*.

— (1951): *New Heteromorphoses in Drosophila melanogaster Meig.* The Pan-Pacific Entomol. *27*.

— (1952): *Evolution, as viewed by one Geneticist.* Amer. Scient. *40*.

GREGORY, W. K. (1951): *Evolution emerging.* 2 Vol. (Macmillan, New York.)
HALDANE, J. B. S. (1932): *The causes of evolution* (Harper, New York and London.)
HEUTS, M. (1951): *Les théories de l'Evolution devant les données expérimentales.* Rev. des Questions scientif.
HUXLEY, J. (1940): *The new systematics.* (Clarendon Press, Oxford.)
— (1945): *Evolution, the modern synthesis.* 4th Imp. (Allen & Unwin Ltd., London.)
LUDWIG, W. (1938): *Beitrag zur Frage nach den Ursachen der Evolution auf theoretischer und experimenteller Basis.* Verh. Deutsch. Zool. Ges.
— (1939): *Der Begriff „Selektionsvorteil" und die Schnelligkeit der Selektion.* Zool. Anzeiger, *126.*
— (1940): *Selektion und Stammesentwicklung.* Die Naturwissenschaft. *28.*
MAYR, E. (1942): *Systematics and the origin of species.* Columbia Univ. Press.
PEYER, B. (1952): *Das Problem der Vererbung von Reizwirkungen.* Vjschr. Naturf. Ges. Zürich, *97.*
RENSCH, B. (1943): *Die paläontologischen Evolutionsregeln in zoologischer Betrachtung.* Biol. Generalis, *17.*
— (1947): *Neuere Probleme der Abstammungslehre.* (F. Enke, Stuttgart.)
SCHINDEWOLF, O. H. (1950): *Grundfragen der Paläontologie.* (Schweitzerbarth, Stuttgart.)
SIMPSON, G. G. (1945): *Tempo and mode in evolution.* Columbia Univ. Press.
STEINER, H. (1932): *Vererbungsstudien am Wellensittich Melopsittacus undulatus (Shaw).* Arch. J. Klaus-Stift. Vererbungsf. *7.*
— (1933): *Was ist eine Mutation?* Rev. Suisse Zool. *40.*
— (1942): *Bastardstudien bei Pleurodeles-Molchen. Letale Fehlentwicklung in der F_2-Generation bei artspezifischer Kreuzung,* Arch. J. Klaus-Stift. Vererbungsf. *17.*
— (1945): *Über letale Fehlentwicklung der zweiten Nachkommenschaftsgeneration bei tierischen Artbastarden.* Arch. J. Klaus-Stift. Vererbungsf. *20.*
— (1950): *Die Differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns.* Rev. Suisse Zool. *57.*
WRIGHT, S. (1945): *Evolution in Mendelian populations.* Genetics *16,* 1931.
ZEUNER, F. E. (1945): *The Pleistocene Period, its climate, chronologic and Faunal succession.* (Ray Society, London.)
ZIMMERMANN, W. (1938): *Vererbung „erworbener Eigenschaften" und Auslese.* (Gustav Fischer, Jena.)

---

3. – O. H. SCHINDEWOLF (Tübingen): **Evolution vom Standpunkt eines Paläontologen.** Mit 4 Textfiguren.

Einer freundlichen Einladung der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft verdanke ich die willkommene Möglichkeit, in dem gemeinsam mit anderen biologischen Gesellschaften veranstalteten Symposium über „Mikro- und Makroevolution" den von mir eingenommenen Standpunkt zur Evolutionsfrage darzulegen. Es lag ursprünglich nicht in meiner Absicht, jenen Vortrag zu veröffentlichen, da ich dessen Substanz und Tendenz bereits in einer hinreichenden Anzahl von kleineren und grösseren Abhandlungen erörtert zu haben glaube. Ein ausdrücklicher Wunsch meiner Gastgeber veranlasst mich jedoch, einen zusammenfassenden kurzen Bericht zu geben, in den zur weiteren Klärung der Auffassungen auch einige Diskussionsbemerkungen zu den Vorträgen meiner verehrten Kollegen R. F. RUTSCH und H. STEINER aufgenommen sind.

I. Über die Lückenhaftigkeit der Überlieferung

Wenn ein Paläontologe sich über Fragen der Evolution äussert, dann erhebt sich zunächst die Vorfrage, wieweit der ihm verfügbare Stoff zur Behandlung solcher Probleme genügend vertrauenswürdig und zeugnisfähig ist. Mit Recht wurde daher die Aussprache durch einen Vortrag von R. F. RUTSCH über die paläontolo-

gische Überlieferung eingeleitet. Auch ich hatte dementsprechend einer früheren zusammenfassenden Darstellung der organischen Stammesentwicklung ein ausführlicheres Kapitel (1950a, S. 96–134) über den Quellenwert der fossilen Urkunden vorausgeschickt.

Die Einstellung RUTSCHS ist von der meinigen recht verschieden und, wie mir scheint, stark pessimistisch gefärbt. Sein Vortrag konnte bei einem mit den Verhältnissen nicht näher vertrauten Hörer beinahe den Eindruck erwecken, als ob wir aus jeder Formation bzw. aus jeder Tiergruppe nur einige ganz wenige Fossilien kennen, und dass es eigentlich ein Wunder ist, wenn auch nur diese wenigen überhaupt vorhanden sind.

Mein Standpunkt ist demgegenüber wesentlich positiver. Es ist selbstverständlich unbestreitbar, dass von den einstigen Lebewelten unendlich vieles zerstört wurde. Sonst würde nahezu unsere gesamte Erdrinde aus Fossilien bestehen müssen, da wohl aller irdische Kohlenstoff oder Kalk während der langen geologischen Geschichte schon einmal durch den Stoffwechsel von Organismen hindurchgegangen sein dürfte. Es ist zweifellos nur ein ganz winziger Bruchteil des einstigen Lebens, der in die Hände des Paläontologen gelangt. Dennoch liegen uns aus zahllosen Profilen – und solche fossilreiche Vorkommen gibt es aus allen einzelnen Zeitabschnitten – so überaus reiche Faunen, insbesondere von marinen Wirbellosen, vor, dass wir m. E. unbedenklich mit ihnen operieren können.

Wie gedankenlos bisweilen das Schlagwort von der lückenhaften Überlieferung gehandhabt wird, dafür habe ich früher (1947) einmal zwei Beispiele vorgeführt. Im Mitteldevon und tieferen Oberdevon findet sich häufig und in weiter Verbreitung eine grosse, sehr dickschalige, plumpe Muschel: *Megalodon*. Ein sehr ähnlich gestalteter, aber noch grösserer und schwererer Zweischaler tritt in oft geradezu gesteinsbildender Häufigkeit in der Obertrias auf. Man hat diese Form mit der devonischen in der Gattung *Megalodon* vereinigt, und da aus der Zwischenzeit vom Devon bis zur Obertrias (!) keinerlei verbindende Vorkommen bekannt sind, wurde dafür die Lückenhaftigkeit der Überlieferung verantwortlich gemacht.

Ich habe seinerzeit dazu bemerkt, dass ein solcher Schluss nur dann vertretbar wäre, wenn etwa das höhere Oberdevon, ferner Karbon, Perm und Untertrias durch völlig fossilleere Gesteine vertreten wären; denn wenn überhaupt etwas erhaltungsfähig ist, dann sind es diese grosswüchsigen, widerstandsfähigen Muscheln. Da jene Voraussetzung nicht zutrifft, wir vielmehr aus den genannten Formationen selbst zarteste und empfindlichste Fossilien in reicher Fülle kennen, kann die vernunftgemässe Folgerung nur lauten, dass die vorausgesetzten Bindeglieder niemals gelebt haben, dass die beiden Muschelgruppen verschiedenen Ursprungs sind und in keinem unmittelbaren stammesgeschichtlichen Zusammenhang stehen.

Ähnlich liegt der Fall bei der Korallen-Gattung *Heliolites*, die im älteren Paläozoikum vom Ordovizium bis an die Basis des Oberdevons in weltweiter Verbreitung, grosser Häufigkeit und teilweise in sehr umfangreichen, massiven Stöcken vorkommt. Andererseits findet sich von der Oberkreide ab bis in die Gegenwart eine äusserlich ähnliche Koralle, ebenfalls in kräftig verkalkten, widerstandsfähigen Kolonien: die Gattung *Heliopora* aus der Unterklasse der Octokorallen (Alcyonarien). Zahlreiche Autoren haben in den paläozoischen Heliolitiden die Ahnformen der jüngeren Helioporiden gesehen und sie dementsprechend ebenfalls zu den Octokorallen gerechnet.

Auch hier fehlen wiederum aus dem langen Zeitintervall zwischen den beiderlei Vorkommen jegliche verbindenden Formen, die den angenommenen phyletischen Zusammenhang belegen würden. Also wurde geschlossen: ein erneuter Beweis für die Lückenhaftigkeit der Überlieferung; eine Schlussfolgerung, die in

diesem Falle aber ebenso widersinnig erscheint wie in dem ersteren, da diese massiven, kräftig verkalkten Korallenstöcke auch unter den ungünstigsten Erhaltungsbedingungen überlieferungsfähig sind. Es ist daher kein einleuchtender Grund dafür ersichtlich, weshalb die Bindeglieder zwischen den geschlossenen Verbreitungsbereichen der beiderlei Formen, wenn sie wirklich gelebt hätten, in den Gesteinsschichten der dazwischen liegenden langen Formationsreihe nicht auch aufgefunden sein sollten. Tatsächlich liegen die Dinge so, dass *Heliolites* und Verwandte sich von den Tabulaten, einer Gruppe der Hexakorallen, herleiten und mit der Octokorallen-Gattung *Heliopora* phylogenetisch nichts zu tun haben. Falsche stammesgeschichtliche Vorstellungen führten hier zur Behauptung lückenhafter Überlieferung.

Mit Recht hat RUTSCH in seinem Vortrage darauf hingewiesen, dass uns die Faunen der einstigen Tiefseebereiche so gut wie verschlossen sind. Das ist zweifellos ein beachtlicher Mangel, der aber doch wohl für stammesgeschichtliche Ableitungen nicht allzu schwer ins Gewicht fällt. Gewiss finden Faunen-Verschiebungen zwischen der Flachsee und der Tiefsee statt. Während wir aber zahlreiche Beispiele dafür kennen, dass ganze Tiergruppen oder Einzelformen (gewisse Crinoiden, Brachiopoden, Crustaceen, Kieselschwämme, *Pleurotomaria* usw.) aus der Flachsee allmählich in die Tiefsee abgewandert sind, ist m. E. der entgegengesetzte Vorgang nicht bekannt. Das würde also bedeuten, dass uns in manchen Fällen die letzten Vertreter einstiger Flachsee-Formen entgehen können; es ist jedoch kaum zu befürchten, dass uns die Anfänge neuer Stämme und Entwicklungsrichtungen in etwaigen Tiefsee-Ablagerungen unzugänglich bleiben.

Jenen Relikten aber kommt keine übergrosse Bedeutung für unsere stammesgeschichtlichen Bilder zu. Man verweist häufig auf gewisse Formen der Gegenwartsfauna wie *Neoceratodus* und *Trigonia*, die nur eine ganz beschränkte Verbreitung besitzen. Solche Fälle hat es zweifellos auch in der Vergangenheit vielfach gegeben, und es wäre tatsächlich ein sehr grosser Zufall, wenn fossile Belege davon in die Hand des Paläontologen gelangen würden. Wir können jedoch bei den Ceratodontiden und Trigonien an Hand der fossilen Reste feststellen, dass sie ursprünglich, im älteren Mesozoikum, eine sehr ausgedehnte, kosmopolitische Verbreitung besassen, und können weiterhin recht genau verfolgen, wie sie sich dann im Laufe der geologischen Geschichte unter ständiger Einengung ihrer Verbreitungsgebiete immer mehr bis auf ihre heutigen schmalen Lebensräume zurückzogen, in denen ihnen nach geologischen Massstäben keine allzu lange Existenzdauer mehr beschieden sein wird. Mag uns nun bei entsprechenden Verhältnissen der Vorzeit das letzte Refugium solcher Reliktformen wegen seiner allzu geringen Ausdehnung verborgen bleiben, so würden wir das Aussterben etwas früher ansetzen, als es in Wirklichkeit erfolgt ist; der Fehler wäre nicht allzu schwerwiegend.

Mehrfach sind in den letzten Jahren Stimmen laut geworden, dass nur ein geringer Bruchteil der geologischen Vergangenheit durch Sedimente belegt sei; der überwiegende Teil des Zeitablaufs liege in Schichtlücken. Wo aber die Sedimente fehlen, fehlen natürlich auch die Fossilien; das wäre eine weitere, sehr bedenkliche Einschränkung unseres Urkundenmaterials. Ich habe mich an anderer Stelle (1950b, S. 32–33) mit diesen Gedankengängen auseinandergesetzt und glaube gezeigt zu haben, dass sie in dem behaupteten Ausmasse nicht aufrecht zu erhalten sind. Gewiss sind in vielen Profilen Sedimentationslücken vorhanden, aber gerade der Umstand, dass wir diese Lücken als solche erkennen, lehrt doch, dass es andere, vollständige Profile gibt, in denen jene fehlenden Zeitabschnitte durch Sedimente und Faunen repräsentiert sind. Es ist also durchaus nicht so, dass stets und überall ganze Perioden der Erdgeschichte ausgefallen und uns unzugänglich wären.

Selbstverständlich gehen wir bei unseren stammesgeschichtlichen Überlegungen von vollständigen und gesicherten Sedimentfolgen aus; wir stützen uns ferner auf solche Tiergruppen, die gut überlieferungsfähig sind und von denen ein reiches Material zu Gebote steht. Im übrigen ist im folgenden Wert darauf gelegt, nur solche Beispiele zu wählen, bei denen die Lückenhaftigkeit keine Rolle spielt und als etwaiger Einwand entfällt.

II. Über die stammesgeschichtlichen Abläufe

Von den Neontologen wird oft behauptet, das darwinistische Ursachenpaar Mutation und Selektion biete eine so wunderbar einfache und theoretisch vollständige Erklärung des gesamten Evolutionsgeschehens, dass es unverständlich erscheine, wenn gewisse Paläontologen das nicht einsehen wollen. Nun, der Widerspruch mancher Paläontologen rührt daher, dass das Bild der stammesgeschichtlichen Abläufe, wie es sich aus den konkreten fossilen Zeugnissen ergibt, doch in mancher Hinsicht von dem abweicht, das die Neontologen theoretisierend geformt haben und zu deuten unternehmen.

Nach darwinistischer Vorstellung besteht die Evolution in einer allmählich wachsenden Divergenz der Merkmale und Formen. Geringfügige Rassen-Unterschiede verstärken sich allmählich zu Artmerkmalen; durch weitere divergente Entwicklung werden diese zu Gattungs-, Familien-Unterschieden usw. Das würde also bedeuten, dass die Formen-Mannigfaltigkeit jeweils gegen Ende der einzelnen Stämme zunimmt, dass dort die grösste Fülle von Ordnungen, Familien und Gattungen, von Unterschieden höheren Grades zu finden sein müsste. Das Gegenteil ist der Fall.

Betrachten wir als Beispiel etwa die Entfaltung der placentalen Säugetiere im Alttertiär. In relativ sehr kurzer Zeitspanne werden hier sogleich nach dem ersten Hervortreten des Placentalier-Typus in der Oberkreide die sämtlichen 25 Ordnungen herausgestaltet, die wir aus dem Bereiche der höheren Säugetiere überhaupt kennen. An diese Phase hochgesteigerter Entwicklungsintensität schliesst sich dann eine Periode von vier- bis sechsfach längerer Zeitdauer an, in der die Evolution sehr langsam verläuft und nur noch Differenzierungen im Rahmen der vorhandenen Ordnungen hervorbringt. Ein grösserer stammesgeschichtlicher Umbildungsschritt vom Range einer Ordnung tritt im späteren Tertiär nicht mehr ein; die Baugefüge der sämtlichen Ordnungen werden unmittelbar an der Basis des Placentalier-Stammes herausgestaltet. Manche dieser Ordnungen sterben alsbald wieder aus, so dass die Formen-Mannigfaltigkeit in der Gegenwart erheblich geringer ist als zu Beginn des Stammes.

Ein weiterer wichtiger Punkt, der festgehalten werden muss, besteht darin, dass alle die Säuger-Ordnungen unvermittelt auf der Bildfläche erscheinen und nicht durch kontinuierliche Bindeglieder miteinander verbunden sind. In unserer Fig. 1 (die nur die wichtigeren Ordnungen verzeichnet) sind wir daher genötigt, die wahrscheinlichen Zusammenhänge durch gestrichelte Linien wiederzugeben. Wenn jedoch bei dieser Herausgestaltung der Ordnungen eine ähnlich geringe Evolutionsrate wie in ihrer späteren stammesgeschichtlichen Entfaltung am Werke gewesen wäre, so würden sich sehr lange Reihen von Übergangsformen ergeben, die uns entsprechend den klassischen darwinistischen Vorstellungen eine allmähliche Umgestaltung der Baupläne vor Augen führen würden. Sie sind aber nicht vorhanden. Also Lückenhaftigkeit der Überlieferung? Nein.

Zunächst ist zu betonen, dass die einzelnen Ordnungen vom Zeitpunkt ihres ersten Hervortretens ab hinreichend vollständig durch Fossilien belegt sind. Diese

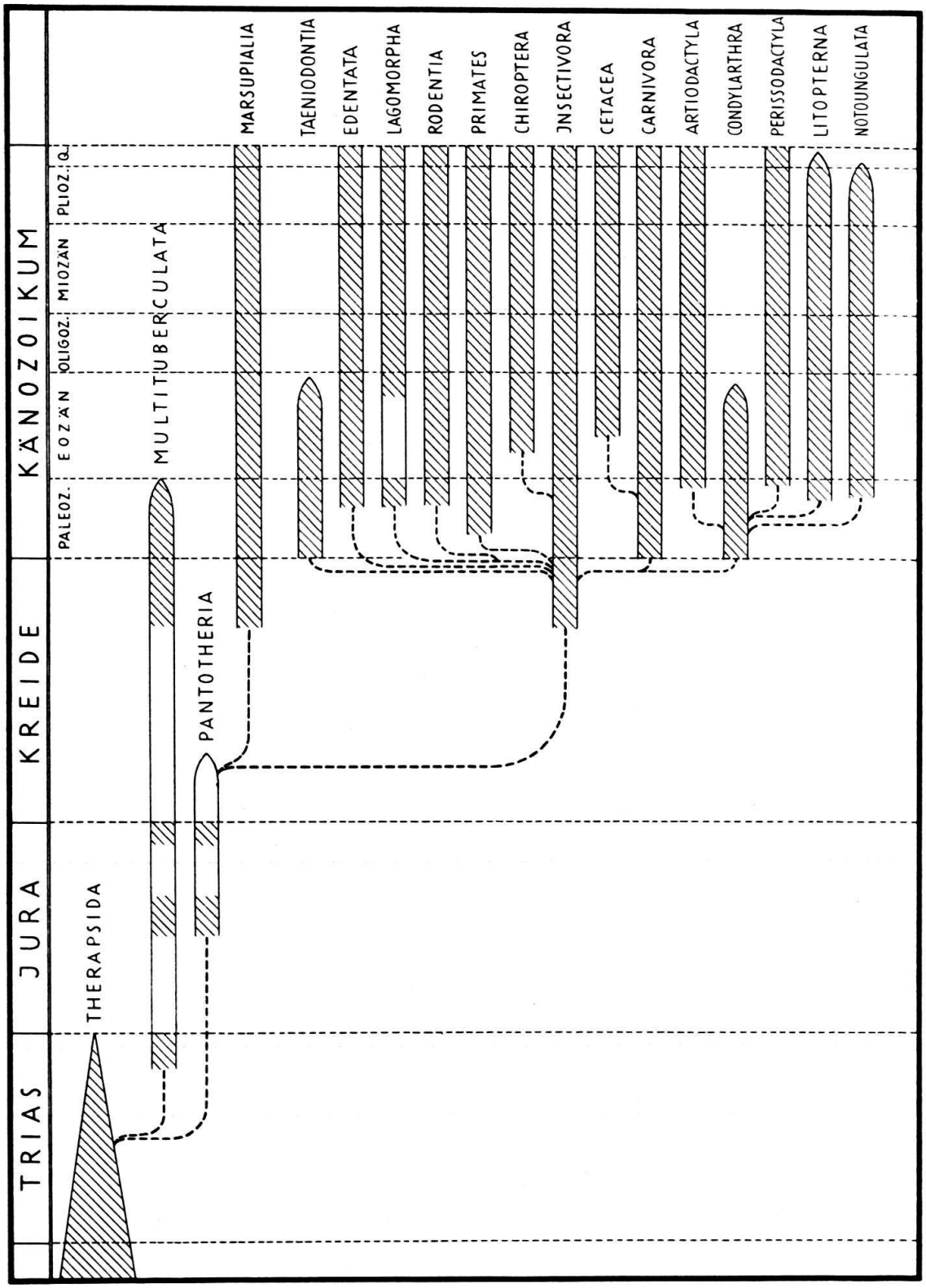


Fig. 1. Explosive Entfaltung der placentalen Säugetiere an der Kreide/Tertiär-Grenze. (In Anlehnung an eine Darstellung von G. G. Simpson 1947, Fig. 16.)

dokumentierten Abschnitte sind in unserer Abbildung durch Schraffur gekennzeichnet, und es ist ersichtlich, dass lediglich bei den Lagomorphen eine unerhebliche Lücke im nachgewiesenen Vorkommen besteht. Mit Regelmässigkeit aber reissen die Artenketten überall an der Basis der Ordnungen ab, dort, wo wir ihre Entstehung und Umbildung erwarten müssen. Das wäre unter dem Gesichtspunkt lückenhafter Überlieferung nur dann verständlich, wenn etwa das Paleozän ein Zeitabschnitt wäre, in dem aus irgend welchen Gründen überhaupt keine Säugetiere erhalten geblieben wären. Alle die während der Entfaltungszeit der neu entstehenden, unverbundenen Ordnungen bereits vorhandenen Stämme (Multituberculata, Marsupialia, Taeniodontia, Primates, Insectivora, Carnivora usw.) sind jedoch durchaus kontinuierlich belegt.

Unsere Ablehnung der Lückenhaftigkeit der Überlieferung als ausreichendes Erklärungsprinzip lässt sich noch zwingender gestalten durch den Nachweis, dass die vorauszusetzenden langen Reihen von Übergangsformen in der kurzen Periode der basalen Aufspaltung des Placentalier-Stammes zeitlich gar keinen Platz hätten. Der Bauplan der Chiropteren beispielsweise liegt seit dem Mitteleozän in allen wesentlichen Einzelzügen fertig vor und erfährt bis in die Gegenwart nur einen ganz geringfügigen Ausbau. Lediglich einige nicht mehr funktionelle Teile der Flughand werden allmählich reduziert. Wenn die Herausgestaltung des für die Fledermäuse bauplantypischen Flügels aus der normalen Säugerhand mit der gleichen Allmählichkeit und Langsamkeit erfolgt wäre wie seine spätere geringfügige Fortbildung, dann hätte sie, wie eine Überschlagsrechnung von G. G. SIMPSON (1947, S. 119) gezeigt hat, bereits vor dem Ursprung der Erde eingeleitet werden müssen! Für die Annahme derart langer, allmählicher Umbildungsreihen, wie sie angesichts der bedeutenden Umformungen zu erwarten wären, sind also einfach die zeitlichen Voraussetzungen nicht gegeben.

Gewiss bestehen hier Kenntnislücken; es wäre unsinnig anzunehmen, dass die ältesten uns bekannten fossilen Fledermäuse nun wirklich die absolut ersten und einzigen damaligen Vertreter der Chiropteren-Ordnung darstellen. Doch unbekümmert darum ist es nach den geschilderten Sachverhalten völlig sicher, dass wir das unvermittelte Hervorbrechen der Säugetier-Ordnungen im wesentlichen nur mit einer stark erhöhten Evolutionsgeschwindigkeit und -intensität erklären können, die grössenordnungsmässig bis auf mehr als das Fünfzigfache bei der normalen Artumbildung gesteigert sein kann.

Dieses Beispiel der Säugetiere ist nun nicht etwa eine Ausnahmeerscheinung. Die geschilderte Ablaufsform ist typisch für alle stammesgeschichtlichen Umgestaltungen, mag es sich nun um die Entfaltung von Ordnungen, Familien oder Gattungen handeln. Auf allen diesen verschiedenen Rangstufen des stammesgeschichtlichen Geschehens tritt uns das gleiche Prinzip der basalen Aufspaltung und der grössten Bauplanmannigfaltigkeit an der Wurzel der betreffenden Stämme entgegen. Beispiele dafür habe ich früher (1950a, b) reichlich mitgeteilt; sie sollen hier nicht wiederholt werden.

Lediglich zwei Bilder aus dem Bereiche der Wirbellosen seien hier noch gegeben. Das eine betrifft die Entfaltung der Manticoceratiden, einer Familie der Goniatiten, an der Basis des Oberdevons. Das kennzeichnende Bauplanmerkmal dieser Familie besteht in der Erwerbung eines Mediansattels in der Lobenlinie, der hier erstmalig in der Geschichte der Cephalopoden auftritt. Unmittelbar nun, nachdem diese „Erfindung" geglückt und damit die für die Familie charakteristische und offensichtlich auch biologisch vorteilhafte Eigenschaft konstituiert ist, wird ein neuer Entwicklungszyklus mit explosiver Entfaltung in Gang gesetzt. Unmittelbar an der Wurzel der neu auftauchenden Familie werden nicht weniger

als sieben verschiedene Gattungen ausgegliedert (Fig. 2), die sich durch die sehr abweichende Zahl der Loben in der Lobenlinie unterscheiden. Während bei dem einfachsten Genus *Ponticeras* die Lobenlinie nur den Intern-, den durch einen Mediansattel geteilten Externlobus und jederseits einen Laterallobus, also insgesamt 4 Loben-Elemente aufweist, wird bei den anderen Gattungen die Lobenzahl durch Spaltung der Sättel stark erhöht und wächst bei *Synpharciceras* bis auf 34 Elemente an. Diese erstaunlich weitgespannte Entwicklung spielt sich in vergleichsweise ausserordentlich kurzer Zeit ab; die verschiedenen Evolutionsstadien finden sich alle praktisch gleichzeitig an der Basis des Oberdevons.

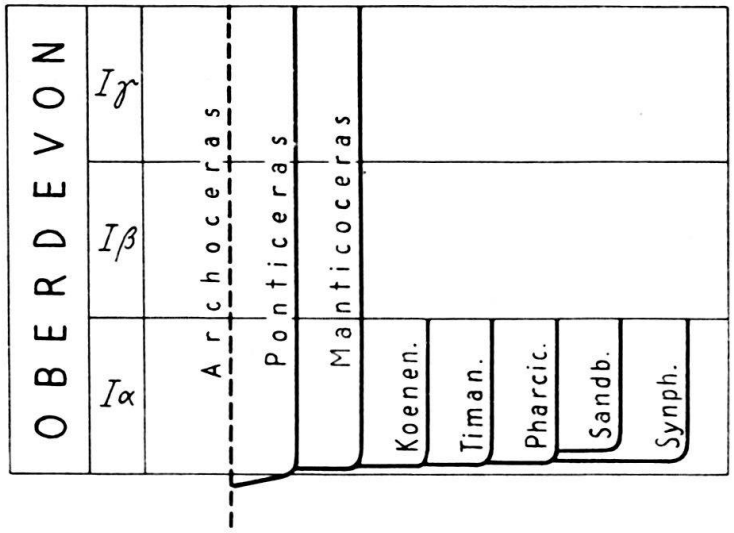


Fig. 2. Explosive Entfaltung der Familie Manticoceratidae an der Basis des Oberdevons. Die selbst nicht zu den Manticoceratidae gehörige Stammgattung *Archoceras* ist durch eine gestrichelte Linie dargestellt. Die abgekürzten Namen bedeuten: *Koenenites*, *Timanites*, *Pharciceras*, *Sandbergeroceras*, *Synpharciceras*.

Auch hier lässt sich ausschliessen, dass diese Erscheinung auf irgendeiner Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse beruht, dass etwa eine Einwanderung aus Gebieten vorliegt, in denen eine allmähliche, langsame Entwicklung stattgefunden hätte. Denn wir beobachten den geschilderten Sachverhalt nicht etwa in einer einzigen Schichtfolge eines beschränkten Areals, sondern er wiederholt sich in den verschiedensten Profilen aus aller Welt, wo die betreffenden Schichten entwickelt sind, ohne dass irgendwo Anzeichen einer allmählichen Umformung sichtbar wären. Dass hier aber etwa überall Sedimentationslücken und Profil-Unterbrechungen an genau den gleichen Stellen auftreten sollten, ist aus geologischen Gründen völlig ausgeschlossen.

Alle die höher differenzierten Gattungen der Manticoceratiden sterben alsbald nach ihrer Entstehung noch in der Basalzone (I*a*) der *Manticoceras*-Stufe wieder aus. Die einfach gebauten Genera *Ponticeras* und *Manticoceras* dagegen leben in den höheren Zonen fort, ohne eine nennenswerte Weiterentwicklung zu erfahren. Die Elementzahl ihrer Lobenlinien bleibt konstant; lediglich die Gehäusegestalt wird geringfügig in verschiedener Weise abgewandelt, offensichtlich in Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen. Die grundsätzliche Übereinstimmung dieses Entfaltungszyklus mit dem der Ordnungen der Säugetiere ist evident: Wir finden hier die gleiche starke Aufspaltung und mithin die grösste Entwicklungsintensität und Formen-Mannigfaltigkeit an der Basis unserer Familie, also eines Entwicklungszyklus geringeren Ranges.

Wiederum dieselbe Erscheinung zeigt uns die Entfaltung der Nautiloideen im Alttertiär. Wir geben in Fig. 3 ein von A. K. MILLER (1949) entworfenes Schema wieder und können davon absehen, es näher zu erläutern, da das beinahe mit denselben Worten geschehen müsste wie im vorhergehenden Falle. Auch hier ist hervorzuheben, dass die sämtlichen in der Abbildung verzeichneten Gattungen (eventuell mit Ausnahme von *Woodringia*) eine weltweite Verbreitung besitzen; es liegt also keineswegs etwa ein lokaler Zufallsbefund vor.

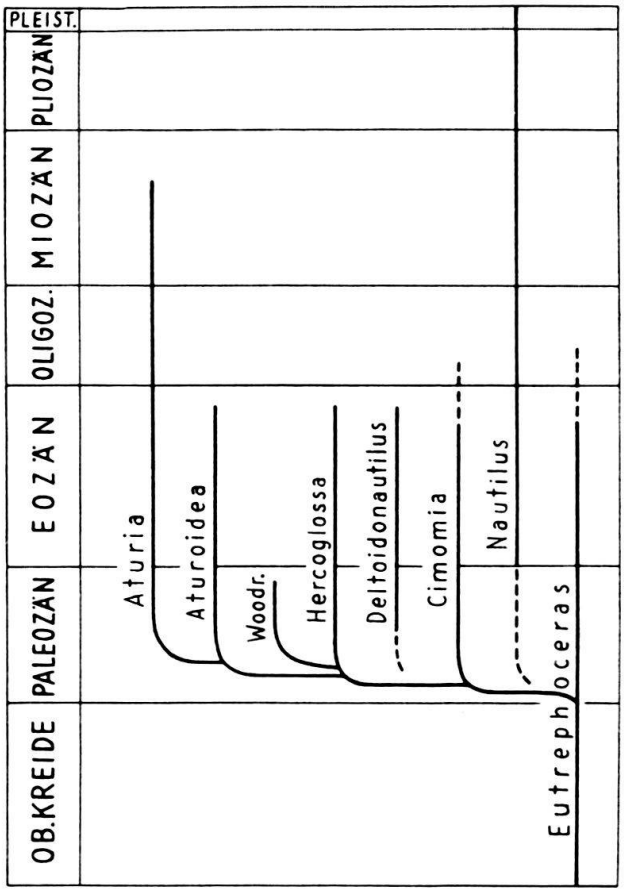


Fig. 3. Explosive Entfaltung der tertiären Nautiloideen an der Basis des Paleozäns. (Nach A. K. MILLER 1949, Fig. 5, umgezeichnet.)

Weitere Beispiele erübrigen sich. Das Prinzip der „explosiven" basalen Verzweigung und Vermannigfaltigung der Stämme ist eine Tatsache, die bereits zum alten Erfahrungsschatz der Paläontologie gehört und durch zahlreiche neuere Untersuchungen immer wieder erhärtet worden ist. Soweit ich sehe, besteht über diesen Punkt Übereinstimmung bei allen Paläontologen, die sich mit den stammesgeschichtlichen Erscheinungsformen der von ihnen untersuchten Organismengruppen befasst haben.

Ich persönlich ziehe daraus die Schlussfolgerung, dass nicht eine langsame, allmähliche Fortentwicklung von Arten zu Gattungen, von Gattungen zu Familien usw. durch wachsende Divergenz der Merkmalsunterschiede bzw. durch Addition kleiner Umbildungsschritte stattfindet, sondern dass die typischen Gattungs-, Familienmerkmale usw. durch unmittelbare Umgestaltung der vorhergehenden Gattungs- und Familienmerkmale ohne den Umweg über die Art-, Gattungsbildung usw. angelegt werden. Wir haben somit nach meiner Auffassung im stam-

mesgeschichtlichen Geschehen eine absteigende Zerlegung der jeweils umfassenden Baupläne in die nächstniederen, das heisst der Klasse in Ordnungen, der Ordnung in Familien, der Familie in Gattungen.

Für diese Vorstellung scheinen mir eindeutig auch die neueren statistischen Erhebungen G. G. SIMPSONS (1952) zu sprechen, nach denen bei den von ihm geprüften Vertebraten der zahlenmässige Höhepunkt in der Differenzierung der Ordnungen zuerst, nämlich unmittelbar nach dem ersten Auftreten der betreffenden Klasse, in Erscheinung tritt. Danach folgt dann zeitlich der Gipfel in der Zahl der neu herausgestalteten Familien und schliesslich der der Gattungen. Nach dem herkömmlichen darwinistischen Vorstellungskreise wäre ein umgekehrtes Verhalten zu erwarten. Die angenommene langsame, allmähliche Evolution der höher-kategorialen Merkmalsunterschiede aus solchen niederen Ranges ist mit den Tatsachen nicht zu vereinbaren.

* * *

Unhaltbar ist insbesondere die von zahlreichen Neontologen, so auch von STEINER, vertretene Auffassung, die Stammesentwicklung sei eine Summe von Anpassungen, also durch stete Fortentwicklung von Anpassungsmerkmalen zustande gekommen. Die paläontologischen Befunde lehren uns, dass die Anpassungsspezialisierung unaufhaltsam zur Überspezialisierung und schliesslich zum Aussterben führt, niemals aber wirkliche Fortschritte der Stammesentwicklung erbringt. Neue Stämme und Entwicklungsrichtungen knüpfen vielmehr, wie wir seit COPE wissen, stets an die einfachsten, relativ unspezialisierten Vertreter des jeweiligen Wurzelstammes an.

Die Insekten beispielsweise oder die Reptilien haben einen ungeheuren Reichtum von Spezialanpassungen an die verschiedensten Sonderbiotope des Festlandes, der Luft und des Wassers hervorgebracht. Sie sind dabei aber stets Insekten beziehungsweise Reptilien geblieben; sie haben die Grenzen der betreffenden Baupläne nicht überschritten. Die Bauplanmerkmale als basale Prägungen der Stämme verhalten sich konstant und unverändert; sie befinden sich nicht in einem ständigen Flusse durch jene Anpassungen, durch fortgesetzte Rassen- und Artbildung.

Die Säugetiere haben sich nicht aus irgendeiner einseitig angepassten Reptilgruppe und nicht etwa durch weitere Steigerung der dort vorliegenden Anpassungsmerkmale entwickelt. Sie knüpfen vielmehr an einen primitiven, unspezialisierten Reptilstamm an, und die kennzeichnenden Merkmale ihres Bauplans liegen in ganz anderer Richtung als die Anpassungsmerkmale der verschiedenen Reptilstämme. Sie bestehen in der umgewandelten Zusammensetzung und Gelenkung des Unterkiefers, in der Umformung der aus dem Reptilkiefer ausgeschiedenen Unterkieferknochen zu Gehörknöcheln, in der verbesserten Brutpflege, der Vervollkommnung des Blutkreislaufs.

Das alles sind Fortschritte, welche die Organisation der Säugetiere in allgemeiner Hinsicht leistungsfähiger als die der Reptilien gestalten, aber keine Anpassungen an irgendwelche speziellen Lebensbedingungen. Die Sonderanpassungen der Säugetiere setzen vielmehr erst nach der Erwerbung und auf der Grundlage des neuen Bauplans ein. Wir müssen uns hüten, alle Eigenschaften der Organismen einfach als Anpassungen zu deuten. Der Besitz von vier Extremitäten mit charakteristischem Innenskelett bei den Tetrapoden ist ein allgemeines Bauplanmerkmal, hervorgegangen aus einer Präadaptation der Crossopterygier, aber keine Anpassung. Anpassungserscheinungen sind dann erst die speziellen Ausge-

staltungen dieser gegebenen Extremitäten zum Laufen, Graben, Springen, Schwimmen usw.

In vielen Fällen auch ist ein biologischer Vorteil der neuen Bauplan-Organisation überhaupt nicht ersichtlich. Es dürfte beispielsweise ethologisch ziemlich gleichgültig sein, ob bei den verschiedenen Anthozoen-Gruppen ein 4-, 6- oder 8-strahliger Bau herrscht, oder aus welchen speziellen Elementen (Basiventralia,

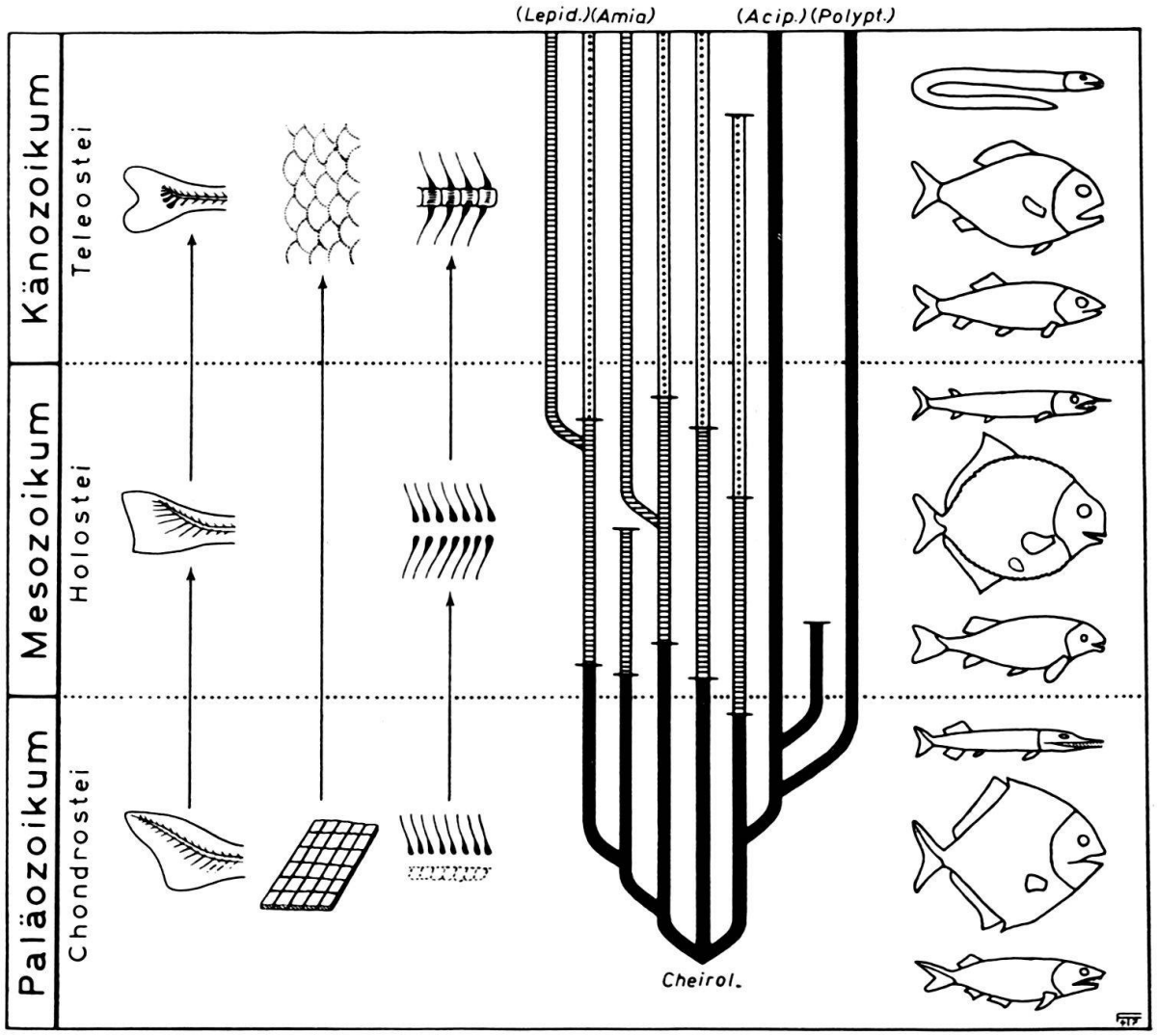


Fig. 4. Stark schematisierte Darstellung der weiträumigen phyletischen Evolutionsrichtungen und der wechselnden Anpassungsformen bei den Actinopterygiern.

Interventralia usw.) die Wirbelsäule bei den einzelnen Klassen der Tetrapoden sich zusammensetzt. Im letzteren Falle wird es für die Lebenseignung der Träger allein auf die Festigkeit der Wirbelsäule als tragendes Element ankommen; diese aber ist unabhängig von der Art der Zusammensetzung der Wirbelkörper.

Anpassung und eigentliche Stammesentwicklung sind meiner Auffassung nach zwei ganz verschiedene Dinge, wie unter anderem schon A. E. Parr (1926) und A. N. Sewertzoff (1931) gezeigt haben. Zur Veranschaulichung sei hier die Stammesentfaltung der Actinopterygier herausgegriffen (Fig. 4). Sie wird beherrscht von grossen, säkularen, den ganzen Stamm durchziehenden Entwicklungsrichtungen: Die ursprünglich heterozerke Schwanzflosse

wird zu einer homozerken umgestaltet; aus zunächst schweren, dicken, rhombischen Ganoidschuppen werden dünne, gerundete Cycloid- oder Ctenoidschuppen; die Wirbelsäule erfährt eine zunehmende Verknöcherung und anderes mehr. Diese Umformungen prägen sich in den drei morphologischen Stufen der vorwiegend paläozoischen Chondrostei, der mesozoischen Holostei und der von der Kreide ab herrschenden Teleostei aus, die von einer Anzahl paralleler Entwicklungsreihen durchlaufen werden. Die genannten Umkonstruktionen erbringen eine erhöhte Beweglichkeit der Fische (die übrigens in manchen Zweigen nur potentiell ist und nicht ausgenutzt wird); sie sind jedoch keine Anpassungen an spezielle Lebensräume oder Lebensweisen. Es werden damit jeweils nur die bauplanmässigen Plattformen konstituiert, auf denen die Sonderspezialisierungen sich vollziehen.

Und so sehen wir denn, wie auf jeder der drei Entwicklungsstufen sich die gleichen Anpassungsformen wiederholen, die ihren Ausdruck in weitgehenden Unterschieden der Körpergestalt, Länge und Gestalt der Flossen, Ausbildung des Gebisses usw. finden: die langgestreckte Torpedoform der raschen, gewandten Schwimmer, hoch- und kurzkörperige Gestalten, die an ruhiges Wasser beziehungsweise an das Leben in Korallenriffen angepasst sind, aalförmige schlängelnde Typen, Fische mit kräftigem, scharfem Raubtiergebiss, andere mit breiten Pflasterzähnen zum Zerkleinern von hartschaligen Mollusken und dergleichen mehr. Alle diese verschiedenen Anpassungsformen liegen nicht auf der Linie der grossen Evolutionsbahnen, die den Gesamtstamm durchziehen; es sind die stets wechselnden und einander vielfach wiederholenden Bilder, die sich auf der Basis der einzelnen stammesgeschichtlichen Stufen herausgestalten. Die Anpassungsentwicklung ist daher nicht das Mittel der eigentlichen Stammesentwicklung; sie ist der letzteren gewissermassen peripher, am Rande angefügt.

III. Über die Bauplan-Umgestaltungen

Wie geht nun der zentrale Vorgang der Stammesentwicklung, die Umformung der Baupläne vonstatten? Ich habe früher eine grosse Anzahl von einfach gelagerten und daher leicht überschaubaren Fällen aus dem Bereiche der fossilen Wirbellosen, Korallen, Cephalopoden, Echinodermen usw., analysiert und dabei festgestellt, dass während der ontogenetischen Entwicklung in frühjugendlichen Stadien eine durchgreifende Umstellung der bisherigen Entwicklungsrichtung stattfindet. Ein bestimmtes Gestaltungsprinzip, etwa die Sattelspaltung beim Ausbau der ammonitischen Lobenlinie, wird durch ein anderes, die Lobenspaltung, ersetzt. Es handelt sich dabei um grundsätzlich verschiedene Entfaltungswege, die nur so oder so verlaufen können, nicht aber durch allmähliche Umformungen ineinander überführbar sind.

Die abgewandelte Entwicklungsrichtung entsteht daher nicht durch Anbau neuer Stadien an die Reifeformen der Vorfahren, sondern durch eine radikale Umstellung der ontogenetischen Entwicklung auf ± frühen embryonalen oder infantilen Stadien. Die in eine neue Bahn gelenkte Ontogenese zeigt dann gewöhnlich weitere mit der Umstellung korrelativ verbundene Änderungen, die Unterdrückung gewisser Anlagen, die bei den Vorfahren eine weitere Ausgestaltung erfuhren, und dergleichen mehr. Es handelt sich also, kurz gesagt, um qualitative Umprägungen, die nicht wie ein quantitativer oder meristischer Formenwandel durch additive Vorgänge zustande kommen können.

Auch in diesen Fällen spielen Lücken der Überlieferung keine Rolle. Die Umwandlung vollzieht sich von einer Ontogenese zur anderen; verbindende Zwischenformen zwischen den alternativ verschiedenen Gestaltungsmodi sind gar

nicht denkmöglich. Wir würden sie auch dann nicht finden, wenn uns die Gesamtheit der einst vorhandenen Lebewesen zur Verfügung stünde. Das morphologische Bindeglied zwischen den Ahnen aus dem Rahmen des alten Bauplans und den Vertretern des neuen liegt in den noch nicht abgewandelten, rekapitulierenden Frühstadien der Ontogenese; etwaige Lücken der Überlieferung oder unserer Kenntnis bestehen allenfalls da, wo jene nicht zugänglich sind.

Eingehende Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Ontogenese und der Phylogenese der betreffenden Stämme haben mir gezeigt, dass Abänderungen der ontogenetischen Entwicklung gegenüber der der Vorfahren auf nahezu allen, früheren oder späteren Stadien stattfinden können und dass dementsprechend Umgestaltungen, also phylogenetische Effekte, recht verschiedenen Grades erzielt werden können. Das „Biogenetische Grundgesetz" HAECKELS, die abgekürzte ontogenetische Rekapitulation der Ahnengeschichte ist daher lediglich ein Grenzfall. Ihm stehen zahlreiche andere Fälle gegenüber, bei denen nur ein ± kurzer Abschnitt der Anfangsontogenese rekapitulatorischen Charakter hat, während die späteren Stadien mehr oder weniger durchgreifend abgewandelt sind.

Auf Grund zahlreicher von mir geprüften Beispiele habe ich den Eindruck gewonnen, dass alle durchgreifenden Bauplan-Umgestaltungen auf solchen frühontogenetischen Abänderungen beruhen. Die Entwicklungsphysiologie lehrt uns, dass den Embryonalstadien eine hohe Plastizität und Substituierbarkeit des geweblichen Materials eigen ist, dass ferner Eingriffe in frühontogenetische Entwicklungsstufen mancherlei regulatorische Abänderungen nach sich ziehen. F. BALTZER (1952, S. 297) folgert daraus, dass dementsprechend auch „bei evolutivem Geschehen eine grosse Plastizität und Kombinierbarkeit von Teilvorgängen angenommen werden kann". Die Eingliederung einer neuen Evolutionsrichtung als „Teilvorgang", die Integration des abgewandelten Merkmalkomplexes in die Ontogenese darf daher als zulässige Annahme gelten. Sobald nun jeweils in ontogenetischen Frühstadien der Bauplan umgestaltet worden ist, treten uns die eingangs beschriebenen phylogenetischen Bilder entgegen: ein rasches Aufblühen, vielfach verbunden mit einem mehr oder weniger totalen Aussterben der Entwicklungsreihen des vorausgehenden Organisationstypus, eine basale Aufspaltung in zahlreiche Unterstämme und damit die Schaffung einer unmittelbar an der Wurzel hervortretenden bedeutenden Formen-Mannigfaltigkeit.

* * *

Die beschriebenen Umstellungen der ontogenetischen Entwicklung sind, wie wir annehmen müssen, durch Mutationen verursacht. Sie greifen tief in den Bauplan der betreffenden Formen ein; ihre Effekte sind daher wesentlich grösser als die der gewöhnlichen Kleinmutationen, die etwa nur die Abwandlung eines ganz untergeordneten Rassenmerkmals bewirken. Ich habe daher für die stammesgeschichtlichen Umwandlungen höheren kategorialen Ranges „Grossmutationen" in Anspruch genommen. Was sie wirklich sind, ob sie sich grundsätzlich unterscheiden von den Kleinmutationen, mit denen der Genetiker es nahezu ausschliesslich zu tun hat, darüber steht mir als Paläontologen kein Urteil zu. Ich habe jedoch den Eindruck, dass man sie wenigstens begrifflich von den Kleinmutationen unterscheiden sollte, die sich lediglich in den Endstadien der Ontogenese in geringfügigen Abänderungen auswirken und keine nennenswerten Evolutionseffekte entfalten.

Der evolutorische Effekt der „Grossmutationen" lässt sich allerdings nur nachträglich aus dem erzielten Erfolg beurteilen. Die weitaus überwiegende Mehrzahl von ihnen wird letal sein und zu nicht lebensfähigen Monstrositäten führen.

Andere dagegen, bei denen, eventuell mit Hilfe von anschliessenden Kleinmutationen, der Einbau des neu gestalteten Merkmalgefüges gelingt, eröffnen der Evolution neue Wege und begründen phyletische Gruppen mehr oder weniger grossen Umfanges und hohen kategorialen Ranges.

Selbstverständlich soll damit nun nicht behauptet werden, dass ein gesamter ungeheuer komplizierter Bauplan, wie etwa der der Säugetiere, auf einen Schlag durch eine einzige Mutation geschaffen werde. Es müssen zahlreiche weitere Mutationen hinzukommen, die den Bauplan vervollständigen und ausbauen. Entscheidend aber ist der erste Schritt, der gleichsam das Umklappen in die neue Richtung bewirkt und der die Grenzlinie zwischen zwei Bauplänen beziehungsweise zwei verschiedenen Evolutionszyklen zieht. Dass dieser erste Schritt von grosser phyletischer Bedeutung ist, zeigt die explosive Entwicklung, die alsbald nach seinem Vollzuge einsetzt.

Ich bin also der Überzeugung, dass wir zur Deutung des realen phyletischen Geschehens, wie es uns durch die Fossilien aufgezeigt wird (und nicht einer unter Ausserachtlassung paläontologischer Befunde gebildeten Fiktion) ohne die Annahme einer Makroevolution und des Eingreifens von „Grossmutationen" nicht auskommen können. Und diese Makroevolution erfolgt – darin unterscheide ich mich weiterhin von den herkömmlichen Auffassungen – von Gattung zu Gattung, von Familie zu Familie usw., unmittelbar von einer Evolutionsstufe zur anderen gleichen kategorialen Ranges, nicht aber auf dem Wege über die Rassen und wechselnden Anpassungen, nicht durch fortgesetzte Merkmalsaddition.

Literatur

BALTZER, F. (1952): *Experimentelle Beiträge zur Frage der Homologie.* Experientia, *8* (Basel).

GOLDSCHMIDT, R. (1940): *The material basis of evolution.* (Yale Univ. Press, New Haven.)

MILLER, A. K. (1949): *The last surge of the nautiloid cephalopods.* Evolution, *3* (Lancaster, Pa.).

PARR, A. E. (1926): *Adaptiogenese und Phylogenese. Zur Analyse der Anpassungserscheinungen und ihrer Entstehung.* Abh. Theorie organ. Entwicklung, *1* (Berlin).

SCHINDEWOLF, O. H. (1936): *Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese.* (Borntraeger, Berlin.)

— (1945): *Darwinismus oder Typostrophismus?* Magyar. biol. Kut. Munk., *16* (Tihany).

— (1947): *Zum Fragenkreis der Fossilüberlieferung.* Forsch. u. Fortschr., *21–23* (Berlin).

— (1950a): *Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeitmessung. Organische Stammesentwicklung. Biologische Systematik.* (Schweizerbart, Stuttgart.)

— (1950b): *Der Zeitfaktor in Geologie und Paläontologie.* (Schweizerbart, Stuttgart.)

— (1953): *Evolution im Lichte der Paläontologie.* C. r. XIX. Congr. géol. int. Alger, z. Z. im Druck.

SEWERTZOFF, A. N. (1931): *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.* (Fischer, Jena.)

SIMPSON, G. G. (1947): *Tempo and mode in evolution.* Columbia biol. Ser., *15* (2. Aufl.) (Columbia Univ. Press, New York). – (1. Aufl.: 1944.)

— (1952): *Periodicity in vertebrate evolution.* J. Paleont., *26* (Tulsa, Okla.).