

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Solothurn
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Solothurn
Band: 27 (1977)

Artikel: Die Geschichte des Lebens auf der Erde
Autor: Kuhn-Schnyder, Emil
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-543283>

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: 08.02.2026

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

DIE GESCHICHTE DES LEBENS AUF DER ERDE

Von

EMIL KUHN-SCHNYDER

VORWORT

An der 150-Jahr-Feier der Naturforschenden Gesellschaft des Kantons Solothurn hatte der Unterzeichnete die Ehre, am 23. September 1973 den Festvortrag: «Die Evolution des Lebens auf der Erde», zu halten. Dem Wunsche von Herrn Dr. E. STUBER, Redaktor der Gesellschaft, den Vortrag in erweiterter Form zu drucken, kam ich gerne nach. Für sein Interesse an den Ergebnissen paläontologischer Forschung möchte ich ihm auch an dieser Stelle herzlich danken. Herzlichen Dank verdienen ferner Herr O. GARRAUX (Basel) für die Anfertigung der Abbildungsvorlagen, Herr H. LANZ, Präparator, für photographische Arbeiten sowie die Sekretärinnen Frau CL. MEYER-WUTHIER und Frau E. HÜNI-STÜSSY für die Reinschrift des Manuskriptes. Dank schulde ich ferner meinen Mitarbeitern, Prof. Dr. H. RIEBER und Dr. K. A. HÜNERMANN, für Mithilfe bei der Auswahl von Abbildungsvorlagen.

Das Thema, einen Überblick über «Die Geschichte des Lebens auf der Erde» zu geben, ist auch bei einer gedrängten Darstellung so groß, daß es sich wegen des zur Verfügung stehenden Raumes als notwendig erwies, eine Auswahl zu treffen. Nach einer Einführung in die Aufgaben und Ziele der Paläontologie und einem Kapitel über die Anfänge des Lebens auf der Erde, wollen wir uns dem Aufstieg der Wirbeltiere im Laufe der Erdgeschichte zuwenden. Dieses Vorgehen bietet sich deswegen an, weil man die Geschichte der Wirbeltiere mehr oder weniger vollständig überblicken kann. Zudem ist die Geschichte der Wirbeltiere auch unsere Geschichte. Der Mensch ist aus den Säugetieren emporgestiegen. Aber jetzt ist er etwas anderes, weit mehr als ein Säugetier. Mit den Füßen steht er auf der Erde, sein Haupt ragt jedoch in den Himmel. Er ist ein Wanderer zwischen zwei Welten.

Meride, Casa Corinna, im August 1975

EMIL KUHN-SCHNYDER*

* Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER, Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, CH-8006 Zürich, Künstlergasse 16.

INHALTSVERZEICHNIS

1. Aufgabe und Ziel der Paläontologie	9
2. Wandernde Kontinente	15
3. Die Anfänge des Lebens	20
4. Zur Evolution der Wirbellosen	36
5. Die niederen Wirbeltiere, die Cyclostomi und die Fische	38
6. Die Eroberung des Landes – die Amphibien	56
7. Die Entwicklung der Reptilien	66
8. Die Vögel, Herrscher des Luftmeeres	84
9. Ursprung und Entwicklung der Säugetiere	90
10. Die Evolution der Wirbeltiere	108
11. Die Herkunft des Menschen	110

1. Aufgabe und Ziel der Paläontologie

«J'ai essayé dans cet ouvrage de parcourir une route où l'on avoit encore hasardé que quelques pas, et de faire connoître un genre de monumens presque toujours négligé. Antiquaire d'une espèce nouvelle, il m'a fallu apprendre à déchiffrer et à restaurer ces monumens; à reconnoître et à rapprocher dans leur ordre primitif les fragmens épars dont ils se composent; à reconstruire les êtres antiques auxquels ces fragmens appartiennent; à les reproduire avec leurs proportions et leurs caractères; à les comparer enfin à ceux qui vivent aujourd' hui à la surface du globe; art presque inconnu.»

G. CUVIER, Discours préliminaire
(Ossemens fossiles, 1821).

Die Paläontologie ist die Wissenschaft vom Leben der Vorzeit. Ihr Ziel ist es, die Geschichte des Lebens auf der Erde mit Hilfe naturwissenschaftlicher Methoden zu rekonstruieren. Die Dokumente, die dafür benutzt werden, sind die Versteinerungen oder Fossilien. Es sind dies Überreste von Lebewesen und ihre Spuren. Da die Forschungsobjekte der Paläontologie von Organismen herrühren, ist sie ein Teilgebiet der Biologie. Die Fragestellungen der Biologie sind deshalb auch auf die Fossilien anzuwenden. Allerdings sind die Gewichte der verschiedenen Disziplinen, die angewandt werden können, anders verteilt als in der Botanik und Zoologie. Alle experimentellen Arbeitsgebiete sind dem Paläontologen verschlossen. Auf die Frage «warum?» kann er keine Antwort geben. Dagegen kann er feststellen, «wie» unsere heutige Pflanzen- und Tierwelt entstanden ist. Entscheidend ist deshalb sein Wort bei Fragen der zeitlichen Verbreitung (Chronologie) und der Stammesentwicklung (Phylogenie). Gegenwärtig wird ferner das Studium der Vorgänge des Sterbens, der Leichenveränderungen und eines allfälligen Begräbnisses fast nur von Paläontologen gefördert.

Wie die Erfahrung lehrt, ist ein Fossilwerden im Kreislauf der Natur die seltene Ausnahme. Denn nach dem Tode eines Lebewesens soll seine Leiche zerstört und in ihre anorganischen Bestandteile zerlegt werden, damit diese zum Aufbau neuen Lebens dienen können. Dazu kommt, daß im allgemeinen nur Hartteile der Lebewesen fossil erhaltungsfähig sind, also Knochen und Zähne von Wirbeltieren, Chitinpanzer von Gliederfüßern sowie Innenskelette und Gehäuse von Wirbellosen. Je enger die Beziehungen zwischen Skelett und Weichteilen sind, desto besser läßt sich die Organisation eines Tieres erschließen. Von fossilen skelettlosen Tieren wissen wir praktisch nichts. Sie umfassen mehr als zwei Fünftel aller Tierstämme. Über ihre Geschichte werden wir wohl auch in Zukunft nicht viel mehr erfahren. Hier stößt die Paläontologie an eine ihrer Grenzen.

Gegenüber der Botanik und Zoologie verfügt die Paläontologie jedoch über einen neuen Faktor, über die Zeit. Damit nähert sie sich der Geologie, der Wissenschaft vom Bau und der Geschichte der Erdkruste. Diese Beziehungen beschränken sich nicht nur auf die gleiche historische Betrachtungsweise. Die Paläontologie kann zeigen, daß im Laufe der Erdgeschichte eine Entwicklung der Lebewesen stattgefunden hat, die von nieder zu höher organisierten Lebewesen führte. Alle heute lebenden Pflanzen und Tiere sind das Ergebnis einer Evolution. Das trifft auch für den Menschen zu. Wir können unseren Körper, seinen Bau und seine Leistungen nur verstehen, wenn wir seine Geschichte kennen.

Wenn im Laufe der Erdgeschichte eine Entwicklung der Lebewesen stattgefunden hat, dann muß jede geologische Zeit ihre charakteristische Pflanzen- und Tierwelt besitzen. Das ist in der Tat der Fall. Deshalb ist es möglich, mit Hilfe von Fossilien eine relative Chronologie aufzustellen. Was für die Geschichte die Jahreszahlen sind, das sind für die Geologie die Fossilien. Biologie und Geologie miteinander verbindend, in beiden wurzelnd und beiden gebend, wird die Paläontologie zur Geschichte des Lebens (J. F. POMPECKJ, 1912). Für ein bestimmtes erdgeschichtliches Alter sind nicht alle, sondern nur gewisse Versteinerungen charakteristisch. Sie werden Leitfossilien genannt. Von ihnen verlangt man, daß sie möglichst weit verbreitet und kurzlebig sind. So wurden als klassische Eichmaße der Zeit die Trilobiten, Graptolithen, Brachiopoden, Ammoniten, Schnecken und Muscheln benützt. Heute werden neben weiteren Gruppen besonders auch Mikrofossilien (Foraminiferen, Ostracoden und Conodonten) als Leitfossilien herangezogen (Abb. 1). Ihre Zuverlässigkeit für die Altersbestimmung ist von eminenter Bedeutung für die Geologie. In jedem Tropfen Erdöl steckt Arbeit von Paläontologen. Bei der stratigraphischen Einstufung von Binnenablagerungen der Erdneuzeit hat es sich gezeigt, daß gewisse Säugetiere besonders zeitempfindlich sind.

Mit Hilfe der Leitfossilien ist es der Paläontologie gelungen, eine großartige Geschichte der Erde ohne Jahreszahlen aufzubauen. Es ist ein System von Zeiteinheiten, die jeweils durch die Lebensdauer bestimmter Arten fossiler Tiere und Pflanzen charakterisiert sind (Abb. 2). Dabei fehlen alle Kriterien, um die exakten Zeitbeträge der Lebensdauer und der Bildung der betreffenden Gesteine zu ermitteln. – Was wissen wir über absolute Jahreszahlen der Erdgeschichte?

Eine absolute Chronologie schien lange Zeit ein unerfüllbarer, kühner Traum bleiben zu müssen. Die große Wende kam mit der Entdeckung der radioaktiven Elemente. Da ihre Zerfallsgeschwindigkeit von äußeren Bedingungen unabhängig ist, kann man sie zur erdgeschichtlichen Zeitmessung benützen. Aus solchen Messungen geht hervor, daß das Alter der Erde auf etwa 4700 Millionen Jahre geschätzt werden kann. Die ältesten bisher bekannten Gesteine der Erdkruste sind etwa 3500 Millionen Jahre alt. Der Beginn des Kambriums, wo erstmals reiche fossilführende Schichten anzutreffen sind, liegt vor etwa 570 Millionen Jahren. Die Aeren des Erdaltertums, des Erdmittelalters und der Erdneuzeit mit ihren 570 Millionen Jahren umfassen also weniger als ein Fünftel der Zeitspanne, die seit der Bildung der Erdkruste bis heute verflossen ist. Die Zeitdauer der Erdgeschichte ist

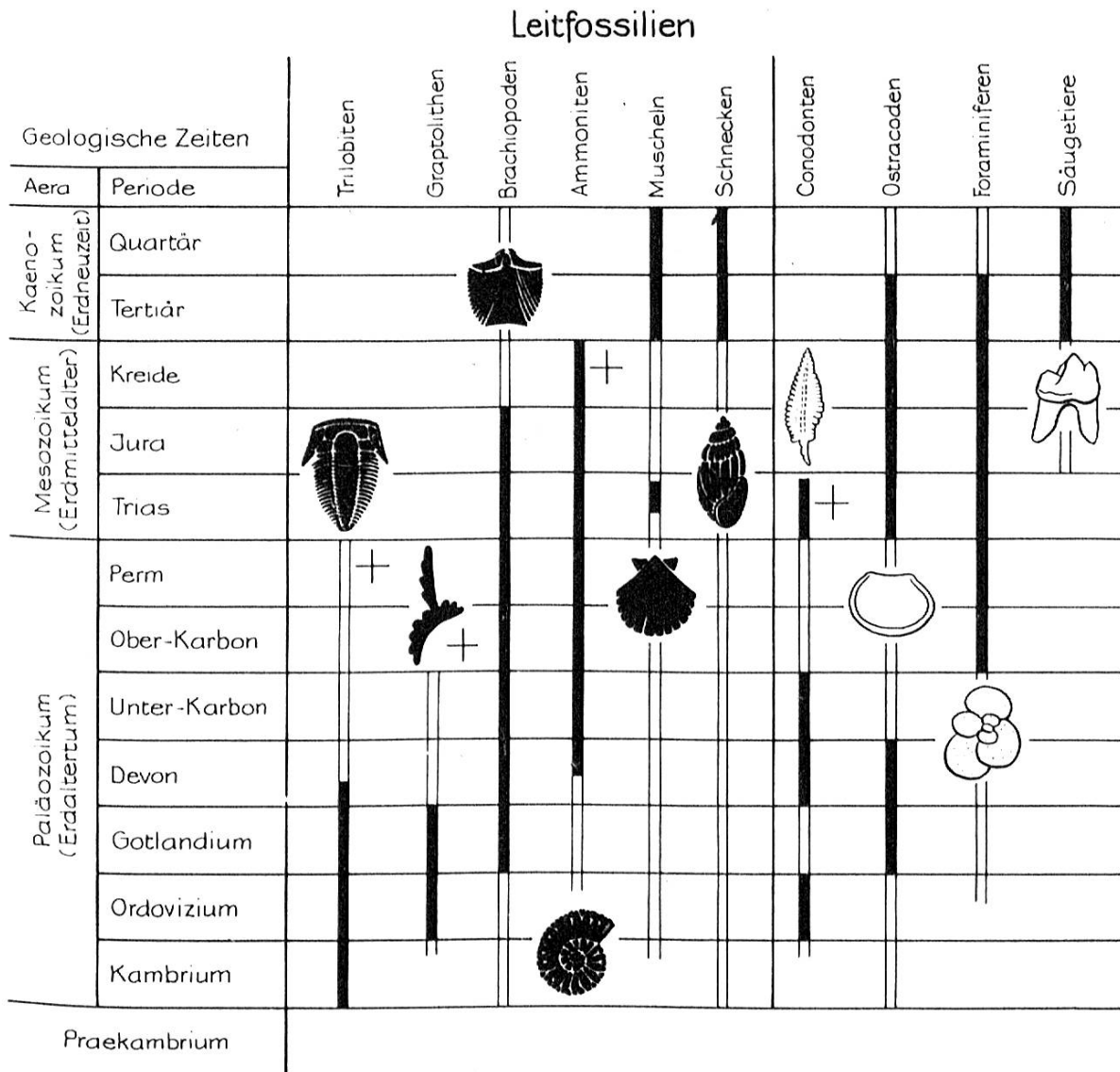


Abb. 1: Die Hauptgruppen der Leitfossilien. Die klassischen Leitfossilien, welche ursprünglich als Eichmaße der Zeit benützt wurden, sind schwarz getuscht. Die weißen Säulen stellen die zeitliche Verbreitung der Leitfossilien dar, die schwarzen Säulen die Zeitspanne, in der sie für die relative Chronologie verwendet werden.

ein Vielfaches länger, als noch zu Beginn unseres Jahrhunderts angenommen wurde. Umgekehrt schrumpft die Geschichte der Menschheit zu einem unerwartet kurzen Zeitabschnitt zusammen (Abb. 3).

Die Bedeutung absoluter Altersdatierungen für die Geologie kann nicht hoch genug eingeschätzt werden. Die stratigraphische Eingliederung von Eruptivgesteinen und praekambrischen Sedimenten war bisher eine Sisyphusarbeit. Heute ist eine gesicherte zeitliche Gliederung in vollem Gange. Die Physik hat auch der Paläontologie an entscheidender Stelle eine Brücke geschlagen. Die Dimensionen des Lebensstromes sind abgesteckt. Jedes Lebewesen, jeder von uns, hat in ihm seine bestimmten Koordinaten. Deshalb können Schlüsse über das Tempo stammesgeschichtlicher Wandlungen gezogen werden. Innerhalb ein und derselben Entwick-

Erdgeschichtliche Zeittafel

Millionen Jahre	Zeit- alter	Periode	Tierwelt	Pflanzenwelt
	Erdneuzeit	Quartär	Erscheinen des Menschen	
3				
	Erdneuzeit	Tertiär	Moderne Säugetiere Entfaltung der Säugetiere	
67				
	Erdmittelalter	Kreide	Aussterben der Dinosaurier, Flugechsen, Fischsaurier und Ammoniten	Erste Blütenpflanzen
137				
		Jura	Erste Vögel	
195				
	Erdmittelalter	Trias	Erste Säugetiere Erste Dinosaurier	
225				
	Erdaltertum	Perm	Aussterben der Trilobiten	
285				
		Karbon	Erste Reptilien	
		Devon	Erste Amphibien und Ammoniten	Erste Nacktsamer Erste Farne
405				
	Erdaltertum	Gotlandium (Silur)	Erste Fische	Erste Landpflanzen
440				
		Ordovizium	Erste kieferlose Wirbeltiere	
500				
	Erdaltertum	Kambrium	Marine Wirbellose	Marine Pflanzen
570				
		Praekambrium	Körperfossilien ausserordentlich selten	

Abb. 2: Erdgeschichtliche Zeittafel des Phanerozoikums (Erdaltertum, Palaeozoikum; Erdmittelalter, Mesozoikum; Kaenozoikum, Erdneuzeit).

Geologische Zeitrechnung

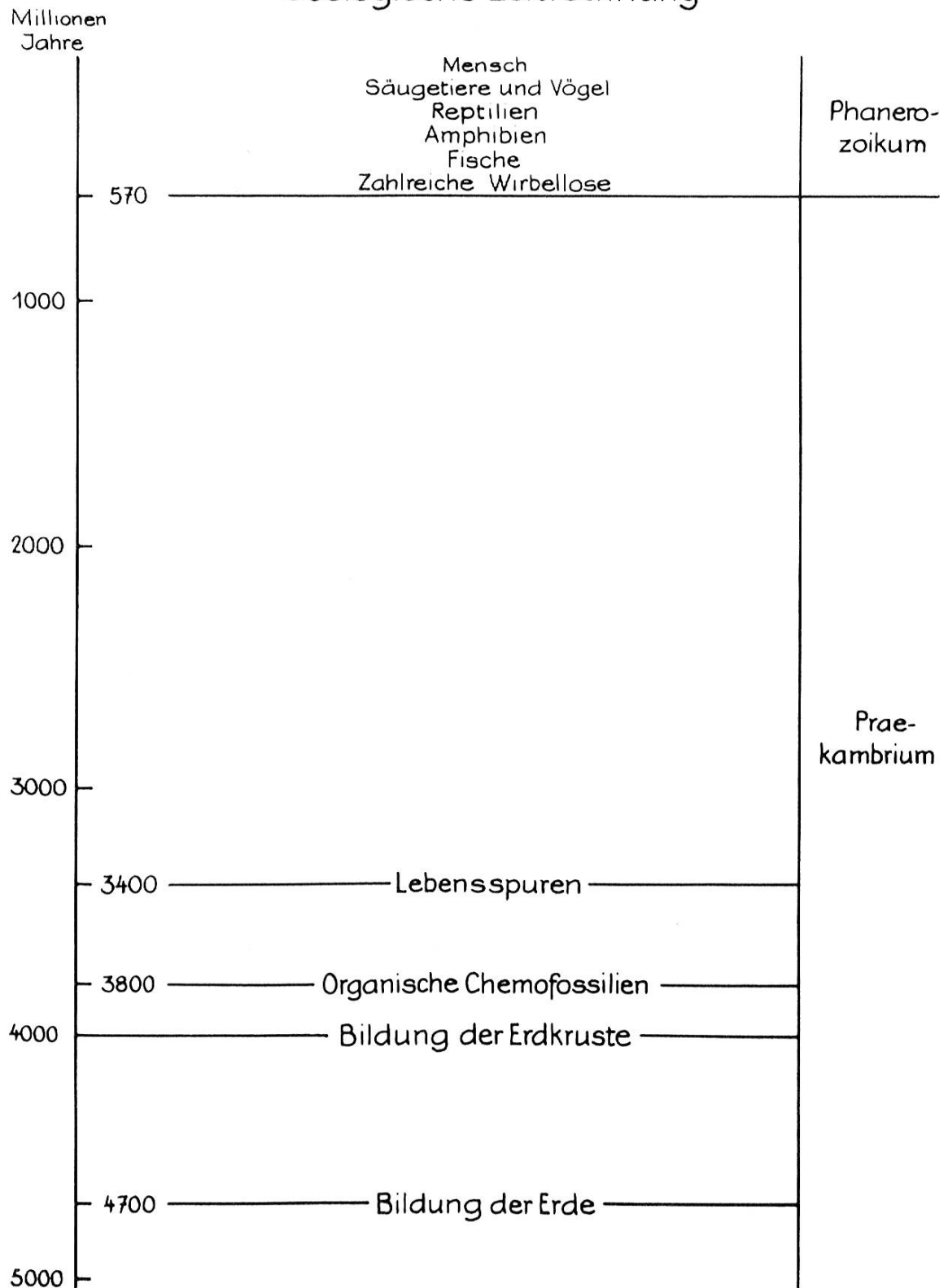


Abb. 3: Absolute Zeitrechnung der Erdgeschichte.

lungsreihe bleibt die Entwicklungsgeschwindigkeit pro Zeiteinheit keineswegs gleich. Beträchtliche Wandlungen vollziehen sich bisweilen in kurzen Zeitabschnitten, während geringfügige Änderungen oft eine lange Zeit beanspruchen. Von Bedeutung ist ferner, daß die bisher geprüften Daten nicht für eine zunehmende Entwicklungsbeschleunigung im Laufe der Erdgeschichte sprechen (G. G. SIMPSON, 1953).

Was zunächst die Existenzdauer von Gattungen und Arten betrifft, zeigen sich große Unterschiede. Wohl eine der längsten Lebensspannen kommt der Brachiopoden-Gattung *Lingula* zu, die vom Ordovizium bis heute rund 450 Millionen Jahre überdauert hat. Die Existenzdauer von Ammonitengattungen bewegt sich zwischen ein und drei Millionen Jahren. Bei Ammonitenarten ergeben sich Durchschnittswerte von 300000 Jahren bis zu einer Million. Gerade diese auffallende Kurzlebigkeit prädestiniert sie zu wertvollen Leitfossilien.

Die absoluten Zahlen der Erdgeschichte haben ferner angeregt, die Zahl der Arten, die je gelebt haben, zu veranschlagen. Gegenwärtig sind von den schätzungsweise 4,5 Millionen lebenden Pflanzen- und Tierarten erst 1,5 Millionen beschrieben, von fossilen Arten nur deren 130000. Mehr als 99% dieser fossilen Vertreter stammen aus dem Phanerozoikum, also aus den vergangenen letzten 570 Millionen Jahren. D. M. RAUP und ST. M. STANLEY (1971) schätzen die Zahl der Pflanzen- und Tierarten, die seit dem Kambrium gelebt haben, auf etwa eine Milliarde. V. GRANT (1963) rechnet mit 1,6 Milliarden Arten. Angesichts dieser Werte wird einem bewußt, wie groß die Lücken unserer Kenntnisse der fossilen Pflanzen- und Tierwelt noch sind. Zum Glück können viele Probleme der Stammesgeschichte auf der Ebene von Gattungen oder noch höherer systematischer Einheiten gelöst werden. Würde man gar versuchen, die Gesamtzahl der Individuen, die Biomasse, die die Erde bisher produziert hat, zu berechnen, käme man zu unvorstellbaren Werten.

Im vergangenen Jahrzehnt hat sich die Erkenntnis durchgesetzt, daß die Verbreitung der fossilen landlebenden Wirbeltiere in enger Wechselbeziehung mit der sich im Laufe der Erdgeschichte ändernden Lage der Kontinente steht. Im folgenden Kapitel sei kurz auf die Kontinentalverschiebung und ihre Folgen für die Tierwelt hingewiesen.

2. Wandernde Kontinente

“Africa forms the Key”
A. L. DU TOIT (1937)

In den Jahren nach dem Ersten Weltkrieg waren weite Gebiete der Erde paläontologisch noch unerschlossen. Im Verlauf der folgenden Jahrzehnte erlebte man ein rasches, geradezu explosives Aufblühen, ein Wachstum der Paläontologie in die Breite und in die Tiefe. Der Fortschritt hängt einerseits mit dem reichen Material zusammen, das auf Expeditionen in Asien, Südamerika, Afrika, der Arktis und Antarktis geborgen wurde. Andererseits wurden die Grabungs-, Konservierungs- und Präparationstechniken ständig verbessert und verfeinert.

Welche Erkenntnisse hat die Ausdehnung der Untersuchungen über Europa und Nordamerika hinaus gebracht? Als ich mich vor einem halben Jahrhundert dem Studium der Paläontologie widmete, galten Kontinente und Ozeane als unverrückbar feste Größen. Während der vergangenen Jahrtausende schienen sie sich nur im Detail verändert zu haben. Um die großen Übereinstimmungen von Pflanzen und Tieren verschiedener Kontinente zu erklären, nahm man zahlreiche Landbrücken an. Nur wenige lehnten diese Auffassung ab. Sie teilten die Ansicht ALFRED WEGENERS (1912), nach der die Kontinente ihre jetzige Lage im Laufe der Erdgeschichte durch langsame Drift-Bewegungen erreicht hätten. Als A. WEGENER 1930 auf dem grönländischen Inlandeis ein tragisches Ende fand, war es in Deutschland um die Verschiebungstheorie still geworden. Wie CH. DARWIN in TH. H. HUXLEY, fand A. WEGENER in ALEXANDER L. DU TOIT einen leidenschaftlichen Mitkämpfer. «Africa forms the Key», Afrika bildet den Schlüssel, steht als Motto auf der Titelseite seines Werkes: «Our Wandering Continents», das 1937 erschien. In Zürich vertrat 1928 RUDOLF STAUB die Ideen A. WEGENERS in abgewandelter Form. Die Mehrzahl der Geologen dagegen erblickten in A. WEGENERS kühner Theorie kein ernsthaftes Problem, ja sie sahen in ihr ein Hindernis für den geologischen Fortschritt. BAILY WILLIS verspottete sie noch 1944 als Märchen.

Die Situation änderte sich erst mit Beginn der sechziger Jahre. Entscheidende Bedeutung erlangten die Ergebnisse der Erforschung der Meeresböden und des Paläomagnetismus. Vor allem englische und amerikanische Geophysiker erweiterten das alte Konzept der Kontinentalwanderung zu der eleganten erdumfassenden Theorie der Plattentektonik.

Wie reagierte die Paläontologie? Lange zweifelte auch sie an einer Kontinentaldrift. Dann entdeckte PETER BARRETT 1968 einen fossilen Knochenrest in der Antarktis. Er wurde von EDWIN H. COLBERT als Teil des Unterkiefers eines labyrinthodonten Amphibiums bestimmt. CH. DARWIN bemerkte einmal, daß der Zufall nur zu gut vorbereiteten Geistern komme. E. H. COLBERT besaß diesen empfänglichen Geist. Als Fossilienjäger hatte er in der Trias von Indien und Südafrika gearbeitet. Der unscheinbare Wirbeltierrest genügte, um ihn zu verlocken, sich der

Expedition der Ohio State University in die Antarktis anzuschließen. E. H. COLBERT hoffte, dort noch wichtigere Funde zu machen. Am 4. Dezember 1969 barg er aus einem Ausbiß der untersten Trias, 300 Meilen vom Südpol entfernt, das Kieferfragment eines *Lystrosaurus*. Das war genau das Fossil, um dessentwillen E. H. COLBERT ausgezogen war. Funde von *Lystrosaurus* kannte man bisher aus der süd-afrikanischen Karroo, aus Indien und aus der chinesischen Provinz Sinkiang. *Lystrosaurus* ist ein Leitfossil für die unterste Trias (Abb. 4). Es ist ein kleines Reptil,

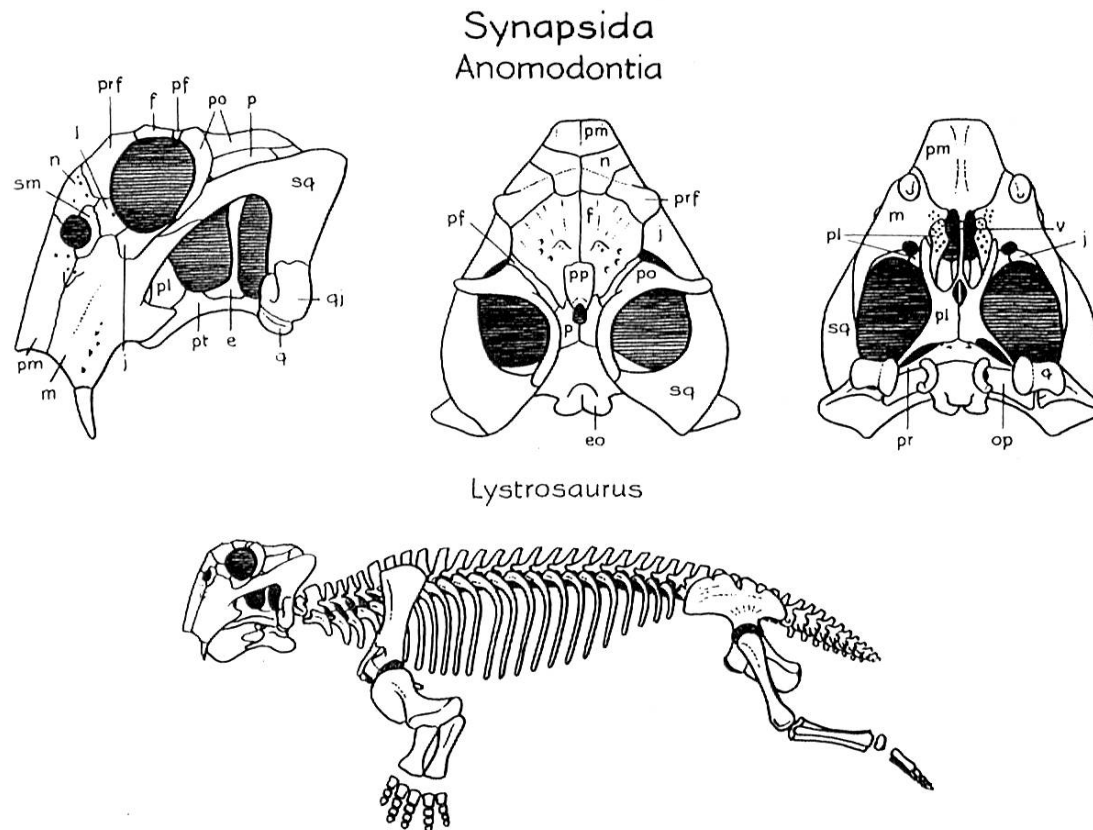


Abb. 4: *Lystrosaurus*, das wichtige Leitfossil der Unter-Trias des Gondwanalandes. Seiten-, Oben- und Unteransicht des Schädels.

e Epipterygoid	p Parietale	q Quadratum
eo Exoccipitale	pf Postfrontale	qj Quadratojugale
f Frontale	pl Palatinum	sm Septomaxillare
j Jugale	pm Praemaxillare	sq Squamosum
l Lacrimale	po Postorbitale	v Vomer
m Maxillare	pp Praeparietale	
n Nasale	prf Praefrontale	
op Opisthoticum	pt Pterygoid	

Rekonstruktion d. Skelettes.

das zu den herbivoren Dicynodontia gehört. Sein Gebiß ist bis auf ein Paar obere Eckzähne reduziert und wahrscheinlich durch Hornschnäbel ersetzt. Die nach oben gerichteten Augen- und Nasenöffnungen sprechen dafür, daß es seine Nahrung im Wasser suchte (Abb. 5). Etwa 90% aller Wirbeltierreste der untersten

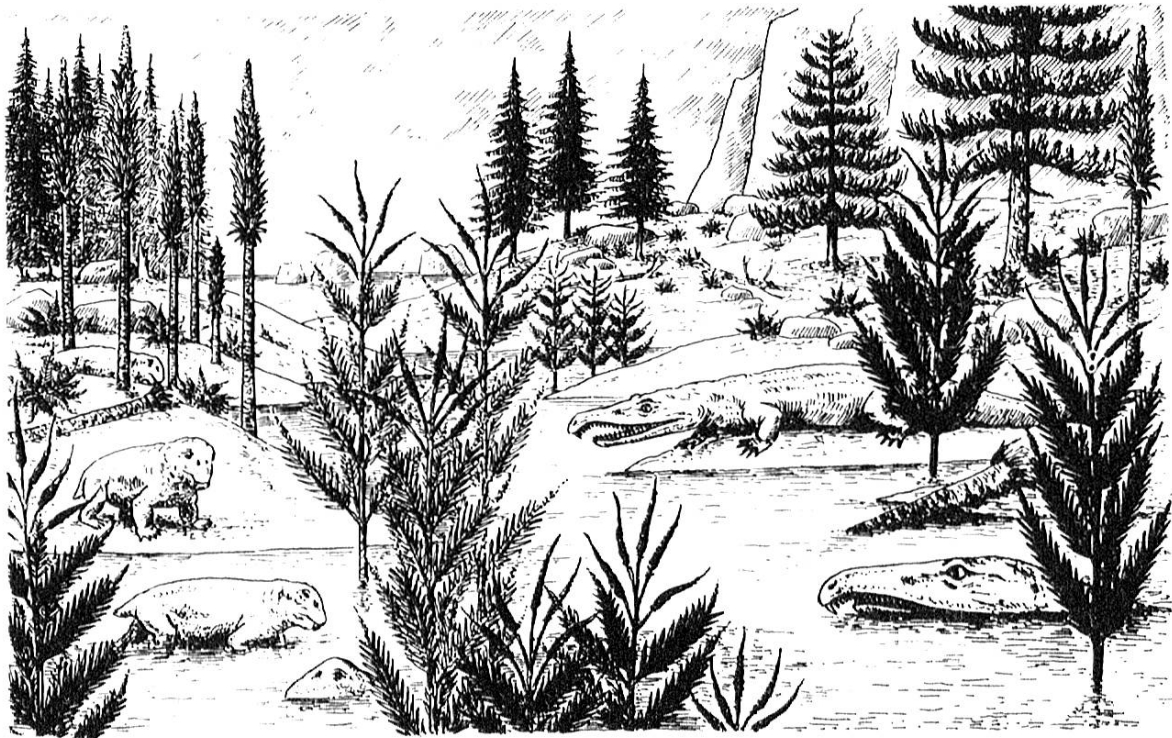


Abb. 5: Lebensbild zur Zeit der Unteren Trias, Gondwanaland. Lystrosaurier gehen ihrer Nahrung in Wasseransammlungen nach. Auf der rechten Bildhälfte zwei Individuen des gepanzerten Thecodontiers *Chasmatosaurus* (*Proterosuchus*).

Trias Südafrikas liefern *Lystrosaurus*-Funde. Damit zusammen kommen weitere Vertreter der Therapsiden vor, ferner Cotylosaurier, Prolacertilier und der frühe Archosaurier *Chasmatosaurus* sowie Labyrinthodonten. Auch in der Antarktis wurden 1970–1971 weitere Vertreter der *Lystrosaurus*-Fauna entdeckt. Die Verbreitung dieser Fauna in Südafrika, in der Antarktis, auf der indischen Halbinsel und im westlichen China sowie jüngere mesozoische Faunen sprechen dafür, daß die genannten Regionen miteinander so eng verbunden waren, daß ein Austausch landlebender Wirbeltiere möglich war (Abb. 6). Sie beweisen die Existenz eines Superkontinentes, Gondwanaland, der die Kontinente der Südhemisphäre und die Halbinsel Indien umfaßte. Entsprechend waren die nördlichen Kontinente als Laurasia miteinander vereinigt. Abb. 7 zeigt die bisher bekannten Beziehungen der Reptilienfaunen der Trias miteinander. Ein Faunenaustausch zwischen Gondwanaland und Laurasia war bis gegen Ende der Kreidezeit möglich. Zwar hatte bereits der Zerfall der Superkontinente eingesetzt und ihre Bruchstücke drifteten auseinander, um langsam ihre heutige Lage zu erreichen. Die Ansicht der Kontinentaldrift ist nicht mehr Theorie, sondern Tatsache. Die Einführung eines

absoluten Zeitmaßstabes sowie der Nachweis von Kontinentalverschiebungen gehören zu den wichtigsten Fortschritten der Geologie und Paläontologie unseres Jahrhunderts.

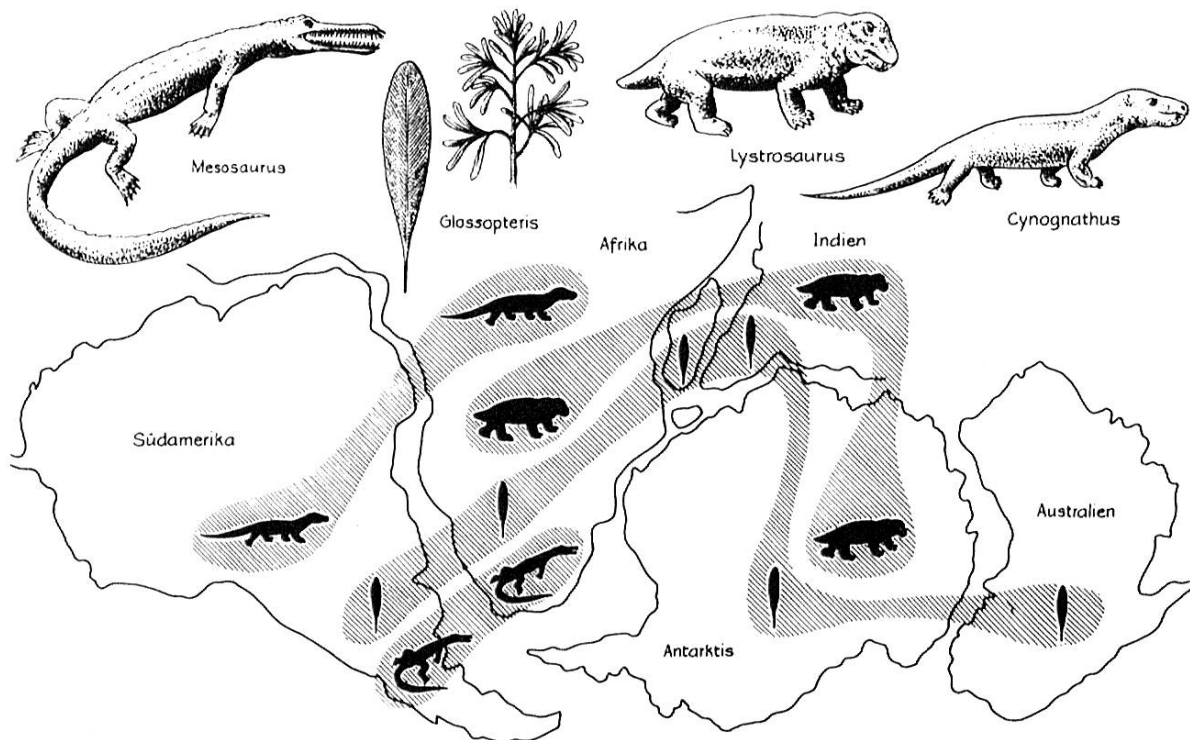


Abb. 6: Gondwanaland mit einigen fossilen Bindegliedern. *Mesosaurus*, ein permisches Reptil ist im südlichen Brasilien und in Südafrika nachgewiesen; *Glossopteris*, ein permisches Farngewächs war in allen Teilen des Gondwanalandes verbreitet; *Lystrosaurus* ist in der Unteren Trias in Südafrika, der Antarktis und auf der Halbinsel Indien entdeckt worden (ebenefalls im südöstlichen Asien); *Cynognathus*, ein «mammal-like reptile», kam über der *Lystrosaurus*-Zone in der Unteren Trias in Argentinien und Afrika vor. Nach E. H. COLBERT (1973).

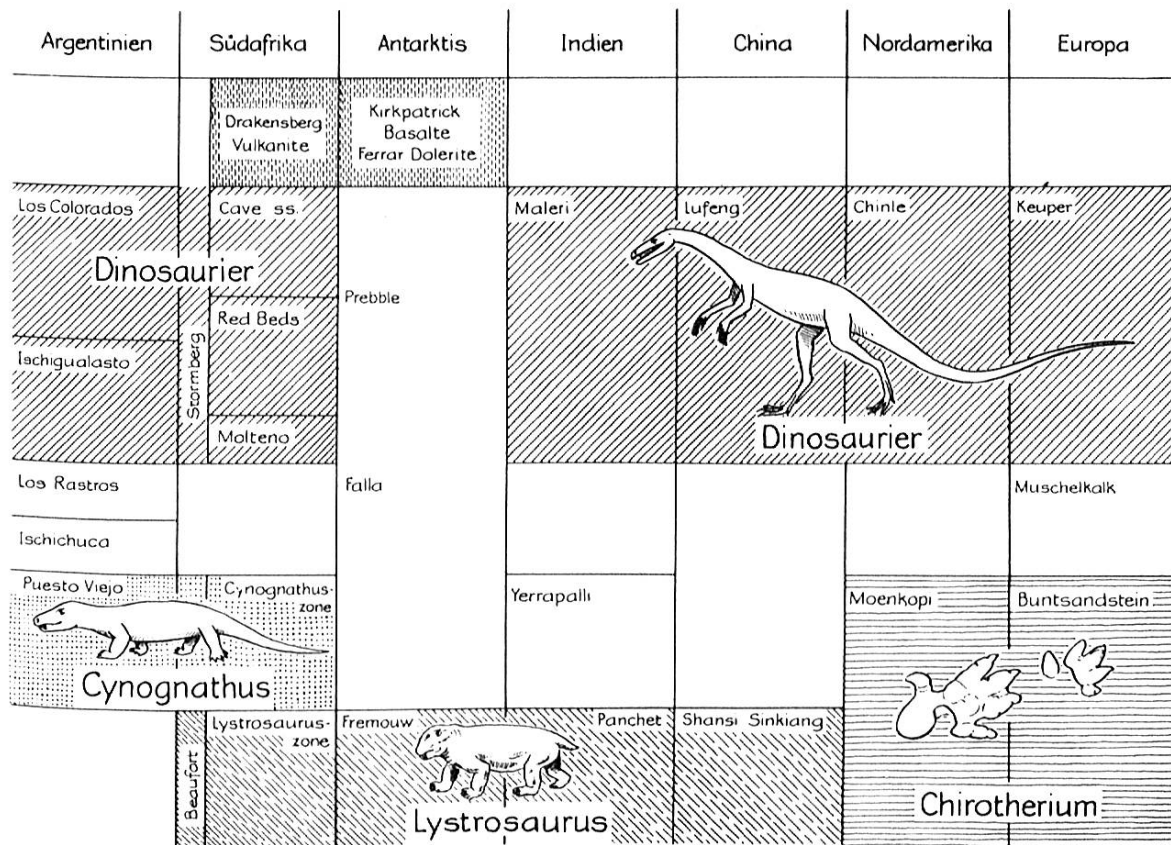


Abb. 7: Abfolge von terrestrischen Reptilienfaunen während der Trias. Der *Lystrosaurus*- und *Cynognathus*-Zone entsprechen in Nordamerika und Europa die sogenannten Chirotherienschnitten mit Fährten eines Archosauriers. Mit der Oberen Trias setzt eine auffällige Zunahme der Dinosaurier ein. Umgezeichnet nach E. H. COLBERT (1971).

3. Die Anfänge des Lebens

«..., denn der Geist erforscht alle Dinge, ...»

1. Korinther 2, 10.

Die Bedeutung der Evolution hängt von ihrer Tragweite ab, von zwei kritischen Punkten. Erstreckt sie sich auch auf den anorganischen Bereich, und führt sie von den Tieren zum Menschen? Von Anfang war klar, daß der Mensch keine Ausnahme im Strome des Lebens darstellt. Auch wir sind ein gewordener Teil der Natur. Dagegen nahm CH. DARWIN anfänglich stillschweigend an, daß Leben nicht aus lebloser Materie entstehen könne. Nach ihm wurde es ursprünglich durch den Schöpfer eingehaucht. Heute dagegen wird von vielen angenommen, daß einst Leben aus unbelebter Materie entstanden sei. Die Erzeugung von Leben im Laboratorium wird als grundsätzlich möglich angesehen. Einige glauben sogar, daß die Synthese lebender Substanz nahe bevorstehe.

Das Problem der Entstehung des Lebens hat die Menschheit seit Jahrhunderten beschäftigt. Neben der Erschaffung von Pflanzen und Tieren, wie sie im Alten Testament beschrieben wird, nahm man seit dem Altertum an, daß Tiere auch spontan entstehen könnten. Man glaubte, daß Lebewesen direkt durch Urzeugung aus Schlamm, Mist, Erde und anderen leblosen Dingen sich bilden würden. Im Mittelalter wurden Tiere auch von Baumfrüchten hergeleitet. Auf diesen Glauben ging zurück, daß Gänse- und Entenfleisch wegen ihrer «pflanzlichen» Herkunft als Fastenspeise zugelassen wurden (Abb. 8).

Im 19. Jahrhundert stritt man sich vor allem um die Frage, ob Keime durch Erhitzen abgetötet werden könnten. Die Meinungen darüber und die Interpretation der durchgeführten Experimente wollten nicht zur Ruhe kommen. Dies veranlaßte die Akademie der Wissenschaften zu Paris, einen Preis für die Lösung des Problems auszusetzen. Der Preis wurde 1864 von LOUIS PASTEUR (1822–1895) errungen. Auf Grund von Sterilisationsexperimenten widerlegte er die Auffassung einer spontanen Entstehung von Lebewesen. In einer triumphalen Vorlesung an der Sorbonne betonte er: «Nie wird sich die Lehre der Urzeugung von diesem tödlichen Schlag erholen, der ihr durch dieses einfache Experiment versetzt wurde». Die Frage einer Urzeugung schien damit für alle Zeiten gelöst zu sein. Wohl wies L. PASTEUR darauf hin, daß das Problem einer Selbstorganisation der Materie in vergangenen Zeiten noch offen sei. Die Biologen wandten sich jedoch anderen Aufgaben zu. Erst in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts wurde die Frage nach der Herkunft des Lebens wieder aktuell.

Denkmöglich sind vier Auffassungen über die Entstehung des Lebens:

1. Das Leben wurde in Form eines übernatürlichen Aktes erschaffen, eine Ansicht, die experimentell natürlich nicht zugänglich ist.
2. Das Leben auf der Erde ist außerirdischen Ursprungs. Diese Konzeption löst das Problem nicht, sondern verschiebt es bloß.



Abb. 8: Der Entenmuschelbaum, um 1600.

3. Das Leben entstand durch Zufall aus dem Unbelebten.
4. Das Leben ist ein langsamer Entwicklungsprozeß, zwangsläufig als Folge einer chemischen Evolution aus dem Unbelebten entstanden.

Zufall oder Notwendigkeit! Hier scheiden sich die Geister. Ist die Evolution etwas Unabänderliches, für alle Zeiten Gültiges oder wird sie vom Zufall beherrscht? Eine Stellungnahme hierzu hängt von der Weltanschauung des Forschers ab, weshalb Diskussionen darüber besonders heftig geführt werden.

Wege, die zur Klärung dieses Problems führen können, hat der Russe ALEXANDER I. OPARIN 1924 gezeigt. Es gilt, Evolutionsprozesse nicht unter den heutigen Bedingungen zu untersuchen, sondern unter solchen, die zu Beginn der Erdgeschichte existiert haben. Solche Bedingungen kann man im Laboratorium nach Angaben der Astronomen und Geochemiker herstellen. Daneben sind biochemi-

sche Untersuchungen an heute lebenden, vor allem an primitiven Lebewesen durchzuführen. Die Ergebnisse all dieser Untersuchungen müssen sodann mit den Resultaten der Paläontologen getestet werden, also mit den Aussagen von Fossilien, darunter auch solchen geochemischer Natur. An der Lösung der Frage nach der Entstehung und der frühesten Entwicklung des Lebens sind also Astronomen, Geo- und Biochemiker, Zytologen und Paläontologen beteiligt. Auf dem Wege zur Wahrheit stehen wir allerdings erst am Anfang. Es ist, als ob wir bisher nur die Spitze eines gewaltigen Eisberges kennen würden.

Bevor wir eine Übersicht über die möglichen Etappen der Biogenese, der Entstehung des Lebens, skizzieren, wollen wir zwei Fragen beantworten:

1. Was ist Leben?

2. Wie lassen sich die heutigen Lebewesen gliedern?

Was ist Leben? Wir müssen heute noch zugeben, daß diese allgemein gestellte Frage durch die Naturwissenschaft nicht mit einer einfachen Definition beantwortet werden kann. Wir müssen uns darauf beschränken, drei Schlüsselprozesse hervorzuheben. Ein Lebewesen zeichnet sich durch den Besitz eines Stoffwechsels, durch die Fähigkeiten der Vermehrung und der Evolution aus. Stoffwechsel ist die Summe aller chemischen Reaktionen in einem Organismus. Vermehrung oder Reproduktion ist die Bildung neuer Organismen unter Vererbung der Eigenarten der Eltern auf ihre Nachkommen. Das entscheidende Phänomen der Evolution ist die Mutation, eine Änderung der genetischen Information, die neue Erbmerkmale liefert. Die Mechanismen dieser Schlüsselprozesse sind von molekularer Größenordnung.

Wie lassen sich die heutigen Lebewesen gliedern? Die rezenten Organismen zeigen einen Stufenbau (Abb. 9, 10):

a) *Prokaryota*: Organismen ohne Zellkern, doch mit Kernaquivalenten. Dazu werden gerechnet:

1. *Bakterien*, meist heterotroph, d. h. sie bedürfen organischer Nährstoffe. Überwiegend einzellig, winzig klein (Größenordnung 1 μ , 1 Mikron = 1/1000 mm).
2. *Blualgen*, mit Chlorophyll und dem blauen Farbstoff Phykozyan. Sie sind überwiegend einzellig, gelegentlich Zellfäden bildend. Sie leben autotroph, ihre Nahrung entnehmen sie unmittelbar dem Sonnenlicht, können jedoch auch organische Stoffe aufnehmen. Manche Arten scheiden Kalkkrusten aus. Höher organisiert sind die

b) *Eukaryota*: Organismen mit echten Zellkernen. Sie umfassen die Reiche der Protisten, der Pflanzen, der Pilze und der Tiere (Abb. 11). An der Wurzel der Eukaryoten stehen die Protisten, in der Regel Einzeller, gelegentlich Kolonien bildend. Unter ihnen kommen sowohl autotrophe Pflanzen, als auch heterotrophe Tiere vor. Die Pilze werden heute als eigenes Reich zusammengefaßt. Ihre Zellen enthalten oft mehrere Kerne. Die Ernährung erfolgt durch Absorption von Nährstoffen. Die Pflanzen besitzen Zellen mit einer Zellwand und ernähren sich überwiegend mit Hilfe der Photosynthese. In der Regel sind sie unbeweglich. Die Vertreter des Tierreiches besitzen Zellen ohne Zellwand. Die Verdauung erfolgt überwiegend in einem internen Kanal.

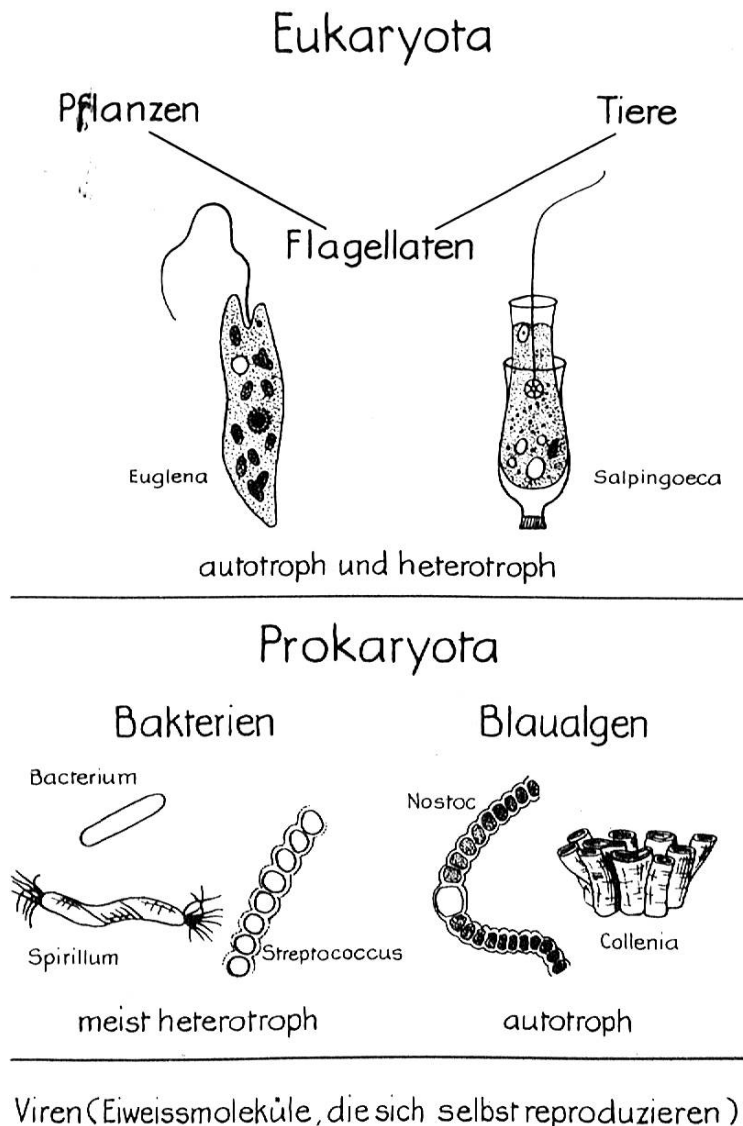


Abb. 9: Prokaryota und Eukaryota.

Unter den ältesten Vertretern des Lebens sind also Prokaryoten, Bakterien und Blaualgen, zu erwarten. Als einfachste Organismen wurden lange Zeit die *Viren* angesehen (Abb. 12). Genauere Untersuchungen ergaben, daß sie keine vollständigen Organismen darstellen. Es sind subzelluläre Gebilde aus einer Nukleinsäure in einer Hülle, die zu Kristallen zusammentreten können. Nach dem Eindringen in eine lebende Zelle benützen sie deren Stoffwechselmaschinerie für ihre eigene Vermehrung. Es kommen ihnen also gewisse Merkmale des Lebens zu: Vermehrung und Erbwandel. Sie setzen jedoch Wirtszellen voraus. Ihr Ursprung kann deshalb kaum an der Wurzel des Lebens gesucht werden. Sie könnten von intrazellulären Parasiten abstammen oder Teile von Genen könnten sich verselbständigen haben. Die Heterogenität der Viren spricht dafür, daß sie keinen gemeinsamen Ursprung haben. Ihr Studium hat wesentlich zum Verständnis der molekularen Grundvorgänge bei der Vererbung und beim Erbwandel beigetragen.

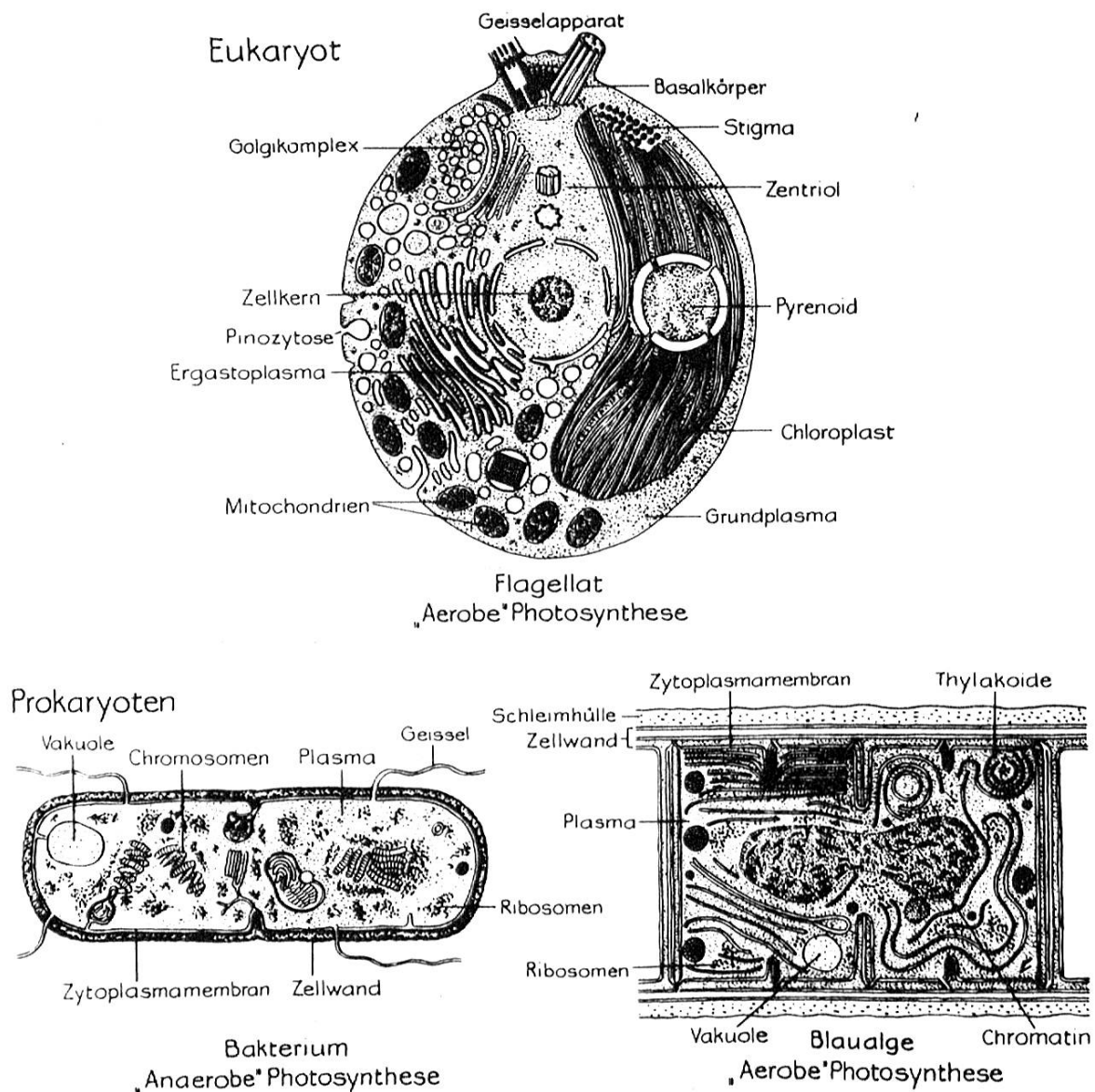


Abb. 10: Auch die einfachsten Organismen zeigen bereits eine hochkomplizierte Struktur, wie sie mit Hilfe des Elektronenmikroskopes enthüllt werden kann.

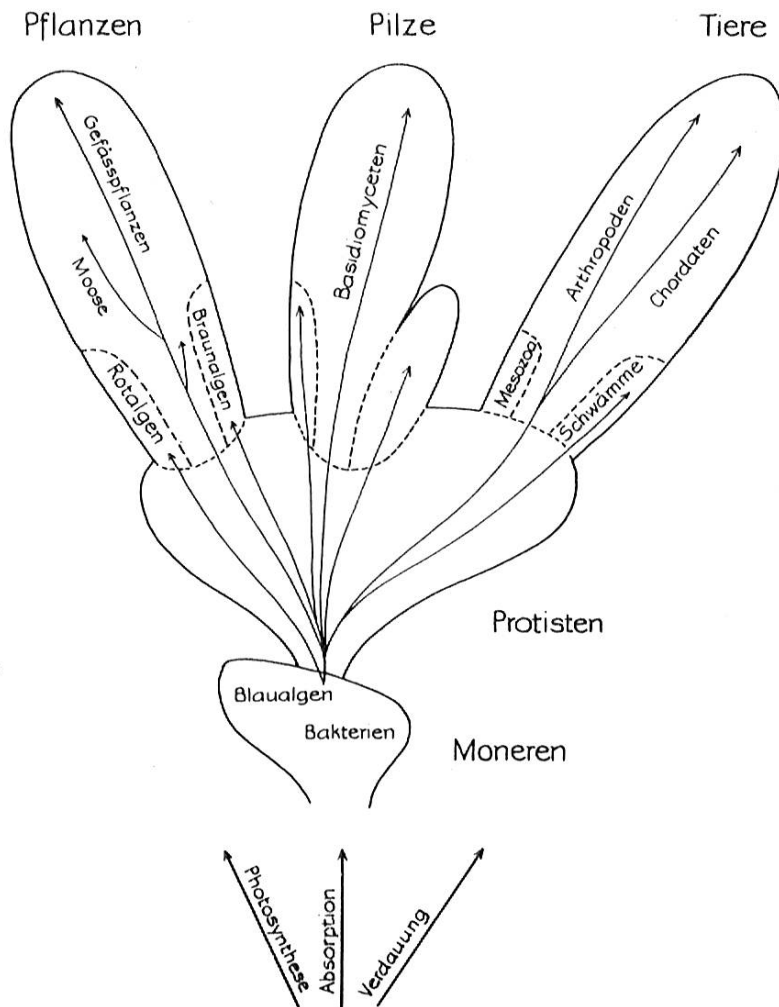


Abb. 11: Die verschiedenen Reiche der Organismen.
Umgezeichnet nach R. H. WHITTAKER (1969).

Bakterienzelle und Viren

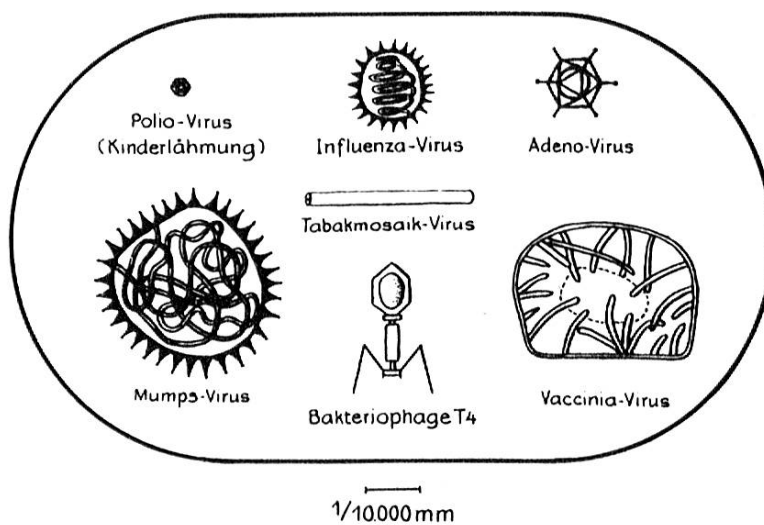


Abb. 12: Größe und Schema der Organisation einiger Viruspartikel verglichen mit einer Bakterienzelle. Abgeändert nach R. W. KAPLAN (1972).

Gegenwärtig ist in der Natur eine Urzeugung ausgeschlossen. Folglich geschah die Biogenese unter anderen Bedingungen, als sie jetzt auf der Erde herrschen. Zur Zeit wird von den Chemikern mit folgenden Entwicklungsschritten gerechnet (Abb. 13):

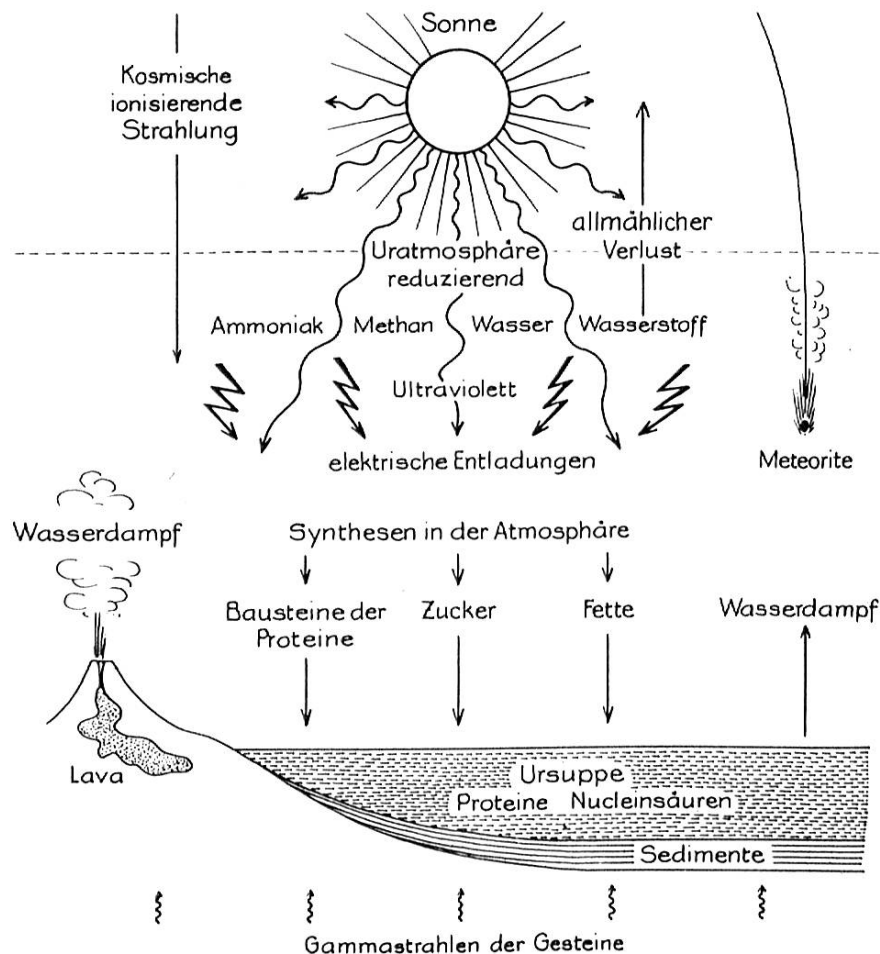


Abb. 13: Vereinfachtes Schema der chemischen Evolution. Nach R. W. KAPLAN (1972).

1. Ausbildung des periodischen Systems mit ca. 90 stabilen und einigen instabilen Elementen.
2. Infolge der anfänglich hohen Temperaturen kommt es zur Bildung einer großen Zahl anorganischer Verbindungen.
3. Mit der zunehmenden Abkühlung und der Ausbildung einer Erdkruste kommt die Stunde des Kohlenstoffs. Die Uratmosphäre war reduzierend. Sie enthielt Stickstoff, Wasserstoff, Ammoniak, Methan, Blausäure und Wasserdampf; freier Sauerstoff fehlte. Unter dem Einfluß der Sonnenstrahlung und elektrischer Entladungen bei Gewittern entstanden Kohlenstoffverbindungen. Diese Annahme ist experimentell nachprüfbar. Aus dem angeführten Gasgemisch können im Laboratorium mit Hilfe von Ultraviolett-Licht und von elektrischen Entladungen u. a. Aminosäuren (Bausteinmoleküle der Proteine), Zucker sowie Purin- und Pyrimidin-Basen synthetisiert werden.

4. Damit sind die Voraussetzungen für die Bildung hochmolekularer organischer Verbindungen gegeben. Es können Makromoleküle, Proteine und Nukleinsäuren synthetisiert werden. Proteine sind Katalysatoren; Nukleinsäuren können Informationen tragen. Makromoleküle, Proteine und Nukleinsäuren könnten sich organisieren und sich reproduzieren. So stellt man sich die Entstehung primitiver Lebewesen, der Eobionten vor, die ohne freien Sauerstoff lebten. Es ist jedoch noch nicht geglückt, sie im Laboratorium darzustellen. Ja, es wäre eine Anmaßung zu sagen: Wir stehen kurz vor einem sensationellen Durchbruch.
5. Mit der Erwerbung von Chlorophyll und der dadurch möglichen Photosynthese wurde eine weitere höhere Entwicklungsstufe erreicht. Da bei der Assimilation Sauerstoff freigesetzt wird, änderte sich die Atmosphäre langsam. Sie enthielt in zunehmendem Maße freien Sauerstoff. Nun konnten Lebewesen entstehen, die ihre Energie durch Atmung gewannen. Zugleich erfolgte die Bildung einer Ozonschicht in der Höhe, die das ultraviolette Licht der Sonne absorbierte.
6. Der folgende entscheidende Schritt war die Ausbildung eines Zellkerns, die Bildung der Eukaryotenzelle. Gegenüber den Prokaryoten ist diese viel stärker differenziert. Sie besitzt nicht nur einen «echten» Zellkern. Von den weiteren Neuerwerbungen erwähne ich nur die Mitochondrien, Orte der Energieproduktion durch Atmung, ferner Chloroplasten oder Plastiden bei den Pflanzen. Die Geißeln oder Flagellen unterscheiden sich von denjenigen der Bakterien. Es sind Organelle, die von den Protisten bis zum Menschen einheitlich gebaut sind. Sie besitzen neun Außen- sowie zwei zentrale Fibrillen. Mitochondrien, Chloroplasten und Flagellen sind plötzlich da. Diese drei Organelle entstehen nur aus ihresgleichen und sind durch Membranen von Protoplasma der Zelle abgegrenzt. Dies und weitere Merkmale lassen vermuten, daß die Eukaryotenzelle aus einer Vereinigung von Prokaryotenzellen entstand. Ein größerer Prokaryot mag kleinere Prokaryotenzellen als Symbionten aufgenommen haben. Bakterien lieferten Mitochondrien, Blaualgen, Plastiden und Verwandte der Spirochaeten differenzierten sich zur Geißel und zum Centriol (L. MARGULIS, 1970). Nach einer anderen Auffassung sind die Organelle der Eukaryotenzelle zell-eigene Produkte, die aus einer Art endogener Zellteilung hervorgegangen sein sollen (H. D. PFLUG, 1974). Eine neue Theorie über den Ursprung der Eukaryotenzelle stammt von T. CAVALIER-SMITH (1975). Er nimmt an, daß es bei wandlosen Blaualgen durch Phagozytose zur Bildung aller charakteristischen Organelle der Eukaryoten und deren Eigenheiten (Mitose, Meiose, Geschlecht) gekommen sei.
7. Erst zuletzt entwickelten sich die Tiere als sekundär heterotrophe Formen unter aeroben Verhältnissen.

Was kann die Paläontologie über die Anfänge des Lebens beitragen? Fossile Belege, die tief ins Präkambrium zurückreichen, müssen im Bereich der alten Schilde gesucht werden. Solche alten Schichtgesteine (Sedimente) finden sich auf der nördlichen Hemisphäre in Kanada, Fenno-Skandinavien und Asien, auf der südlichen Halbkugel in Brasilien, Südafrika und Australien (Abb. 14). Die bisherige Ernte ist

Die alten Schilde der Erde

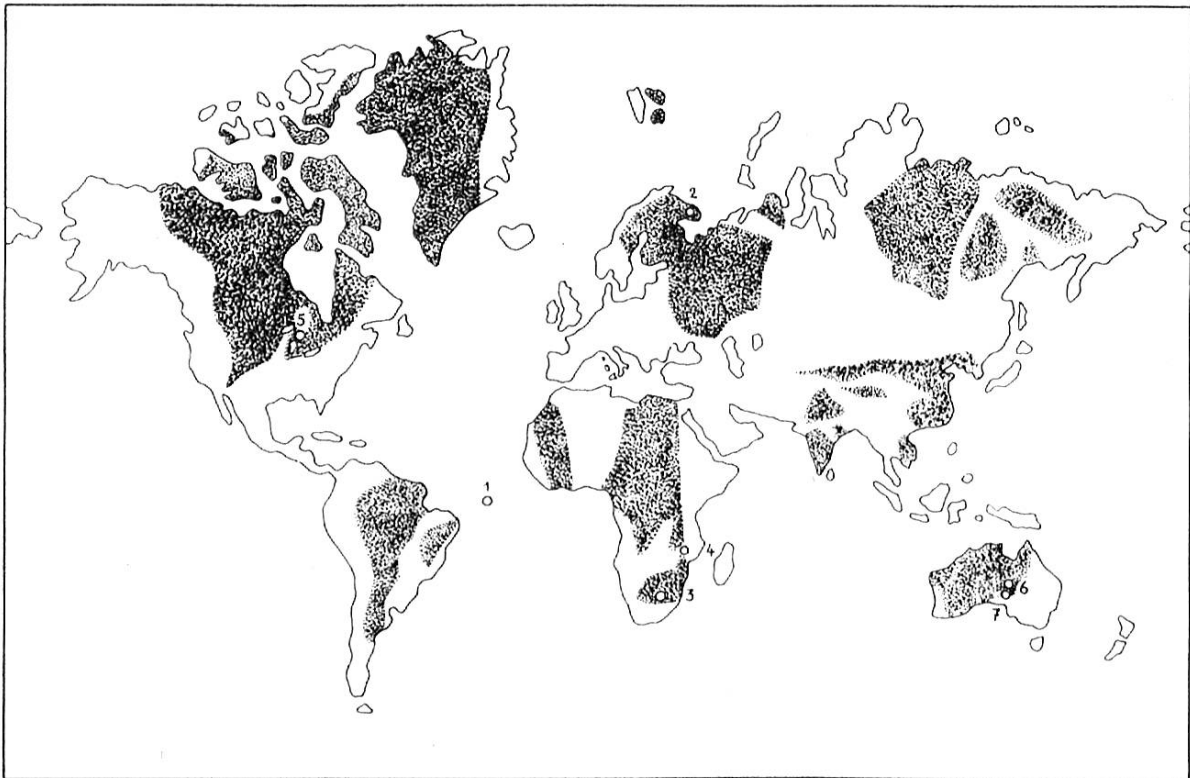


Abb. 14: Die alten Schilde der Erde sind punktiert hervorgehoben.

1. St. Peter und Paul Rocks, 4500 Mio. Jahre;
2. Kola-Halbinsel, 3500 Mio. Jahre;
3. Swaziland System (Onverwacht- und Fig-Tree-Serien) 3000-3400 Mio. Jahre;
4. Bulawayo, Süd-Rhodesien, 2700 Mio. Jahre;
5. Gunflint-Serien, Ontario, 1900 Mio. Jahre;
6. Bitter Springs Formation, 1000 Mio. Jahre;
7. Ediacara Fauna, 600-1000 Mio. Jahre.

trotz größter Anstrengungen noch klein, jedoch höchst aufschlußreich. Es handelt sich vor allem um Spuren, die als Mikrofossilien gedeutet werden, ferner um Strukturen organischer Herkunft (Chemofossilien) und um Makrofossilien aus dem jüngsten Praekambrium. Eine der Hauptschwierigkeiten solcher Untersuchungen ist es, zu vermeiden, nachträglichen Verunreinigungen zum Opfer zu fallen. Notwendig sind eine sorgfältige Bergung der Proben und die Anwendung komplizierter Methoden im Laboratorium. Es werden dabei Dünnschliffe von Gesteinen unter dem Fluoreszenz-Mikroskop auf organische Stoffe geprüft.

Die ältesten Lebensspuren wurden bisher in Südafrika entdeckt. Geophysiker von Johannesburg konnten die «Swaziland-Serie», eine Gesteinsfolge im östlichen Transvaal und Swaziland, radiometrisch datieren. Sie kamen dabei auf das erstaunliche Alter von bis zu 3400 Millionen Jahren. Was noch bemerkenswerter ist, ist, daß in dieser Gesteinsfolge, den Onverwacht-Serien, Ton- und Hornschiefer vor-

kommen, die von späteren Gebirgsbildungen nicht betroffen wurden, in denen Fossilien nachzuweisen sind. Diese haben die Gestalt fädiger Scheiden oder kugelliger Hüllen. In ihren Wänden sind noch Kohlenwasserstoffe nachweisbar, Reste des ursprünglichen organischen Baumaterials. Die Funde erinnern an die heute noch lebenden Blaualgen. Da Blaualgen zur Photosynthese befähigt sind, läßt sich dies auch für die uralten Vertreter annehmen.

Etwa 10000 m über den Onverwacht-Serien folgen diejenigen der Fig-Tree-Formation. In kohligen Hornsteinen und Tonschiefern finden sich hier kugelige, fädige und stäbchenartige Strukturen. Sie werden als Reste von Blaualgen und Bakterien gedeutet. Ihr Alter wird auf etwa 3000 Millionen Jahre geschätzt (Abb. 15).

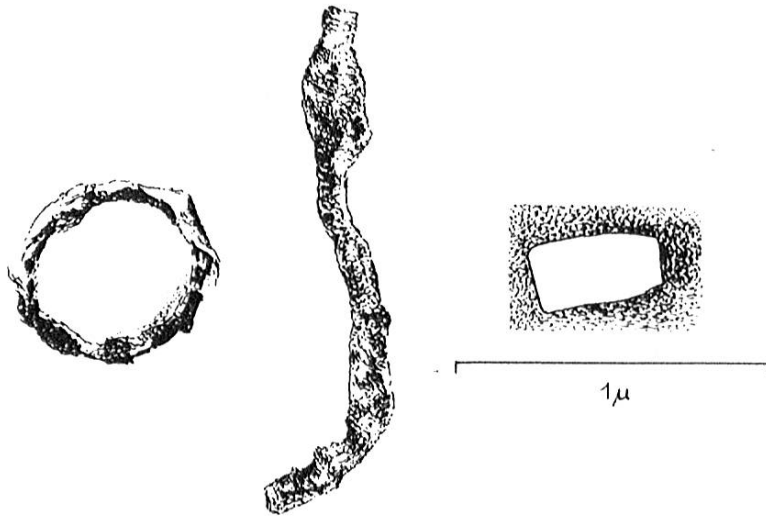


Abb. 15: Wahrscheinliche Mikrofossilien aus den Fig-Tree-Serien.
Links: globulare und filamentöse Strukturen. Nach H. D. PFLUG (1967).
Rechts: Bacterium. Nach E. S. BARGHOORN & J. W. SCHOPF (1966).

Sichere Mikroben-Reste lieferte die 1900 Millionen Jahre alte Gunflint-Formation von Ontario (Kanada). Es handelt sich um Hornsteine, die durch kohlige, organische Stoffe schwarz gefärbt sind. Nachgewiesen sind Einzeller, isoliert und in Klumpen, Zellfäden und noch kompliziertere Gebilde (Abb. 16). Manche Zellfäden erinnern an rezente Oszillatorien, eine hochentwickelte Gruppe von Blaualgen. Daneben finden sich Stäbchen, die Bakterien sein könnten. Besonders interessant sind stern- und schirmartige Zellverbände. Die schirmartige Mikrobe (*Kakabekia*) entspricht vielleicht einem heutigen Lebewesen, das erst kürzlich von englischen Mikrobiologen entdeckt wurde. Es wächst auf Nährböden mit Pepton und Glukose in einer Ammoniak-Atmosphäre.

Besondere Bedeutung hat in den letzten Jahren die Bitter-Springs-Formation in Zentralaustralien gewonnen. Ihr Alter wird auf 1000 Millionen Jahre geschätzt. Die Erhaltung ihrer reichen Mikroflora ist so gut, daß in einzelnen Fällen innere

Strukturen der Zellen erkennbar sind, die als Reste des Zellkerns gedeutet werden. Es muß sich also um eukaryotische Zellen handeln. Einzelne Funde können ferner so angeordnet werden, daß sie als Phasen mitotischer Zellteilung interpretiert werden können (Abb. 17).

Leben kann sich auch in Form biogener Strukturen, als sogenannte «Algenriffe» oder Stromatoliten zu erkennen geben (Abb. 18). Es sind dies große, meist in Lagen angeordnete Kalkgebilde, die eine mikroskopische Lamellenstruktur besitzen. Man nimmt an, daß sie wie ihre heutigen Vertreter durch Algen und Bakterien aufgebaut wurden. Die bisher ältesten bekannten Stromatoliten sind aus dem 2700 Millionen Jahre alten Bulawayo-Dolomit in Süd-Rhodesien beschrieben worden. Schon damals muß es also im Flachwasser eine recht üppige Vegetation photosynthetisierender prokaryotischer Mikroorganismen gegeben haben. «Wurmfährt» kennt man aus Quarziten Zentral-Australiens, deren Alter mit 1500 Millionen Jahren angegeben wird.

Auf ein weiteres interessantes Forschungsgebiet sei nur hingewiesen. Viele chemische Verbindungen werden in der Natur nur von Lebewesen gebildet. Es ist

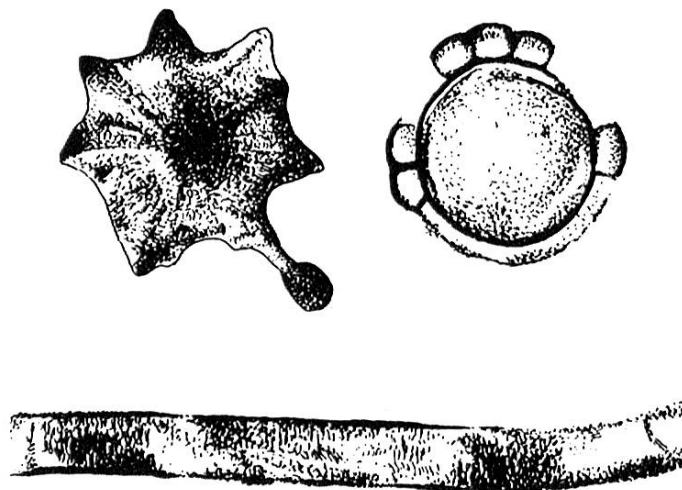


Abb. 16: Mikroorganismen, Gunflint Chert, Ontario, Kanada. Nach E. S. BARGHOORN & TYLER, S. A. (1965).

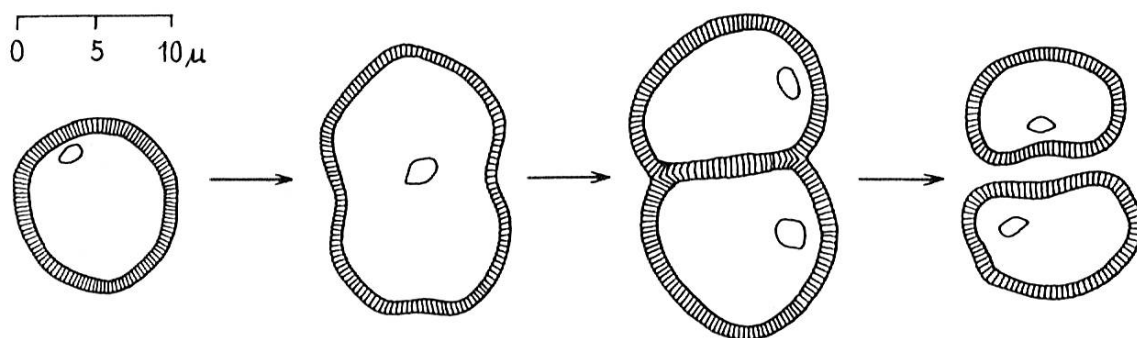
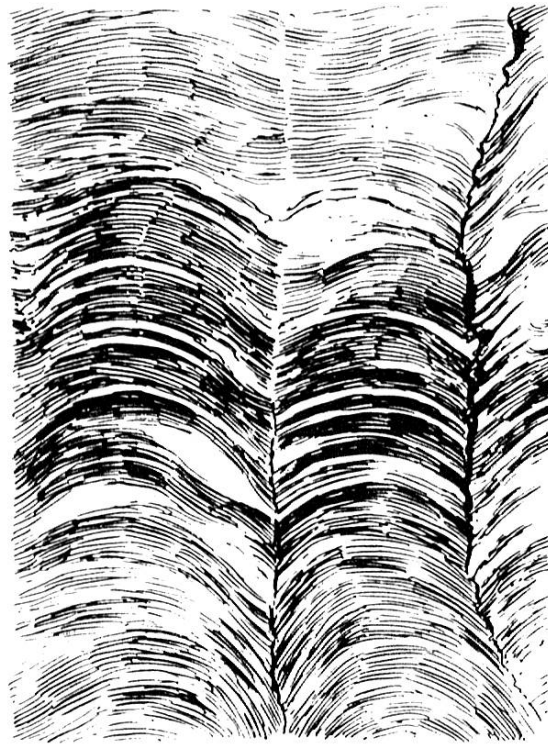


Abb. 17: Mikrofossilien der Bitter-Springs-Formation. Mögliche Stadien der Zellteilung. Nach J. W. SCHOPF (1968).



0 1 2 cm

Abb. 18: Stromatoliten. Oben: rezente Stromatoliten, Shark Bay, Western Australia.
Nach D. M. RAUP & St. M. STANLEY (1971). Unten: Struktur der Stromatoliten.

deshalb naheliegend, in praekambrischen Gesteinen nach solchen Molekülarchitekturen zu suchen. Eine wichtige Rolle spielt dabei das Sporopollenin. Es ist jene widerstandsfähige chemische Substanz, welche die Hüllen von Sporen und Pollen aufbaut. Sporopollenin-Derivate sind bereits in den Onverwacht-Serien nachgewiesen worden.

Im jüngsten Praekambrium des Ediacara-Gebirges sind 1947 in Süd-Australien zahlreiche Abdrücke vielzelliger Tiere entdeckt worden. M. F. GLAESSNER sammelte dort über 1400 Fossilien. Es handelt sich um Tiere ohne Schale und ohne Skelett. Mehr als die Hälfte stellt M. F. GLAESSNER zu den Medusoiden, dazu kommen Anneliden sowie Vertreter unbekannter Formenkreise (Abb. 19). Direkt über den fossilführenden Ediacara-Schichten setzt ein Sandstein mit Bohrgängen von Würmern ein, die zur Basis des Kambriums gerechnet wird.

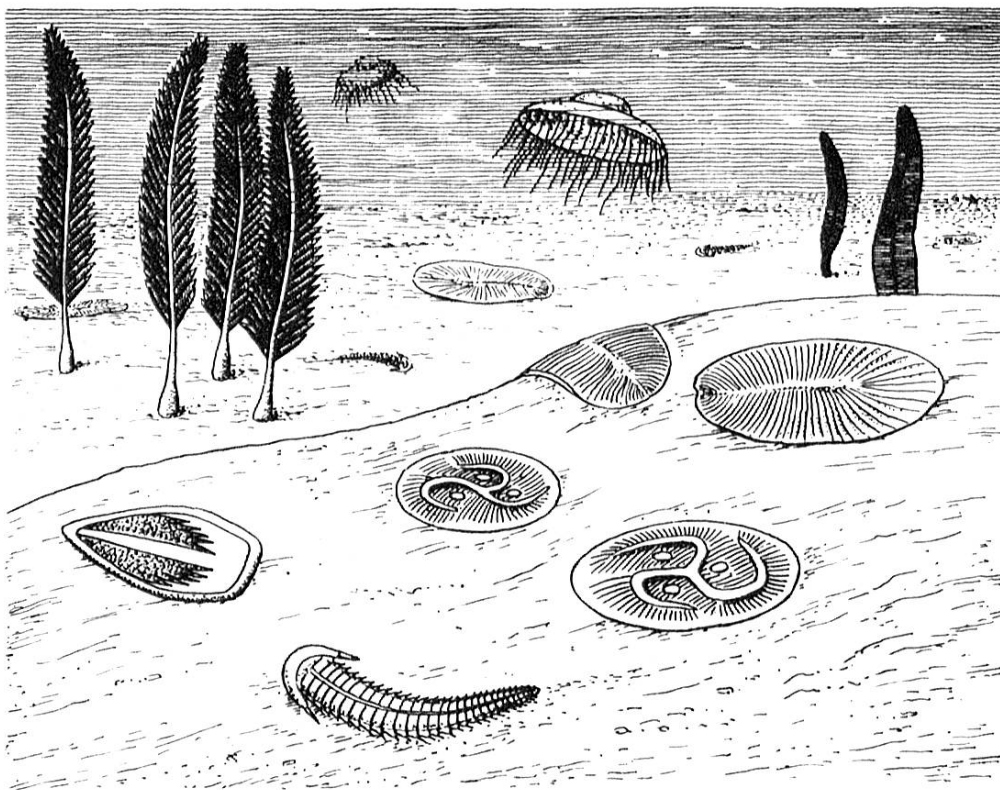


Abb. 19: Lebensbild aus dem Praekambrium von Ediacara, Südastralien. Es handelt sich ausschließlich um harteillose Organismen. Nach M. F. GLAESSNER sind es medusenähnliche, wurmartige Lebewesen, Seefedern und unbekannte Typen von Wirbellosen.

Zu diesen Funden aus Ediacara sind neuerdings solche aus aller Welt, darunter besonders gut erhaltene Stücke aus Südwestafrika, gekommen. Neue Erkenntnisse über diese frühen Metazoen verdankt man vor allem HANS D. PFLUG in Gießen. Die neuen Funde scheinen jedoch eher dazu angetan, das Rätsel der Evolution höherer Lebewesen zu vergrößern. Nur wenige Fossilfunde ließen sich bekannten Tiergruppen zuweisen. Manche sind völlig undurchschaubar, wieder andere werden sehr verschieden gedeutet. Für Formen, die heute nicht mehr vertre-

ten sind, schuf H. D. PFLUG den neuen Tierstamm Petalonamae. Er faßt ihre Vertreter als Spezial-Entwicklungen einer Trichter-Kolonie auf. Ein bezeichnendes Merkmal ist das fiedrigsteifig gegliederte Relief der äußeren Körperfläche. – Eine Übersicht über die Verbreitung praekambrischer Fossilien zeigt Abb. 20.

Verbreitung von Fossilien im Praekambrium						
Stratigraphie	Millionen Jahre	organische Chemofossilien	Prokaryoten	Stromatoliten	Eukaryoten	Megafossilien
Phanerozoikum Praekambrium	— 570 —					
	— 1000 —					Ediacara (Australien)
	— 2000 —				Australien Canada	
	— 3000 —					
	— 4000 —		Onverwacht (Süd-Afrika)	Bulawayo (Rhodesien)		
	4700					

Abb. 20: Verbreitung von Fossilien im Praekambrium.

Mit Beginn des Kambriums vor etwa 570 Millionen Jahren tritt plötzlich ein erstaunlicher Fossilreichtum auf (Abb. 21). Aus dem Unter-Kambrium sind nachgewiesen: Protozoen, Schwämme, Coelenteraten, Brachiopoden, Anneliden, Mollusken, Arthropoden mit Trilobiten, Krebse und Cheliceraten sowie Echinodermen. Abgesehen von den Würmern verdanken sie ihre Erhaltung dem Besitze eines Skelettes. Neben den Protozoen sind praktisch alle Stämme der Wirbellosen vertreten. Es fehlen nur die Wirbeltiere.

Im Kambrium tritt uns das Leben plötzlich mit hochkomplexen Organisationen entgegen. Vergessen wir bei dieser Feststellung nicht, welche Wunder jedes Lebewesen offenbart. Jeder Trilobit zum Beispiel bestand aus Milliarden von Zellen, die sich in ein Ganzes einordneten. Jede Zelle hatte darin jene Gestalt angenommen, die ihrem besonderen Auftrag in der Zellgemeinschaft entsprach. Es mögen mechanische Aufgaben, chemische Fabrikation, Gas- oder Stofftransport, Strahlenabsorption oder sonst etwas gewesen sein. Mehr noch, jede Zelle tat dies in einer Weise, als hätte sie die genauen lokalen Bedingungen ihres Ortes gekannt, auf den ihr Los gefallen war. Es ist, als ob ein immanentes Prinzip jeder einzelnen Zelle die Kenntnis für die Ausführung eines Planes inspiriert hätte. Es ist unheimlich, wie zielstrebig jede Zelle eines Lebewesens arbeitet.

Die Explosion der Fossilfunde mit Beginn des Kambriums hängt mit der Fähigkeit der Lebewesen zusammen, Skelette zu bilden, die fossil erhaltungsfähig sind. Seit den Tagen von CH. DARWIN hat man sich vergeblich bemüht, eine Erklärung für diesen plötzlichen Wandel zu finden. Alle Annahmen einer raschen Änderung

Wirbellose des Kambriums.

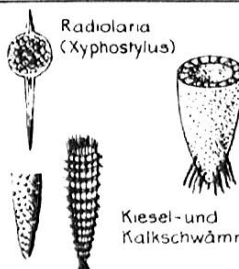

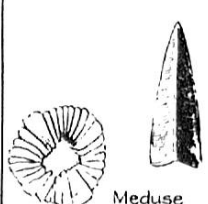



















Unterkambrium	Mittelkambrium	Oberkambrium	UNTERREICH Stamm
 <p>Radiolaria (Xyphostylus)</p> <p>Kiesel- und Kalkschwämme</p>	<p>Archaeocyatha</p>		PROTOZOA
 <p>Dipleurozoa</p>	 <p>Scyphozoa Conulata</p>	 <p>Hydrozoa Stromatoporoidea</p>	METAZOA Archaeocyatha
 <p>Lingulida</p> <p>Orthida</p>	 <p>Meduse</p>		Porifera
<p>Brachiopoda</p>	<p>Amiskwia</p>		Cnidaria
 <p>Monoplacophora</p>	 <p>Canadia</p>		Tentaculata
 <p>? Cephalopoda (Volborthella)</p>	 <p>Lamellibranchiata</p>	 <p>Scolecodonten</p>	Chaetognatha
	<p>Onychophora</p>	 <p>Archaeo- gastropoda</p>	<div> <div> Annelida </div> </div>
 <p>Merostomata</p>	 <p>Merostomoidea</p>	 <p>Cephalopoda</p>	Mollusca
 <p>Trilobita</p>	 <p>Pseudo- notostraca</p>		Protarthropoda
	 <p>Marrellomorpha</p>		<div> <div> Chelicerata </div> </div>
 <p>Lepidocystoidea</p>	<p>Crustacea Phyllocarida</p>		Arthropoda
 <p>Edrioasteroidea</p>	 <p>Eocrinoidea</p>		Trilobito- morpha
	 <p>Homostelea</p>		Mandibulata
			Echinodermata

Abb. 21: Wirbellose des Kambriums. Zusammenstellung von H. RIEBER.

des Milieus, des Fehlens oder der Metamorphose fossilführender Sedimente erscheinen unwahrscheinlich (G. G. SIMPSON, 1960). Was hinter dieser Zäsur steckt, ist noch völlig rätselhaft.

Die paläontologischen Befunde werfen noch weitere Probleme auf. Es gibt Tatsachen, die nicht in das Bild über die Entstehung des Lebens passen, wie es von den Biochemikern und Chemikern entworfen wurde. Sind doch schon vor 3400 Millionen Jahren blualgenartige Organismen vertreten. Da sie zur Photosynthese fähig waren, lieferten sie bereits freien Sauerstoff. Da damit gerechnet wird, daß die Erdkruste vor 4000 Millionen Jahren eine Temperatur von über 600° Celsius besaß, stehen für die Entstehung hochentwickelter Prokaryoten weniger als 600 Millionen Jahre zur Verfügung. Merkwürdig ist ferner, daß bisher keine Reste der von den Chemikern postulierten «Ursuppe» gefunden wurden. Dagegen konnte aus Sedimenten, deren Alter auf etwa 3700 Millionen Jahre geschätzt wurde, Sporopollenin nachgewiesen werden. Sporopollenin kennt man bisher nur aus Hüllen pflanzlicher Sporen und Pollen, also aus Eukaryoten-Zellen. Sollte Sporopollenin ausschließlich biogener Herkunft sein, müßte man mit einer außerirdischen Herkunft des Lebens rechnen. Diese Ansicht wird zum Beispiel von J. BROOKS und G. SHAW (1973) vertreten. Muß man dann Prokaryoten und Viren als Abkömmlinge von Eukaryoten betrachten?

Greifbare Stoffproben aus dem Weltenraum sind die auf die Erde fallenden Meteorite. In diesem Zusammenhang interessieren besonders die relativ seltenen kohligen Chondriten. Sie enthalten bis zu 5% einer bröckeligen, kohlig-schwarzen Substanz. Neben einer Reihe organischer Verbindungen, deren abiotische Entstehung wahrscheinlich ist, wurde auch Sporopollenin nachgewiesen. Die Möglichkeit einer abiotischen Bildung dieser Substanz ist gegenwärtig leider noch ungenügend erforscht.

Die Ansicht, daß Leben zwangsläufig dort entsteht, wo die Bedingungen der Umwelt und der Zeit erfüllt sind, hat in den letzten Jahren zu einem neuen Forschungsgebiet, der Exobiologie, geführt. Man hat berechnet, daß unter den 100 000 Millionen Sternen unseres Milchstraßensystems (Galaxis) etwa 10–100 Millionen Körper zu erwarten sind, die Leben ermöglichen könnten. Die möglichen «Lebewesen» sind jedoch so weit entfernt, daß wir mit Hilfe von Signalen und von Raumsonden kaum mit ihnen in Verbindung treten können. Zudem ist es fraglich, ob sich auf anderen Sternen das Leben wie auf der Erde entwickelt.

4. Zur Evolution der Wirbellosen

“Evolution is too often represented as a history of success and progress; it is also one of failure and extinction.”

E. S. GOODRICH

Wie wir im vorigen Kapitel vernommen haben, sind praktisch alle Stämme der Wirbellosen im Kambrium vertreten. Einzelne Linien sind dabei im Laufe der Erdgeschichte ausgestorben. Von jenen Lebewesen, deren Körper ausnahmsweise fossil erhalten bleibt, erfahren wir nichts. Nach G. G. SIMPSON (1960) sind mehr als zwei Fünftel der Stämme und mehr als die Hälfte aller Klassen fossil nicht oder nur sporadisch vertreten. Von Interesse ist, daß mit einer einzigen Ausnahme alle bisher gefundenen Fossilgruppen in das System der rezenten Tiere eingereiht werden können. Bei dieser Ausnahme handelt es sich um die Conodonten. Es sind sehr kleine zahnartige Gebilde, deren Chemismus mit demjenigen der Hartteile der Wirbeltiere identisch ist. Ihre stratigraphische Verbreitung reicht vom Kambrium bis in die Trias. Als Leitfossilien spielen sie eine wichtige Rolle (Abb. 1).

Es wäre verlockend, auf die Evolution aller tierischen Stämme einzutreten. Doch müssen wir uns aus Raumgründen darauf beschränken, den Aufstieg der Wirbeltiere im Laufe der Erdgeschichte zu verfolgen. Sind sie es doch, die von den Fischen bis zum Menschen führen. Wir begnügen uns deshalb mit einer graphischen Darstellung jener Wirbellosen, deren Geschichte durch Fossilfunde belegt ist (Abb. 22).

Die Wiege des Lebens war das Meer. Eine Reihe von Klassen ist dem Meeresleben treu geblieben, wie z. B. die Brachiopoden und Cephalopoden. Vom Meere her wurde offenbar sehr bald das Süßwasser besiedelt. Der Weg führte meist über Brackwasser in Lagunen und Flußmündungen. Vom Meer und Süßwasser her begann im Gotlandium die Eroberung des Landes. Die Organisation der Arthropoden oder Gliederfüßler war für ein Leben auf dem Lande prädestiniert. Ihr Chitinpanzer war auf das beste geeignet, vor einer Austrocknung zu schützen. Der Strand mit einer Fülle angeschwemmter organischer Meeresprodukte bot einen gedeckten Tisch. Relativ moderne Arthropoden (Milben, Spinnen, Fluginsekten?) aus dem mittleren Devon sprechen für eine lange vorherige Entwicklung an Land. Bereits zur Zeit des Karbons überraschen Spinnentiere und Insekten durch ihre Vielfalt. Beachtenswert sind die ausgestorbenen Urflügler (Palaeodictopteren mit einer Flügelspannweite von 30 cm, *Meganeura* sogar mit einer solchen von 75 cm). Die Entfaltung der höheren Insekten – Käfer, Schmetterlinge und Fliegen – erfolgte erst später. Unter den Mollusken ist es einzig die Klasse der Schnecken, von denen mehrere Linien erfolgreich das Land besiedelten. Den Rückweg vom Land oder Süßwasser ins Meer haben verhältnismäßig nur wenige Wirbellose gefunden.

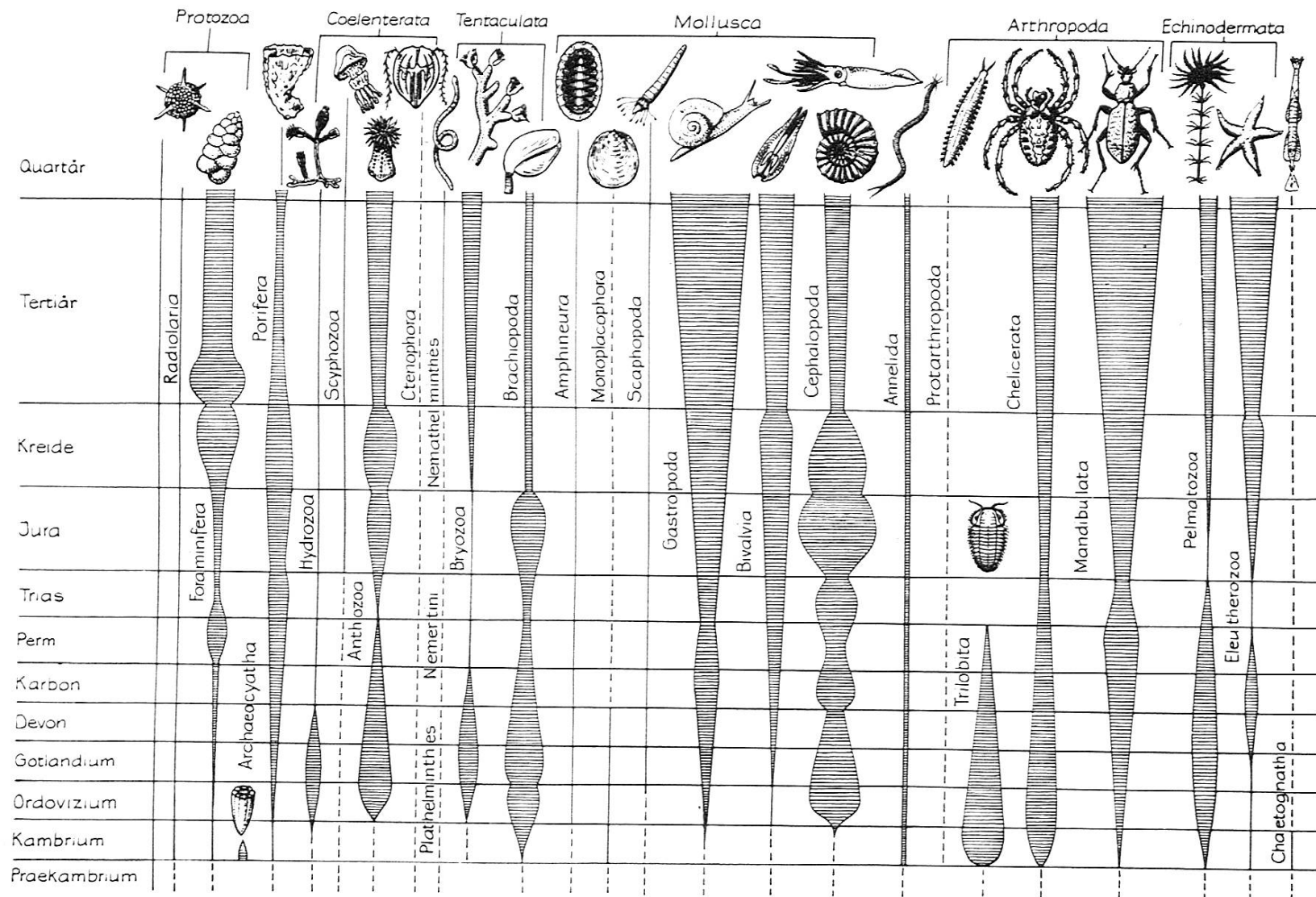


Abb. 22: Evolution der Protisten und wichtiger Stämme der Wirbellosen.

5. Die niederen Wirbeltiere, die Cyclostomi und die Fische

«Die Paläontologie hat diesen Teil des Systems (die Ichthyologie) in den Grundlagen verändert.» JOHANNES MÜLLER

Die stammesgeschichtliche Verknüpfung der Wirbeltiere galt zu Beginn unseres Jahrhunderts als eines der sichersten und einleuchtendsten Kapitel der Zoologie. Als primitivste lebende Wirbeltiere waren die Rundmäuler oder Cyclostomen erkannt worden. Primitiv ist bei ihnen das Fehlen eines Kieferapparates und paariger Flossen. Primitiv erscheint das Fehlen von Knochen; das Skelett besteht nur aus Knorpel. Legt sich nicht während der Entwicklung des Wirbeltierkeimes das Skelett zuerst knorpelig an? Erst später wird der Knorpel teilweise durch Knochen ersetzt.

An dieses erste Stadium der Wirbeltiere schloß man dasjenige der Haie, Rochen und Chimären an. Gegenüber den Cyclostomen sind zwei Fortschritte bemerkenswert. Neben gut entwickelten Kiefern besitzen diese sogenannten «Knorpelfische» paarige Brust- und Bauchflossen. Noch ist ihr Skelett knorpelig. Die höchste Stufe unter den Fischen sollten die «Knochenfische» repräsentieren. Sie weisen paarige Flossen und ein knöchernes Skelett auf. Man unterschied zwei Gruppen: die Teleostomi und die Dipnoi (Lungenfische). In den Lungenfischen erblickte man die Vorfahren der Vierfüßer.

Daneben waren zahlreiche fossile Formen bekannt. Viele gehören zu den Teleostomi oder sind sichere Dipnoi, andere Haie, Rochen oder Chimären. Doch blieben noch paläozoische Reste übrig, die recht unbequem waren. Sie paßten in den eben skizzierten Stammbaum der Fische nicht recht hinein. Deshalb wurden sie meist anhangsweise behandelt oder noch besser übersehen (Abb. 23). Konnte diese Auffassung über den Stammbaum der niederen Wirbeltiere den Erkenntnissen der Paläontologie standhalten?

Auf keinem Gebiet der Paläontologie sind die Fortschritte in den letzten Jahrzehnten größer, als auf demjenigen der niederen Wirbeltiere. Eine erste Blütezeit erlebte die Paläoichthyologie zwar bereits vor mehr als hundert Jahren. Ihr Begründer ist der Schweizer LOUIS AGASSIZ (1807–1873). Von G. CUVIER gefördert, dehnte er dessen paläontologische Untersuchungen auf die fossilen Fische aus. Sein Hauptwerk: «Recherches sur les poissons fossiles» erschien 1833–1844 in Neuenburg. Durch die Aufstellung der systematischen Kategorie der Ganoiden führte L. AGASSIZ eine der wichtigsten klassifikatorischen Verbesserungen ein. Auf ihn folgte der Erforscher der Ganoiden, JOHANNES MÜLLER (1801–1858). Durch seine bahnbrechenden Arbeiten kam die Groß-Systematik der Fische für Jahrzehnte zum Abschluß.

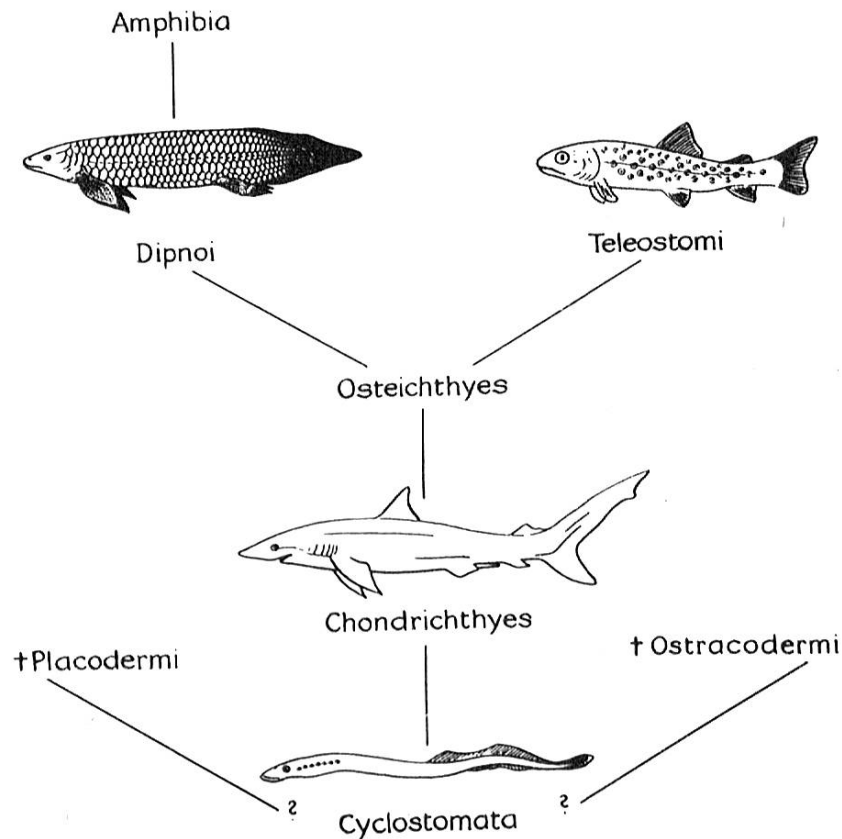


Abb. 23: Stammbaum der Fische nach der Auffassung zu Beginn unseres Jahrhunderts.

a) Die ältesten Wirbeltiere: die Cyclostomi

Den Anstoß zu der großartigen Renaissance auf dem Gebiete der Paläontologie der niederen Wirbeltiere gab 1927 die Monographie von ERIK A. SON STENSIÖ über die Cephalaspiden aus dem Devon Spitzbergens. Für seine Untersuchungen verfügte er über 105 Fossilreste, die von norwegischen Expeditionen 1906 bis 1925 auf Spitzbergen gesammelt worden waren. Die Cephalaspiden besitzen einen kräftigen knöchernen Hautpanzer, weshalb sie und verwandte Formen als Ostracodermen zusammengefaßt werden. Als besonders bedeutungsvoll erwies es sich, daß das Gehirn der Cephalaspiden von einer Knochenkapsel umschlossen ist. Einzelne Kopfpanzer, die meist nicht größer als ein Fingerabdruck sind, präparierte E. A. SON STENSIÖ mit feinen Instrumenten unter einer binokularen Lupe und fertigte Serienschliffe an, die den Bau von Wachsmodellen erlaubten. Auf Grund der Rekonstruktion des Hohlraumsystems des Kopfes war es möglich, die Form des Gehirns sowie die Wege der Nerven und Blutgefäße im Kopfgebiet aufzuklären. Aus den Untersuchungen von E. A. SON STENSIÖ geht klar hervor, daß die Cephalaspiden und die Cyclostomen näher verwandt sind (Abb. 24). Beide gehören zum Unterstamm der Agnatha oder der Kieferlosen. Wichtig ist ferner die Feststellung, daß Knochen ein sehr altes Baumaterial der Wirbeltiere ist.

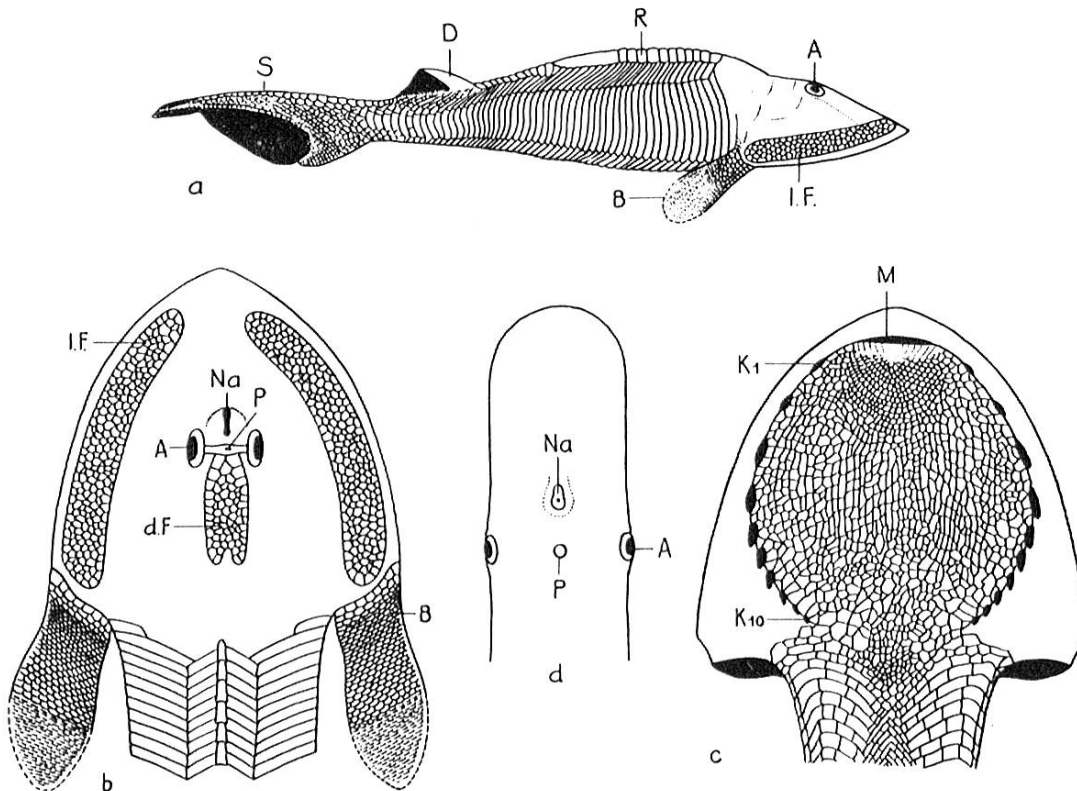


Abb. 24: *Hemicyclaspis murchisoni* (EGERTON) aus dem englischen Silur (Gotlandium), ein Cephalaspide.

- | | | | |
|---|------------------------------------|---------------------------------|---------------------------|
| a | Rekonstruktion von der Seite, | d.F. | dorsales Sinnesfeld, |
| b | Ansicht des Kopfpanzers von oben, | I.F. | laterales Sinnesfeld, |
| c | Ansicht des Kopfpanzers von unten, | K ₁ -K ₁₀ | äußere Kiemenöffnungen, |
| d | <i>Petromyzon fluviatilis</i> . L. | M | Mundöffnung, |
| | Flußneuaue. | Na | Nasen-Hypophysen-Öffnung, |
| | Ansicht des Kopfes von oben. | P | Pinealöffnung (Öffnung |
| A | Augenöffnung, | | für das Scheitelauge), |
| B | Brustflosse, | R | Rückenschuppe, |
| D | Rückenflosse, | S | Schwanzflosse. |

Nach E. KUHN-SCHNYDER (1953, S. 36).

Die Cephalaspiden sind nicht die einzigen fossilen Agnatha. Leider fehlt den anderen Vertretern ein knöchernes Innenskelett im Kopfgebiet, so daß wir nicht jene Daten besitzen, wie wir sie über die Cephalaspiden verfügen. Doch ist man wegen des Vorkommens eines knöchernen Hautskelettes über ihre äußere Erscheinung relativ gut orientiert (Abb. 25). Eine moderne Klassifikation der Agnatha stellt sich wie folgt dar:

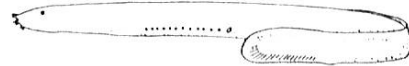
Agnatha (Cyclostomata)

	Kambrium	Ordovizium	Silur	Devon	Karbon	Perm	Trias	Jura	Kreide	Tertiär	Quartär
Petromyzonida											
Myxinoidea											
Thelodonti											
Osteostraci											
Anaspida											
Heterostraci											



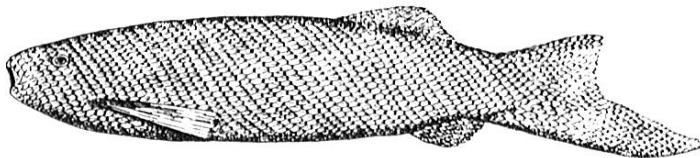
Petromyzonida

Petromyzon



Myxinoidea

Eptatretus

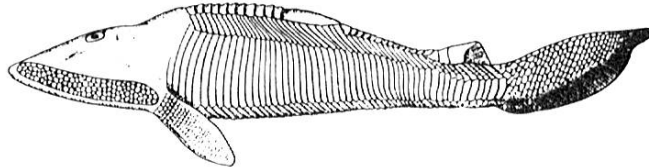


Thelodonti

Phlegolepis

Osteostraci

Hemicyclaspis



Anaspida

Pharyngolepis

Heterostraci

Pteraspis

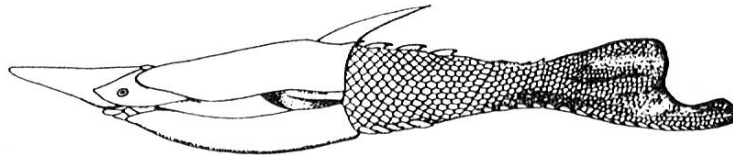


Abb. 25: Einige Vertreter der kieferlosen Wirbeltiere (Agnatha). Die Namen jener Formen, die bereits L. AGASSIZ kannte, sind eingerahmt. Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt. Aus E. KUHN-SCHNYDER (1975, Abb. 12).

Superklasse *Cyclostomata* (*Agnatha*):

Klasse Cephalaspidomorphi (Monorhina)

Osteostraci (Cephalaspida)

Anaspida

Petromyzonida

Myxinoidea;

Klasse Pteraspidomorphi (Diplorhina)

Heterostraci (Pteraspida)

Thelodonti (Coelolepida).

Die ältesten Ostracodermen-Reste, zahlreiche kleine Bruchstücke von Panzern und Schuppen, kennt man aus dem Ordovizium Nordamerikas, aus rotbraunen Sandsteinen bei Canyon City, Colorado. Ihr mikroskopischer Bau entspricht demjenigen der Heterostraci. Erst 50 Millionen Jahre später erreichten die Ostracodermen ihre Blütezeit, die bis ins Unter-Devon dauerte. Am Ende des Devons starben sie aus.

Allen Ostracodermen ist ein großer Kiemenapparat eigen, der den Hauptteil der Kopfregion ausfüllt und mit dem Hirnschädel solid verbunden ist. Diese Verhältnisse sprechen für eine Herleitung von Formen, wie sie bei den niedersten Chordatiern zu finden sind (*Amphioxus*, Larven gewisser Tunicaten). Die Aufgabe des Kiemenkorbes bestand neben der Atemfunktion in der Nahrungsaufnahme. Untersuchungen des Lebensraumes sprechen dafür, daß die Agnathen ursprünglich im Meere heimisch waren. Auf die marinen Vertreter des Ordoviziums folgten im Gotlandium und Devon neben marinen, brackische und Süßwasser-Arten. Vorwiegend im Süßwasser lebten die Cephalaspiden und Anaspiden, während einige Heterostraci offenbar euryhalin waren. Die rezenten Vertreter der *Cyclostomata* verbringen ihr Leben im Meere (Myxinen), andere (Petromyzonten) teils im Meer und im Süßwasser; wenige sind auf das Süßwasser beschränkt, wie zum Beispiel *Lampræta planeri* (BLOCH).

Der Bau des Kiemenapparates der Fische läßt sich nicht von den Verhältnissen der *Cyclostomata* (*Agnatha*) herleiten. Die Kiemen der *Agnatha* befinden sich auf der Innenseite der Kiemenbogen, bei den *Gnathostomata* auf der Außenseite. Als Vorfahren der *Gnathostomata* kommen deshalb die *Cyclostomata* nicht in Frage.

b) Die *Gnathostomata*

Die lebenden Vertreter der kiefertragenden Fische lassen sich zwangslos in zwei natürliche Gruppen trennen, in «Knorpelfische» (*Chondrichthyes*) und «Knochenfische» (*Osteichthyes*). Die *Chondrichthyes* (Haie und Rochen, Chimären) besitzen Placoidschuppen und ein knorpeliges Innenskelett. Die männlichen Tiere haben meist ein Kopulationsorgan. Eine Schwimmblase fehlt. Bei den *Osteichthyes* sind Schuppen und ein knöchernes Innenskelett entwickelt. Neben den Kiemen funktioniert ein Luftsack als Lunge oder als hydrostatischer Apparat. Kopulationsorgane sind nicht ausgebildet. Die Vorfahren der *Chondrichthyes* und der

Osteichthyes sucht man bei den fossilen «Placodermen». Unter dieser Bezeichnung wurden früher alle Vertreter der primitivsten Stufe der kiefertragenden Wirbeltiere zusammengefaßt. Ihr Vorkommen ist auf das Paläozoikum beschränkt.

Der Besitz richtiger Kiefer war ein großer Fortschritt. Erst damit konnten sich die verschiedensten Spezialisationsformen, vom Raubtier bis zum Pflanzenfresser, entwickeln. Hand in Hand ging damit eine gewaltige Erweiterung des Lebensraumes. Der Name Placodermi täuscht. Er vereinigte nicht nur Fische mit einem plattigen Hautknochenskelett, sondern auch solche mit kleinen rhombischen Schuppen. Da die Placodermi keine genetische Einheit bilden, hat man den ursprünglichen Begriff auf die Arthrodira (s.l.) beschränkt.

α) Die Placodermi oder Arthrodira sensu lato

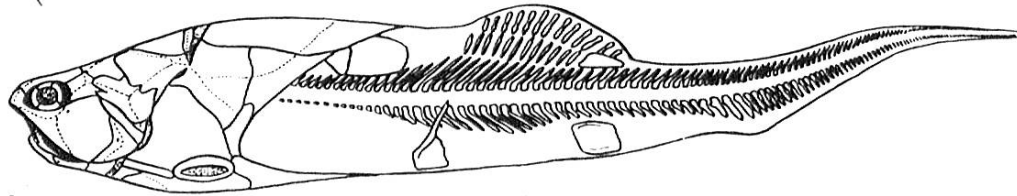
Die Placodermi (Arthrodira s.l.), eine außerordentlich vielgestaltige Gruppe von Knochenfischen (Abb. 26), erlebten ihre Blütezeit im Devon. Auch ihre Kenntnis wurde während der letzten Dezennien hauptsächlich von E. A. SONSTENSIÖ gefördert. Alle Placodermen besitzen einen Kopfschild, der mit einem Rumpfschild gelenkig verbunden ist. Hinter dem Rumpfschild ist der Körper meist nackt, läuft spitz zu und endet mit einer heterocerken Schwanzflosse. «Brustflossen» sind als eigenartige, ruderförmige Anhänge ausgebildet. Bei einigen Formen sind sie durch unbewegliche Stacheln ersetzt.

Die umfangreichste Gruppe, fast zwei Drittel aller Placodermen umfassend, ist die Ordnung der Arthrodira in engerem Sinn, deren Angehörige eine Länge von über 2 m erreichen konnten. Bei der Ordnung der kleinen Ptyctodontida ist der Knochenpanzer bedeutend reduziert. Die männlichen Tiere besaßen ein Kopulationsorgan. Weitere Ordnungen sind die Petalichthyida mit *Lunaspis* und die Rhenanida mit der rochenartigen *Gemuendina*. Weit verbreitet waren ferner Antiarchi, fast ausschließlich Süßwasserbewohner. Unter ihnen ist *Bothriolepis* am bekanntesten. Die ältesten Vertreter der Placodermen sind benthonische Formen des Meeres. Ihre Vielgestaltigkeit zu Beginn des Devons spricht für eine lange Vorgeschichte, die wir noch nicht kennen. Gegenwärtig werden die Placodermen mit den Chondrichthyes, insbesondere mit den Chimären in Beziehung gebracht. Placodermi und Chondrichthyes werden deshalb von einigen Autoren zur Klasse der Elasmobranchiomorphi vereinigt. Schlüssige Beweise dafür stehen jedoch noch aus.

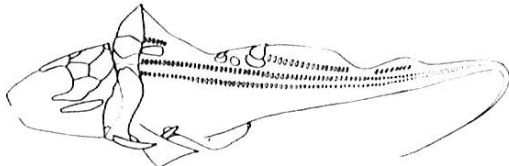
β) Die Chondrichthyes

Die ältesten Chondrichthyes sind gegenwärtig durch Skelettreste im Ober-Devon nachgewiesen. Seit dem Ober-Karbon blühend, sind sie heute durch die Haie und Rochen sowie durch die Chimären vertreten. Unsere Kenntnisse müssen sich hauptsächlich auf Funde isolierter Zähne, Stacheln und Schuppen stützen. Da ihr

Placodermi



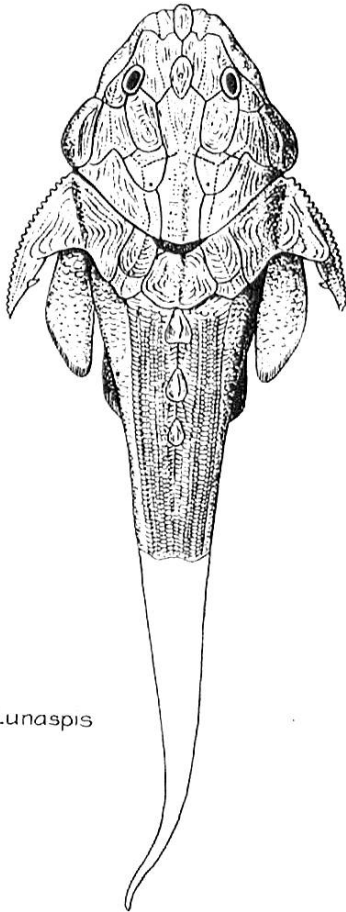
Coccosteus



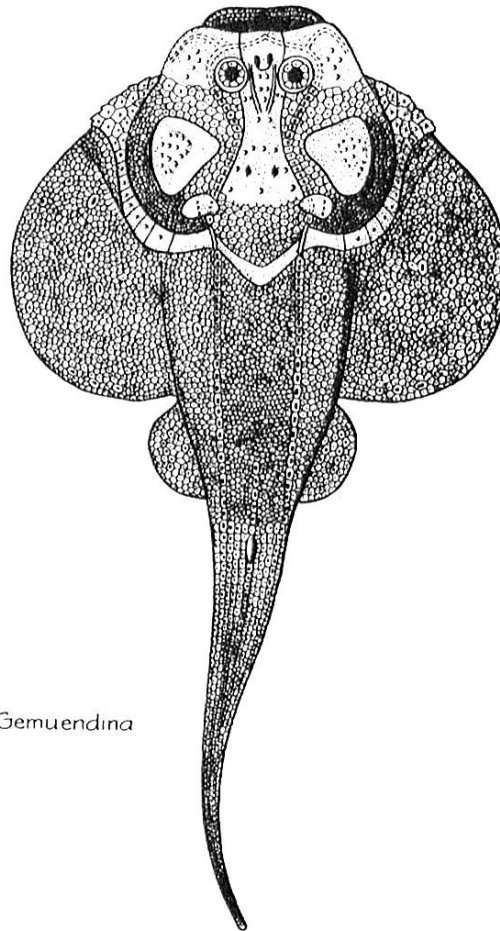
Rhamphodopsis



Bothriolepis



Lunaspis



Gemuendina

Abb. 26: Einige Vertreter der Placodermi aus dem Devon. *Coccosteus* (Arthrodira), *Rhamphodopsis* (Ptycodontide), *Bothriolepis* (Antiarchi), *Lunaspis* (Petalichthyida), *Gemuendina* (Rhenanida). Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt.
Aus E. KUHN-SCHNYDER (1975, Abb. 13).

Innenskelett knorpelig ist, sind die Chancen einer fossilen Erhaltung gering, günstiger nur, falls das Skelett verkalkt war.

Die bisher gemachten Fossilfunde gestatten es noch nicht, eine Stammesgeschichte der Elasmobranchier aufzustellen. In funktioneller Hinsicht lassen sich drei Entwicklungsstufen unterscheiden (Abb. 27). B. SCHAEFFER (1967) hat sie als Cladodont-, Hybodont- und Modern-Level bezeichnet. Sie werden jeweils durch ein Übergangsfeld voneinander getrennt. Innerhalb jeder Entwicklungsstufe findet eine Radiation von Formen statt.

Die Vertreter der Cladodonten-Stufe, die ältesten bekannten Elasmobranchier, waren pelagische Räuber. Viele Vertreter der Hybodonten-Stufe besaßen ein Quetschgebiß. Bei den modernen Elasmobranchiern wird die Chorda teilweise durch verkalkte Wirbelkörper ersetzt, wodurch die Stabilität beim Schwimmen erhöht wird. Die Rochen paßten sich an eine benthonische Lebensweise an. Ferner entwickelten sie ein Quetschgebiß. Alle Spezialisierungen der Rochen können vom Hybodonten-Stadium hergeleitet werden. Die ersten Vertreter der modernen Haie kennt man aus dem Jura. Im Laufe ihrer Stammesgeschichte erreichten die Elasmobranchier einen verbesserten Lokomotions- und einen leistungsfähigeren Kieferapparat. Die gleiche Tendenz zeigen auch die Actinopterygier (Chondrostei, Neopterygii) unter den Knochenfischen. Die männlichen Individuen besitzen einen Kopulationsapparat; die Befruchtung ist also innerlich. Seit ihrem ersten Auftreten können zwei scharf getrennte Linien unterschieden werden: die Elasmobranchii (Haie und Rochen) und die Holocephali, welche heute durch die Chimären repräsentiert werden. Die Elasmobranchier unterscheiden sich vor allem in der mikroskopischen Struktur der Zähne und durch eine andere Verbindung des Kieferapparates mit dem Hirnschädel.

Die zweite Linie der Chondrichthyes vertreten die Holocephali, welche heute in den Chimären noch wenige Repräsentanten haben (Abb. 28). Diese sogenannten Seekatzen besitzen eine nackte Haut. Ihre peitschenartige Schwanzflosse ist diphycerk. Von den beiden Rückenflossen besitzt die vordere meist einen beweglichen Flossenstachel mit einer Giftdrüse. Die Chorda persistiert und ist von schmalen Knorpelringen umgeben. Der Mund ist mit großen Zahnplatten ausgerüstet, deren Ersatz sich offenbar nur langsam vollzieht. Die Holocephalen erreichten mit vorwiegend durophagen Formen eine erste Blütezeit im Karbon. Ob alle Funde, die man nur auf Grund von Gebißresten kennt, tatsächlich zu den Holocephalen gehören, werden erst bessere Dokumente beweisen können. Neben Vertretern mit einem durophagen Gebiß sind auch Formen bekannt geworden, die getrennte Zahnfamilien mit einem raschen Zahnwechsel besaßen. Ursprünglich Flachwasserbewohner, leben sie heute vor allem in tieferen Küstengewässern.

Die Acanthodii

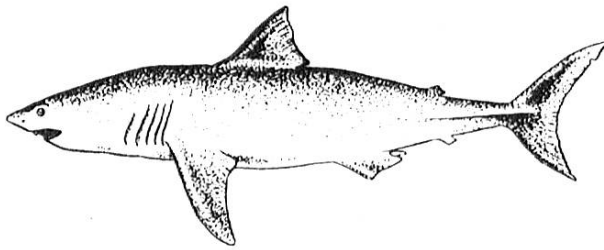
Die Acanthodier sind die ältesten bisher bekannten Gnathostomen (Abb. 29). Die Vertreter des Silurs waren marin, im Devon eroberten sie das Süßwasser und star-

Elasmobranchii

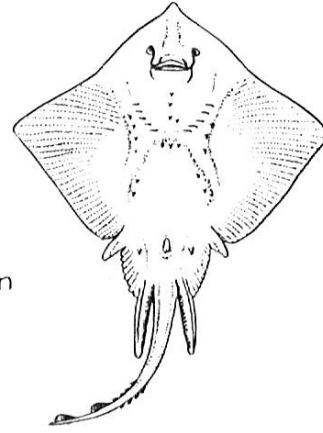
Moderne Haie

Galeoide Radiation

Batoide Radiation

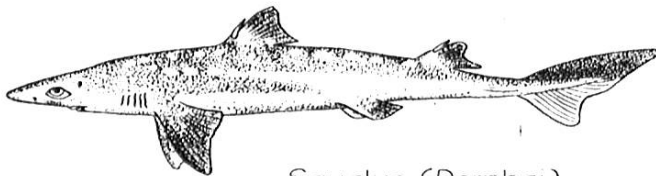


Carcharodon (Menschenhai)



Raja (Nagelrochen)♂

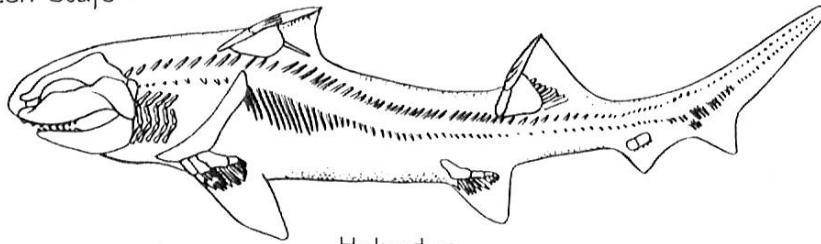
Squaloide Radiation



Squalus (Dornhai)

Hybodonten-Stufe

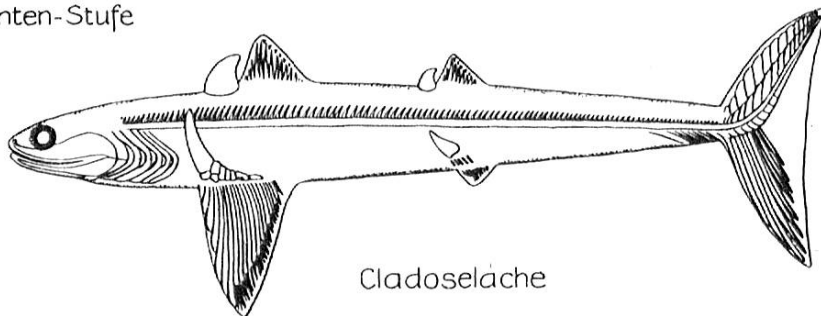
Hybodontoide Radiation



Hybodus

Cladodonten-Stufe

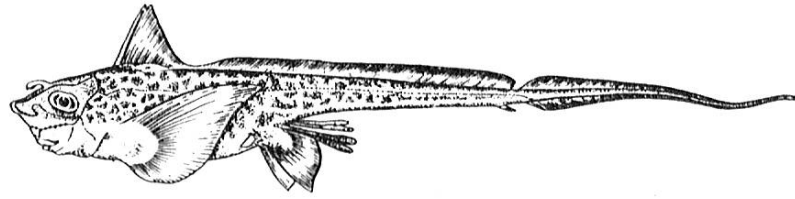
Cladodontoide Radiation



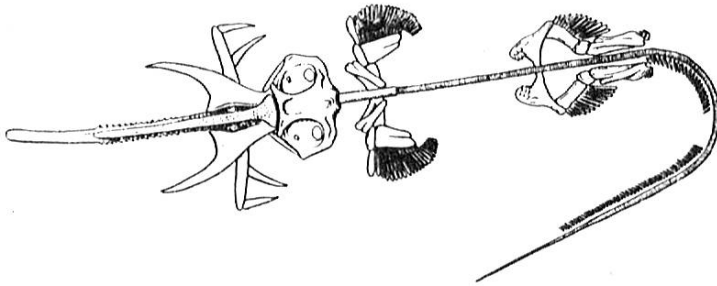
Cladoselache

Abb. 27: Die drei Entwicklungsstufen der Elasmobranchier. Cladoselachida (Devon-Karbon), *Hybodus* (Perm-Kreide). Moderne Haie (Jura – heute). Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt. Aus E. KUHN-SCHNYDER (1975, Abb. 14).

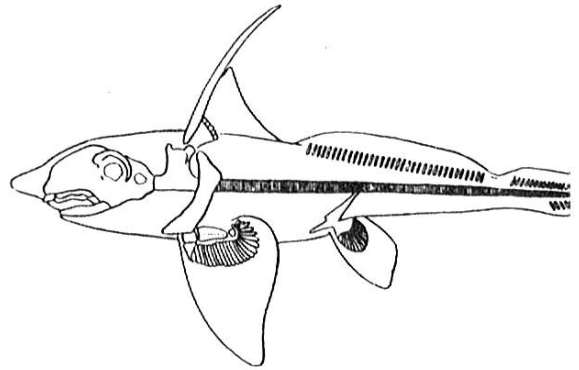
Holocephali



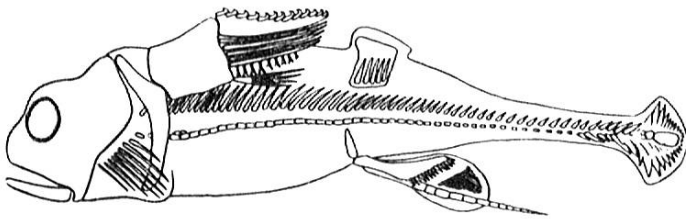
Chimaera



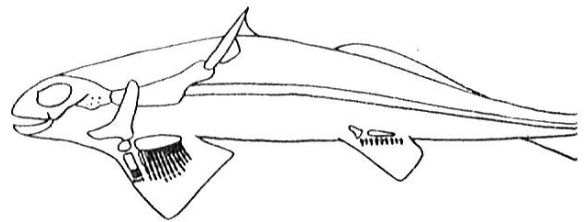
Squaloraja



Ischyodus



Iniopteryx

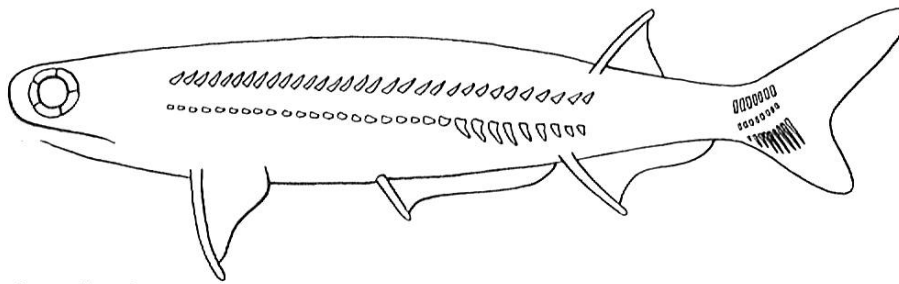


Helodus

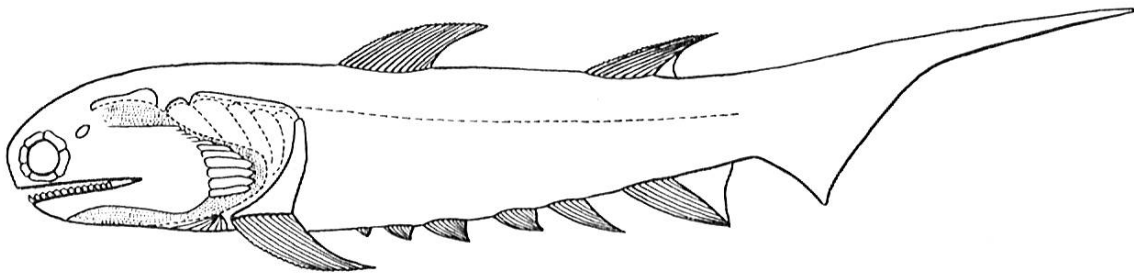
Abb. 28: Vertreter der Holocephalen. *Iniopteryx* (Iniopterygia, Karbon), *Helodus* (Chimaerida, Karbon), *Squaloraja* (Chimaerida, Jura), *Ischyodus* (Chimaerida, Jura-Paleozän), *Chimaera*, rezent, ein männliches Individuum, dessen Bauchflossen z. T. als Kopulationsapparat ausgebildet sind. Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt. Aus E. KUHN-SCHNYDER (1975, Abb. 15).

ben im Perm aus. Mit den Placodermen sind sie nicht näher verwandt. Die Acanthodier besaßen ein Kleid aus kleinen quadratischen oder rhombischen Schuppen, welche nicht imbrizierten. Vor den Dorsalflossen (meist zwei), der Afterflosse und den paarigen Flossen sitzt je ein unbeweglicher Stachel. Zwischen den Brust- und Bauchflossen können weitere intermediäre Stacheln auftreten. Die Schwanzflosse ist heterocerk. Die Acanthodier sind meist kleine, bis 20 cm, selten über 2 m lange Fische, mit großen Augen und kleinen Nasenkapseln. Sie lebten nektonisch und besaßen vielleicht bereits einen hydrostatischen Apparat (Schwimmlase). Viele Acanthodier mit zahlreichen kleinen vielspitzigen Zähnen waren Mikrophenen. Große Verdienste um die Kenntnis ihrer Organisation haben sich D. M. S.

Acanthodii



Acanthodes



Climatius

Abb. 29: Zwei Vertreter der Acanthodii. *Climatius* (Climatiida, Devon), *Acanthodes* (Acanthodida, Karbon-Perm). Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt. Aus E. KUHN-SCHNYDER (1975, Abb. 16).

WATSON (1937) und R. S. MILES (1973) erworben. «Greatest confidence is generated in the hypothesis of osteichthyan relationships. Acanthodians should be classified in the teleostomes with a rank equal to that of osteichthyans. Osteichthyans comprise a monophyletic taxon» (R. S. MILES 1973, S. 63). Einzelheiten des Schuppenbaues, das gute Sehvermögen, der heterocerce Schwanz ohne epichordalen Lappen und das verknöcherte Innenskelett teilen die Acanthodii mit den frühen Actinopterygiern. Das könnte für gemeinsame Vorfahren der Actinopterygii und der Acanthodii sprechen. Man hat sie deshalb schon als Klasse der Teleostomi zusammengefaßt.

δ) Die Osteichthyes

Die «Knochenfische» oder Osteichthyes umfassen drei wohlabgegrenzte Infraklassen, die Actinopterygii (Strahlenflosser), die Crossopterygii (Quastenflosser) und die Dipnoi (Lungenfische). Die Zuweisung fossiler Fische zu einer dieser drei Gruppen bietet heute keine Schwierigkeiten mehr. Bei allen Vertretern ist neben den Kiemen eine Art Luftblase entwickelt, die als Lunge zur Atmung dienen kann und die bei den Actinopterygiern zu einem hydrostatischen Apparat abgeändert wurde.

Die heute dominierenden Osteichthyes des Meeres und des Süßwassers sind die *Actinopterygier*. Auf Grund des Studiums der rezenten Vertreter glaubte man lange Zeit, sie in drei natürliche Gruppen trennen zu können, die Chondrostei, die Holostei und die Teleostei (Abb. 30). Als primitivste Vertreter sind die Chondro-

Entwicklungsstufen der Actinopterygier

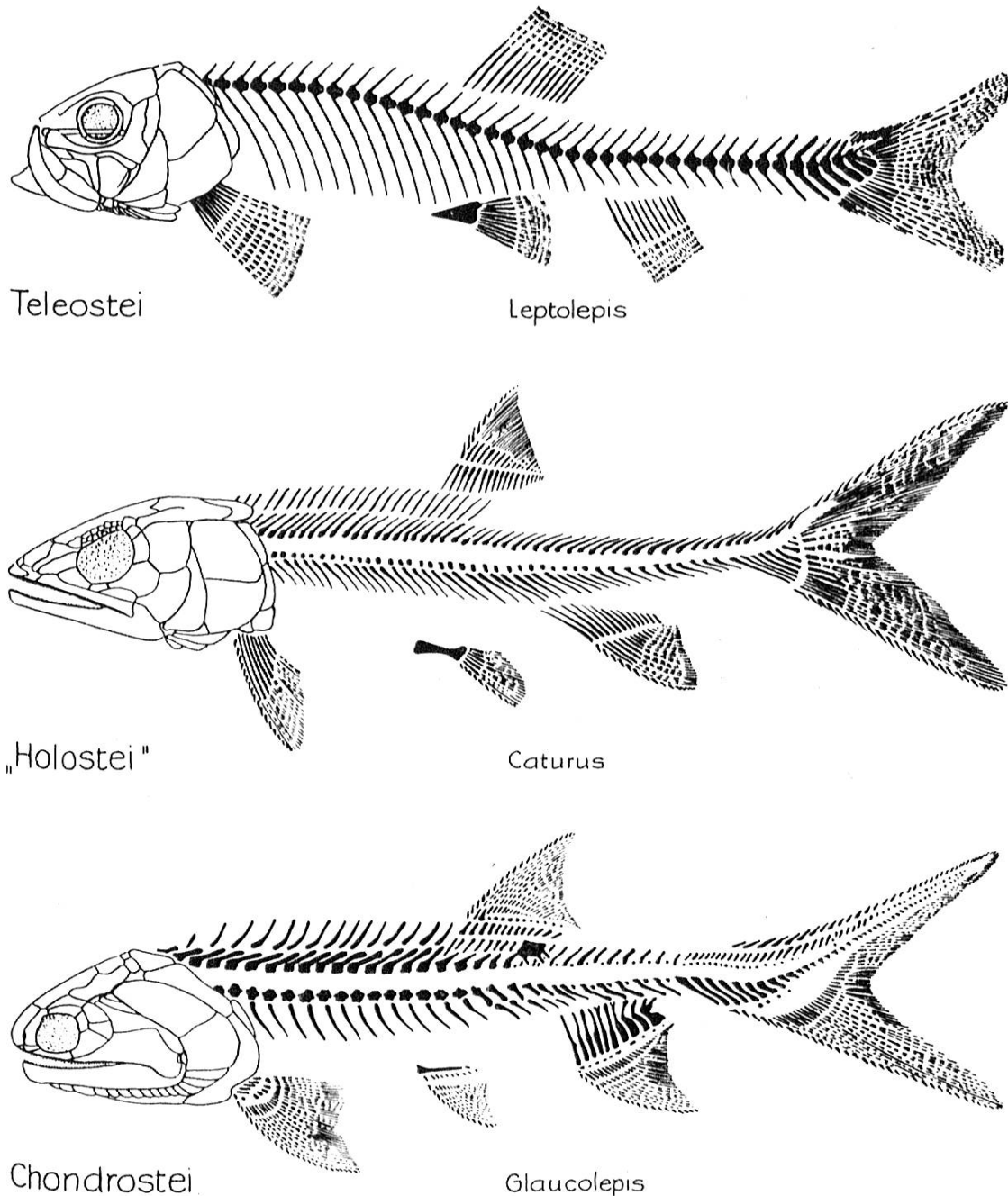


Abb. 30: Die Entwicklungsstufen der Actinopterygii. *Glaucolepis* (*Pteronisculus*, Trias), *Caturus* (Trias), *Leptolepis* (Trias-Kreide). Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt. Aus E. KUHN-SCHNYDER (1975, Abb.17).

stei anzusehen, während die Holostei und die Teleostei als zwei sich folgende höhere Organisationsstufen betrachtet wurden. Heute werden die Chondrostei durch die Störartigen (Acipenseriden und Polyodontiden) repräsentiert. Zu den Holostei zählte man den Knochenhecht (*Lepisosteus*) und den Schlammfisch (*Amia*). Das gewaltige Heer der restlichen «Knochenfische» gehört zu den Teleostei. Ob *Polypterus* (Flösselhecht) mit seinen Verwandten spezialisierte Vertreter der Chondrostei sind oder ob sie eine Sondergruppe der Osteichthyes darstellen, darüber sind die Meinungen gegenwärtig geteilt.

Isolierte Schuppen von Chondrostei sind schon aus dem obersten Gotlandium bekannt. Viele der folgenden paläozoischen Gattungen der Chondrostei erscheinen außerordentlich generalisiert. Sie werden als Ordnung der Palaeonisciden zusammengefaßt. Daneben existierten zahlreiche Familien, die sich durch einen abgewandelten Bauplan auszeichnen. Das Problem ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen ist noch nicht gelöst.

Schon bei paläozoischen Chondrostei machen sich Entwicklungstendenzen in Richtung auf eine höhere Organisationsstufe bemerkbar. Es handelt sich um den Umbau des Kieferapparates, der zur Stufe der Teleostier führte. Auch der lokomotorische Mechanismus der Schwanzflosse wird geändert. Die Schwanzflosse der Chondrostei ist heterocerk. Dann setzt eine Reduktion der Beschuppung des dorsalen Schwanzlappens ein. Diese hemiheterocerke Schwanzflosse schien für die Holostei charakteristisch zu sein. Eine weitere Reduktion der Schuppen führt sodann zur äußerlich symmetrischen homocerken Schwanzflosse der Teleostei.

Mit *Acentrophorus* erscheint im Ober-Perm der erste eigentliche Vertreter der Holostei. Doch waren noch bis Ende der Trias Palaeonisciden die herrschende Gruppe der Osteichthyes, wenn auch viele Linien sich durch gewisse Merkmale der Holostei auszeichnen (Subholostei). Was die Beziehungen der Holostei und der Teleostei untereinander betrifft, so werden sie gerade jetzt intensiv diskutiert. Von Interesse ist, daß ein Vergleich der Skelette von *Lepisosteus*, *Amia* und Teleostiern dafür spricht, daß *Amia* den Teleostiern näher steht als *Lepisosteus*. Eine genaue Prüfung der Formen, die bisher zu den Holostei gezählt wurden, führte zu einer neuen Klassifikation der höheren Actinopterygier (C. PATTERSON, 1973). Sie werden mit den Teleostei als Infraklasse der Neopterygii zusammengefaßt und den Chondrostei gegenübergestellt:

Subklasse: Actinopterygii

Infraklasse: Chondrostei

Infraklasse: Neopterygii

Division: Ginglymodi (*Lepisosteus*)

Division: Halecostomi

Subdivision: Halecomorphi (*Amia*)

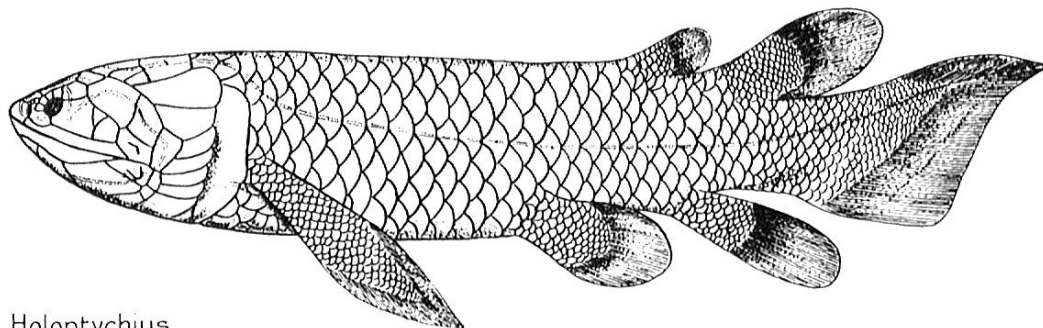
Subdivision: Teleostei.

Die *Crossopterygii* sind bereits bei ihrem Erscheinen im Devon eine wohlumrissene Gruppe, die sich scharf von den Actinopterygiern unterscheidet. Die Crossopterygier umfassen zwei Linien, die Rhipidistia und die Actinistia (Coelacanthi-

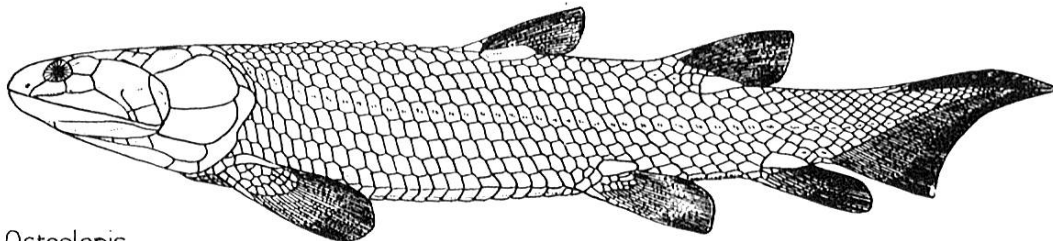
formes). Die kleine Gruppe der Onychodontidae (Struniiformes) stellt vielleicht eine dritte Linie dar. Charakteristisch für primitive Crossopterygier sind zwei Dorsalflossen und eine Analflosse. Die paarigen Flossen besitzen ein Innenskelett mit Muskulatur. Die Schwanzflosse ist entweder heterocerk oder diphycerk. Ein besonderes charakteristisches Merkmal ist das zweiteilige Neurocranium, eine ethmosphenoidale Partie ist mit einer otico-occipitalen Partie gelenkig verbunden.

Unsere genaue Kenntnis der Rhipidistia (Abb. 31) verdankt man den ausgezeichneten Untersuchungen ERIK JARVIKS an *Eusthenopteron*. Der Besitz innerer Nasenöffnungen (Choanen) ist auf die Rhipidistier beschränkt. Devonische Rhipidistia stellen die Wurzelgruppe der Tetrapoden dar. Im Perm starben die Rhipidistia aus.

Crossopterygii Rhipidistia



Holoptychius



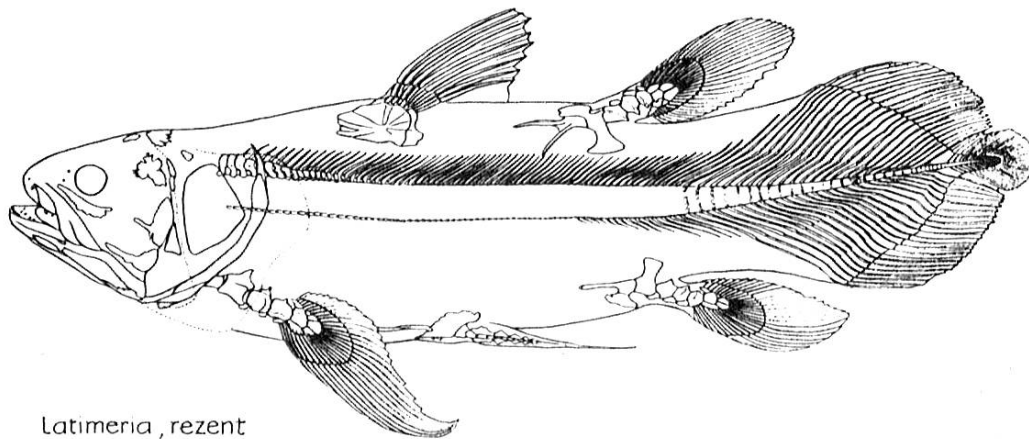
Osteolepis

Abb. 31: Zwei Vertreter der Rhipidistia. *Osteolepis* (Osteolepidida, Devon), *Holoptychius* (Holoptychiida, Devon). Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt. Aus E. KUHN-SCHNYDER (1975, Abb. 19).

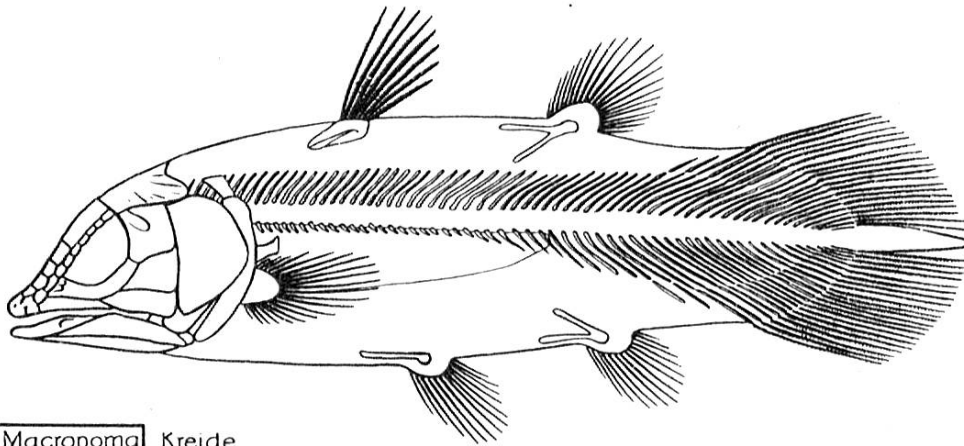
Die Vertreter der Actinistia (Abb. 32) reichen vom Mittel-Devon bis in die Gegenwart (*Latimeria chalumnae* SMITH). Eines ihrer auffälligsten Merkmale ist die diphycerke, dreilappige Schwanzflosse. Im Laufe ihrer langen Geschichte erwiesen sie sich als sehr konservativ. Der Unterschied zwischen dem ältesten und dem jüngsten Vertreter besteht fast nur in einer Reduktion der Ossifikation des Schädels. Im Gegensatz zu den Rhipidistia wechselten sie vom Süßwasser ins Meer. – Bei den Onychodontiden handelt es sich um kleine Crossopterygier des Devons, deren Verwandtschaft unsicher ist (H. JESSEN, 1966).

Die *Dipnoi* oder Lungentische sind ebenfalls eine langlebige Gruppe, auftauchend im Unter-Devon reichen sie bis in die Gegenwart (Abb. 33). Wegen der

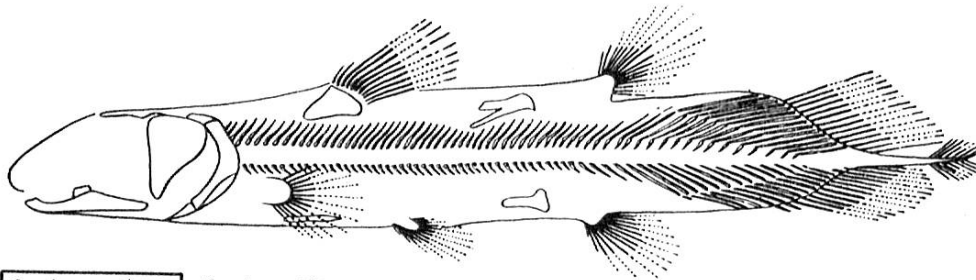
Crossopterygii
Actinistia



Latimeria, rezent

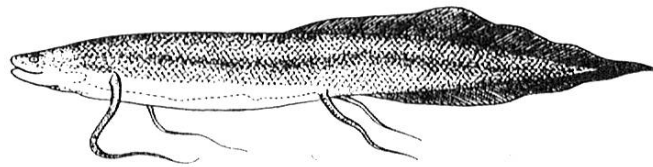


Macropoma Kreide

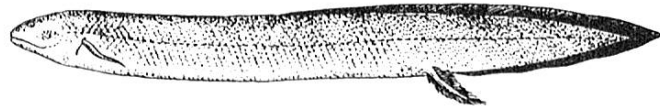


Coelacanthus Karbon-Trias

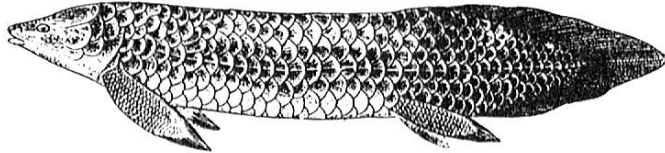
Abb. 32: Vertreter der Actinistia. *Coelacanthus* (Coelacanthida), *Macropoma* (Coelacanthida), *Latimeria* (Latimeriida). Angehörige der Gattungen *Coelacanthus* und *Macropoma* waren schon L. AGASSIZ bekannt. Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt.
Aus E. KUHN-SCHNYDER (1975, Abb. 20).



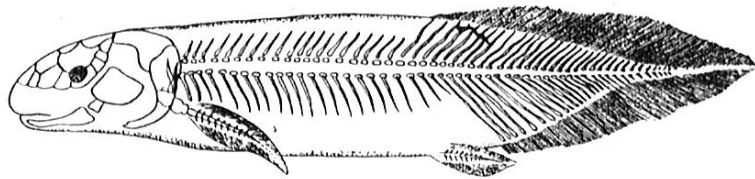
Protopterus



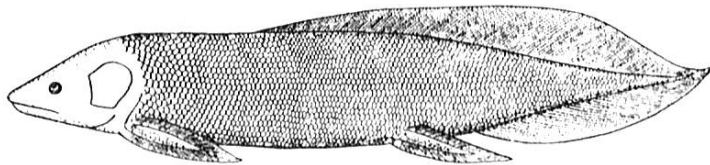
Lepidosiren



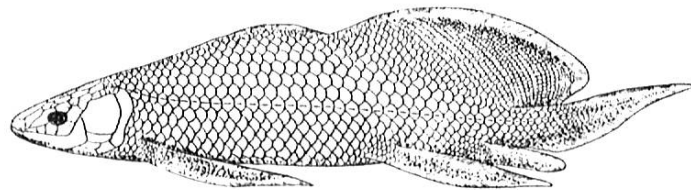
Neoceratodus



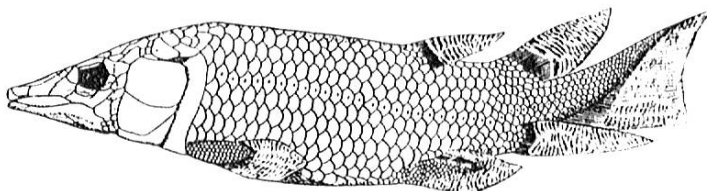
Conchopoma



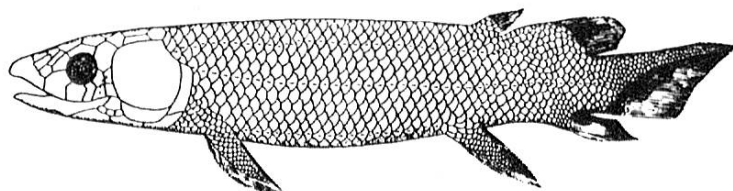
Uronemus



Scaumenacia



Griphognathus



Dipterus

Abb. 33: Vertreter der Dipnoi oder Lungenfische. *Dipterus* (Dipterida, Devon), *Griphognathus* (Rhynchodipterida, Devon), *Scaumenacia* (Phaneropterygidae, Devon), *Uronemus* (Uronemida, Devon), *Conchopoma* (Uronemida, Karbon-Perm), *Neoceratodus* (Ceratomyxidae, rezent in Australien), *Lepidosiren* (Lepidosirenidae, rezent in Südamerika), *Protopterus* (Lepidosirenidae, rezent in Afrika). Die Namen von Vertretern jener Gattungen, die bereits L. AGASSIZ bekannt waren, sind eingrahmt. Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt. Aus E. KUHN-SCHNYDER (1975, Abb. 21).

großen Änderungen im Laufe ihrer Geschichte ist eine befriedigende Definition der Lungenfische schwierig. Ihre ältesten Vertreter unterscheiden sich äußerlich nur wenig von den Crossopterygiern. Die Blütezeit erlebten sie im Ober-Devon und Karbon. Schon früh entwickelten sie ein spezialisiertes Quetschgebiß. Daneben findet eine zunehmende Reduktion der Verknöcherung sowie die Ausbildung kontinuierlicher Flossen statt. Eine natürliche Systematik der Dipnoi ist noch nicht erreicht. Neben Formen des Süßwassers kennt man auch marine Vertreter. Die Entdeckung von Lungenfisch-Bauen im Devon, Karbon und Perm spricht dafür, daß die zusätzliche Lungenatmung schon früh weit verbreitet war. – Die Relationen der Dipnoi zu den Crossopterygii sind enger als zu den Actinopterygii.

Der Fortschritt in der Beurteilung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Fische tritt deutlich hervor, wenn wir die heutige Auffassung (Abb. 34) mit derjenigen zu Beginn unseres Jahrhunderts (Abb. 23) vergleichen. Täuschen wir uns jedoch nicht. Auch unser gegenwärtiges Wissen ist nur Stückwerk. Das natürliche System der niederen Wirbeltiere ist auch heute in stetem Fluß und wird es noch sehr lange bleiben. Immer wieder tauchen neue fossile Vertreter auf, deren Stellung im System isoliert und unsicher ist (Abb. 35). Doch hoffen wir, der Wahrheit immer näher zu kommen. Werden wir sie wohl je erreichen können?

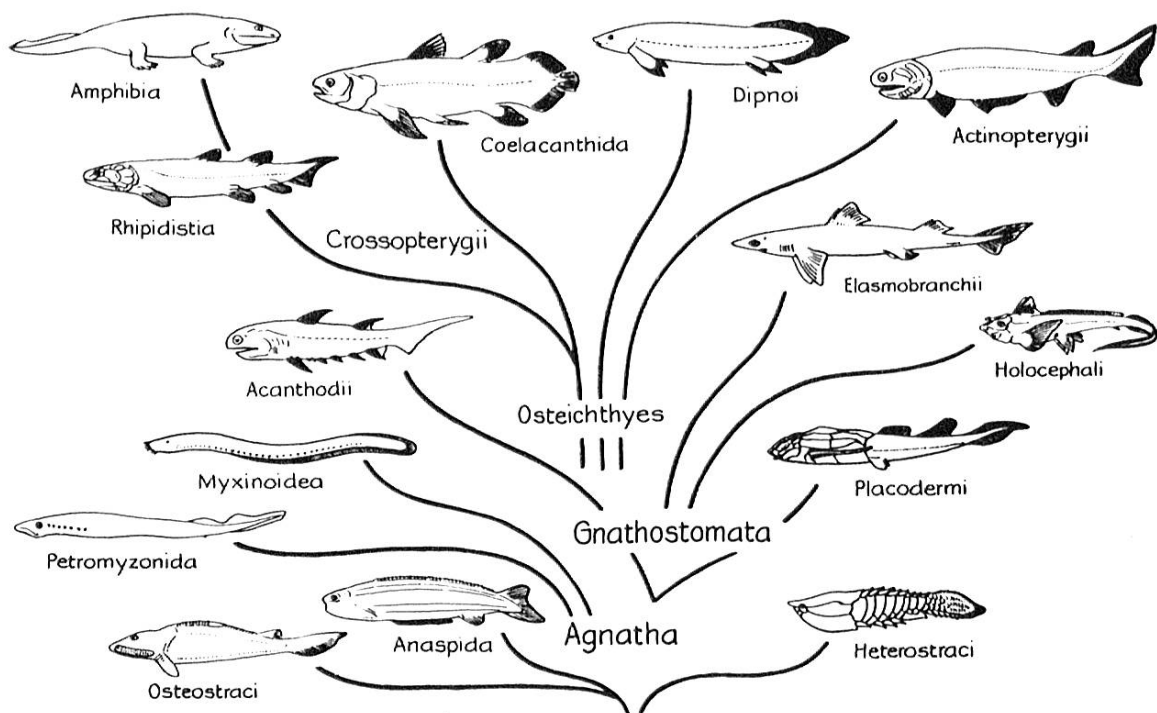
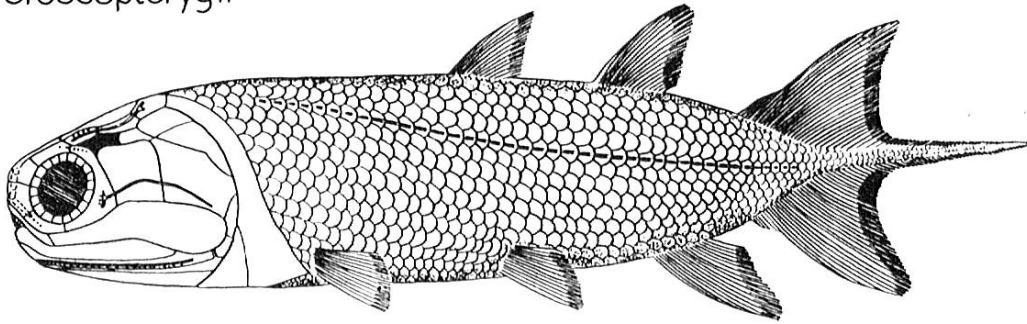


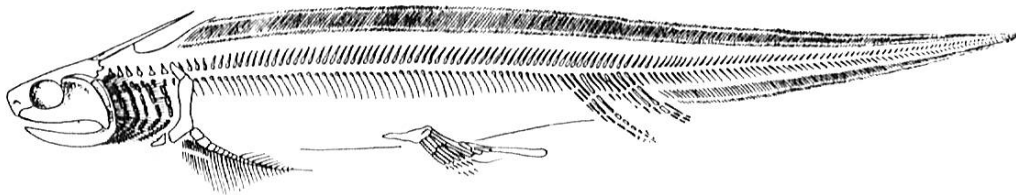
Abb. 34: Stammbaum der niederen Wirbeltiere nach der heutigen Auffassung.

Crossopterygii



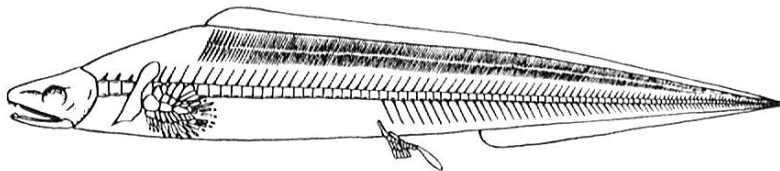
Strunia, Devon

Elasmobranchii

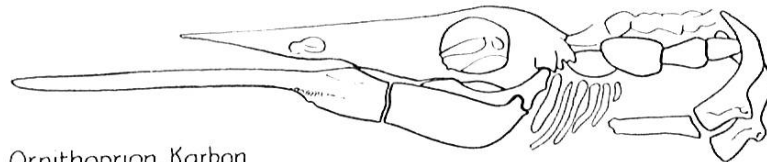


Xenacanthus, Devon-Perm

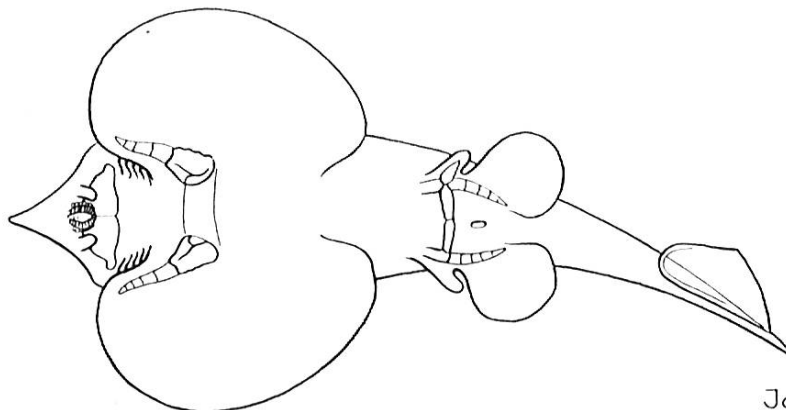
Holocephalia



Chondrenchelys, Karbon



Ornithoprion, Karbon



Janassa, Karbon-Perm

Abb. 35: Vertreter von Fischen, deren Stellung im System unsicher ist. Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt. Aus E. KUHN-SCHNYDER (1975, Abb. 22).

6. Die Eroberung des Landes – die Amphibien

„Jede gemachte Beobachtung erzeugt neue Aufgaben. Jeder
Gedanke gebiert neue Gedanken.“ K. E. v. BAER

Über dem Ursprung der Wirbeltiere liegt immer noch der Schleier des Geheimnisses. Dagegen sind wir über die Herkunft der Vierfüßer durch Fossilfunde gut unterrichtet. Der Wechsel vom Wasser- zum Landleben ist wohl einer der bedeutendsten Schritte in der Geschichte der Wirbeltiere. Obschon den Fischen ein ungeheurer Lebensraum zur Verfügung steht – allein das Meer bedeckt ja ungefähr 70% der Erdoberfläche – hat das Wasser nie jenen anspornenden Einfluß auf die Evolution der Wirbeltiere ausgeübt, wie wir ihn vom Lande her kennen. Die ersten Besiedler des Landes unter den Wirbeltieren waren die Amphibien (Lurche) des Devons.

Der Name Amphibien ist vom griechischen Wort *amphibios* abgeleitet, was doppelteig heißt. Diese Bezeichnung erinnert daran, daß die Amphibien eine Metamorphose durchmachen. Sie verbringen ihre Jugend meist als kiemenatmende Larven im Süßwasser. Erst im erwachsenen Zustande können sie auf dem Lande leben. Um sich fortzupflanzen, müssen sie wieder zum Wasser zurückkehren. So bleiben sie während ihres ganzen Lebens dem Wasser verhaftet. Erst die Reptilien haben diese Fessel endgültig gesprengt.

Heute sind die Amphibien nur noch durch drei Ordnungen vertreten:

1. Salientia (Frösche und Kröten);
2. Caudata (Salamander und Molche);
3. Gymnophiona (Blindwühlen).

Die Haut der rezenten Lurche ist feucht und drüsenreich. Mannigfaltig sind ihre Mittel zur Atmung. So können Kiemen, Lungen, die Haut und die Mundhöhle für sich oder miteinander gekoppelt dazu dienen. Ihre Körpertemperatur ist von der Umgebung abhängig; die Amphibien sind wechselwarm oder poikilotherm. Einzelne Salamanderarten pflanzen sich fort, ohne die Larvenmerkmale abzulegen. Man bezeichnet diese Erscheinung als Neotenie.

Die Veränderungen, die der Organismus beim Übergang vom Wasser- zum Landleben durchmachen muß, betreffen den Gesamtorganismus. Die entscheidendsten Änderungen vollziehen sich am Bewegungs- und Atmungsapparat.

Auf dem Lande muß die ganze Körperlast vom Skelett getragen werden. Am stärksten werden dabei die Wirbelsäule und die paarigen Gliedmaßen beansprucht. Die ersten Vierfüßer konnten sich auf dem Lande nur unbeholfen vorwärts bewegen. Salamander und Molche haben die Körpergestalt und Fortbewegungsart ihrer Ahnen am besten bewahrt. Für die Vorwärtsbewegung muß der Rumpf durch die Gliedmaßen vom Boden abgehoben werden. Es beteiligt sich der

Rumpf durch wellenförmiges Ausbiegen daran, wodurch der drehenden Bewegung der feststehenden und der vorgreifenden Bewegung der schreitenden Gliedmaßen Vorschub geleistet wird. Notwendig ist dabei eine feste Verbindung der Gliedmaßen mit der Wirbelsäule, was durch den Schulter- und den Beckengürtel geschieht. Während sich an der Wirbelsäule der Fische nur zwei Regionen unterscheiden lassen, eine Rumpf- und eine Schwanzregion, besitzt die Wirbelsäule der Tetrapoden deren vier. Durch die Lösung des Schultergürtels aus dem Schädelverband kann sich eine Halsregion bilden. Obschon die Halsregion der Amphibien nur aus einem Wirbel oder nur ganz wenigen Wirbeln besteht, erhält der Kopf doch eine gewisse Bewegungsfreiheit. Durch die starre Verbindung des Beckens mit einem Wirbel, später mit mehreren Wirbeln, schaltet sich zwischen Rumpf- und Schwanzregion eine Kreuzbein- oder Sacralregion ein.

Das Tragwerk des Körpers, aus der elastischen Chorda hervorgehend, besteht bei den Amphibien aus einer Folge stark verknöcherter Wirbel, die gelenkig miteinander verbunden sind. Bei vielen fossilen Amphibien weisen die Wirbel einen komplizierten Bau auf. Die Struktur der Wirbel kann deshalb als systematisches Merkmal benützt werden. Man unterscheidet zwei Wirbeltypen: den Bogenwirbel und den Hülsenwirbel.

Für unsere Betrachtung ist der Bogenwirbel (apsispondyler Typus) besonders wichtig (Abb. 36). Auf eine seiner Varianten lassen sich die Wirbel aller höheren Tetrapoden zurückführen. Wie manche Fische besitzen viele fossile Amphibien zwei Wirbelkörper pro Segment. Sie werden als Knorpelbogen oder -blöcke angelegt, die später „verknöchern“. Der vordere Block heißt Interzentrum (Hypozentrum), der paarige hintere Pleurozentrum. Im Laufe der Evolution tritt die Tendenz auf, pro Körpersegment nur noch einen Wirbelkörper auszubilden. Dies kann auf zwei Wegen erreicht werden. Entweder wird das Interzentrum reduziert, der Wirbelkörper entspricht dann dem Pleurozentrum. Dies ist bei jener fossilen Amphibiengruppe der Fall, die zu den Reptilien überleitet. Bei einer anderen Gruppe fossiler Amphibien setzt sich dagegen das Interzentrum durch, während das Pleurozentrum verschwindet. Ein solches Verhalten zeigen die Stereospondyli.

Beim Hülsenwirbel (lepospondyler Typus) besteht der Wirbelkörper aus einer knöchernen Hülse oder Manschette, welche die Chorda umschließt. Zwischen zwei Wirbeln bleibt die Chorda teilweise erhalten, wodurch der Wirbelkörper eine sanduhrähnliche Gestalt erhält (amphicoeler Wirbel).

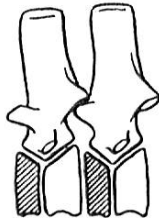
Eindrucksvolle Veränderungen vollziehen sich im Leben eines jeden Amphibiums im Zusammenhang mit dem Übergang von der Kiemen- zur Lungenatmung. Bei jeder Generation wird teilweise jener Umbau wiederholt, der sich in der Stammesgeschichte beim Übergang von den Crossopterygiern zu den Vierfüßern abgespielt haben muß. Bei der Ausbildung der Lungenatmung verschwinden die Kiemenbogengefäße jedoch nicht. Bei allen höheren Vierfüßern, die in der Jugend nie auf Kiemenatmung angewiesen sind, stellen sie immer wieder auftretende Gefäßstücke dar, welche die Grundlage der Blutversorgung des Kopfes und des Halses bilden. So entstehen auch beim menschlichen Keim Kiemenbogengefäße. Die



Reptil



Stereospondyli



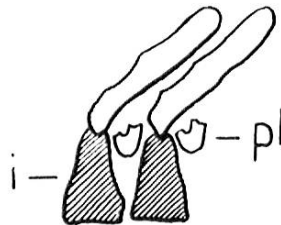
Embolomeri



Rhachitomi



Ichthyostega



Crossopterygier

Abb. 36: Bogenwirbel (apsispondyle Typen). i Interzentrum (Hypozentrum), pl Pleurozentrum.

Anlage der Blutgefäße im Gebiete der Kiemenspalten ist ein wichtiges Zeugnis für den gemeinsamen Bauplan aller Wirbeltiere.

Hunger und Liebe sind mächtige Triebfedern tierischen Lebens. Die Nahrung und den Geschlechtspartner finden die Tiere mit Hilfe von Sinnesorganen. Es erhebt sich auch hier die Frage, ob Änderungen im Bau der Sinnesorgane beim Übergang vom Wasser zum Landleben notwendig wurden. Ferner ist zu prüfen, ob schon den Fischen alle jene Sinnesorgane zukommen, wie wir sie von den Vierfüßern her kennen. Die Antworten der Anatomen und Physiologen sind eindeutig. Alle Sinnesorgane sind schon bei den Fischen ausgebildet. Natürlich werden sie beim Leben auf dem Lande den neuen Verhältnissen angepaßt.

Nach diesen Überlegungen, die sich auf die Verhältnisse bei heute lebenden Fischen und Amphibien stützen, müssen wir uns bei der Frage nach der Herkunft der Vierfüßer den fossilen Amphibien zuwenden. A. S. ROMER (1966) gliedert die Amphibien in folgende drei Unterklassen (Abb. 37):

1. Labyrinthodontia: Ober-Devon – Ober-Trias;
2. Lepospondyli: Karbon – Perm;
3. Lissamphibia: Unter-Trias – heute.

Die bedeutendsten Vertreter der Amphibien sind die fossilen Labyrinthodonten. Sie umfassen fast alle größeren Amphibien des Erdaltertums und der Trias. Unter ihnen finden sich nicht nur die Ahnen der Reptilien, sondern auch Vertreter, die dem Bild des Urtetrapoden am nächsten kommen. Ihre Blütezeit erlebten die Labyrinthodonten im Karbon, wo sie die ausgedehnten Sümpfe bevölkerten. Mit dem Perm setzte bereits ihr Niedergang ein. Sie traten ihre herrschende Rolle an die Reptilien ab. Wohl erreichten sie in der Trias mit *Mastodonsaurus* (Abb. 38) noch ein großes Ausmaß, wird doch dessen Schädel über einen Meter lang. Den Kampf um die Eroberung des Landes hatten sie jedoch resigniert aufgegeben. Ihr plumper Bau verwehrte ihnen, ihrer Beute auf dem Lande nachzujagen. Sie konnten sie wohl leichter im Wasser lauernd erhaschen. Mit dem Ende der Trias erlöschten diese großen Vertreter der Amphibien.

Bei den Lepospondyli handelt es sich meist um kleine Amphibien, die selten eine Länge von einem halben Meter erreichten. Neben fußlosen Vertretern mit zahlreichen, bis über hundert Wirbeln, lebten groteske Formen (*Diplocaulus*). Die Hinterecken ihres Schädels waren zu langen Fortsätzen ausgezogen. Es ist ungewiß, ob die Lepospondyli Nachkommen hinterlassen haben. Ihre Herkunft liegt noch völlig im Dunkeln. Ebenso ist die Vorgeschichte der Lissamphibia, wie die rezenten Amphibien zusammengefaßt werden, noch ungeklärt.

Im Gegensatz zu den heute lebenden Amphibien besaßen die Labyrinthodonten einen stark verknöcherten, soliden Schädel (Abb. 39). Er besitzt nur Öffnungen für die Nase, die Augen und das Scheitelauge. Höchst wahrscheinlich waren sie nicht nackt, sondern vollständig beschuppt. Ihr gut ausgebildeter Brustkorb spricht für einen Atemmechanismus mittels Lungen.

Die Jagd nach Übergangsformen zwischen Fischen und Tetrapoden spielte sich in Grönland ab. Die Dänen hatten 1931 unter der Leitung von LAUGE KOCH eine Expedition nach Grönland organisiert. Dabei entdeckte der junge G. SÄVE-SÖDER-

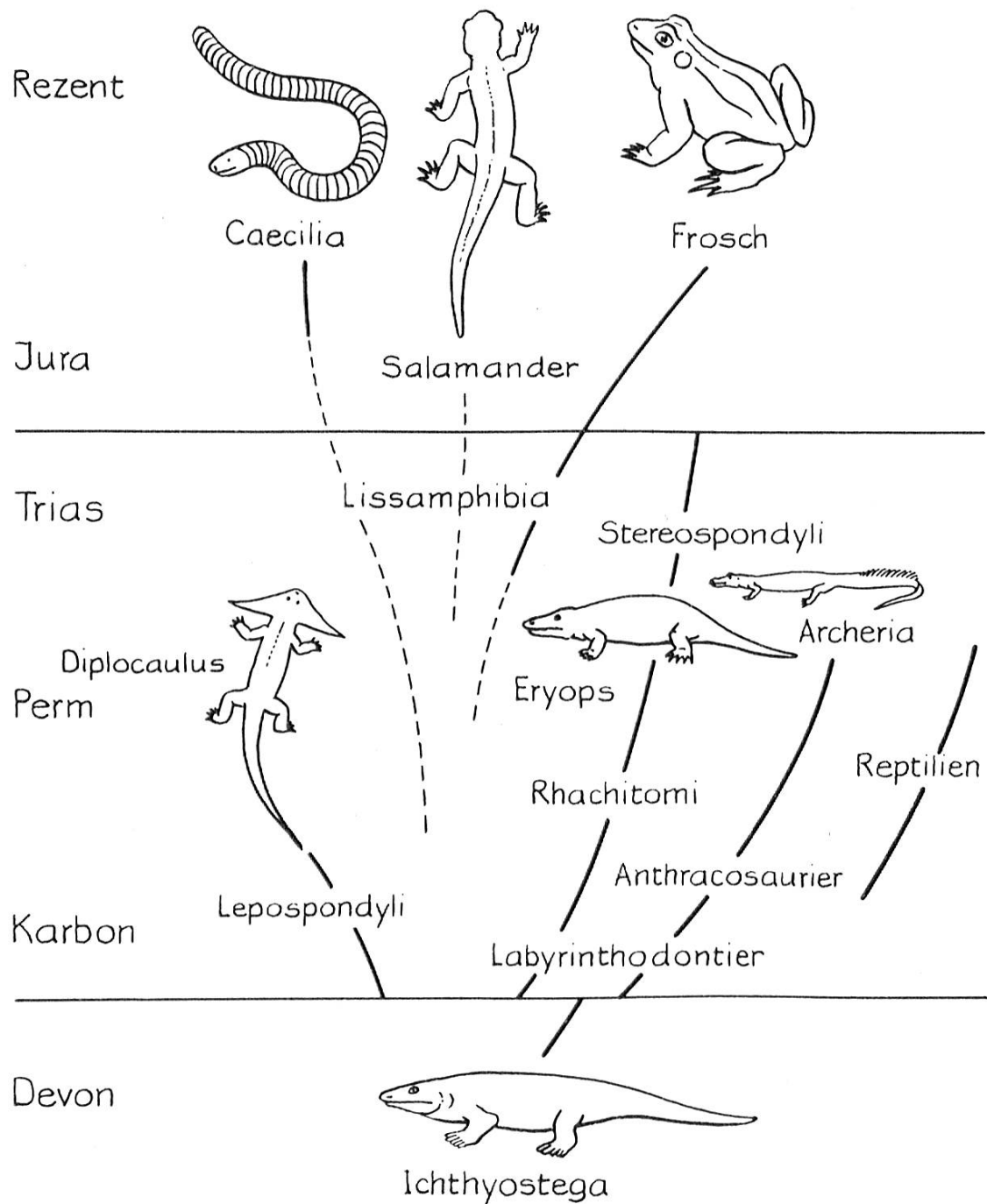
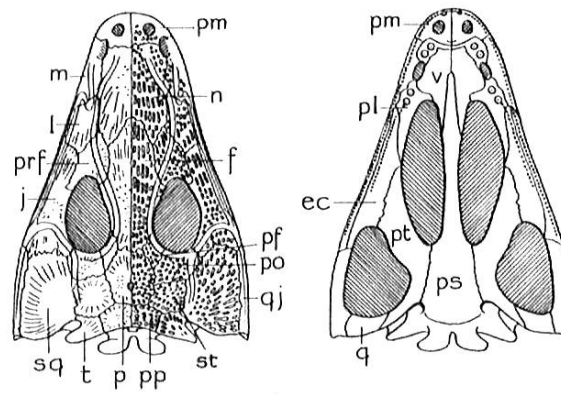


Abb. 37: Stammbaum der Amphibien.



Mastodonsaurus

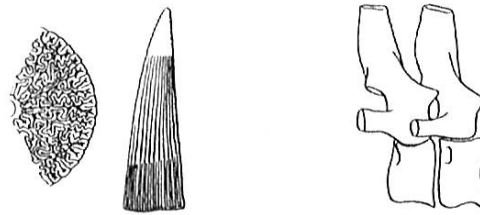


Abb. 38: *Mastodonsaurus*, Trias, Europa, ein Vertreter der Stereospondyli. Ansicht des Schädels von oben und unten.

ec	Ectopterygoid	pf	Postfrontale	pt	Pterygoid
f	Frontale	pl	Palatinum	q	Quadratum
j	Jugale	pm	Praemaxillare	qj	Quadratojugale
l	Lacrimal	po	Postorbitale	sq	Squamosum
m	Maxillare	pp	Postparietale	st	Supratemporale
n	Nasale	prf	Praefrontale	t	Tabulare
p	Parietale	ps	Parasphenoid	v	Vomer.

Zahn und Sektor eines Zahnquerschnittes, der den labyrinthodonten Verlauf des Dentins zeigt. Zwei Wirbel des stereospondylen Typus; ihr Wirbelkörper besteht nur aus dem Wirbelzentrum.

Nach E. KUHN-SCHNYDER (1974, Abb. 4).

Schädel von Amphibien

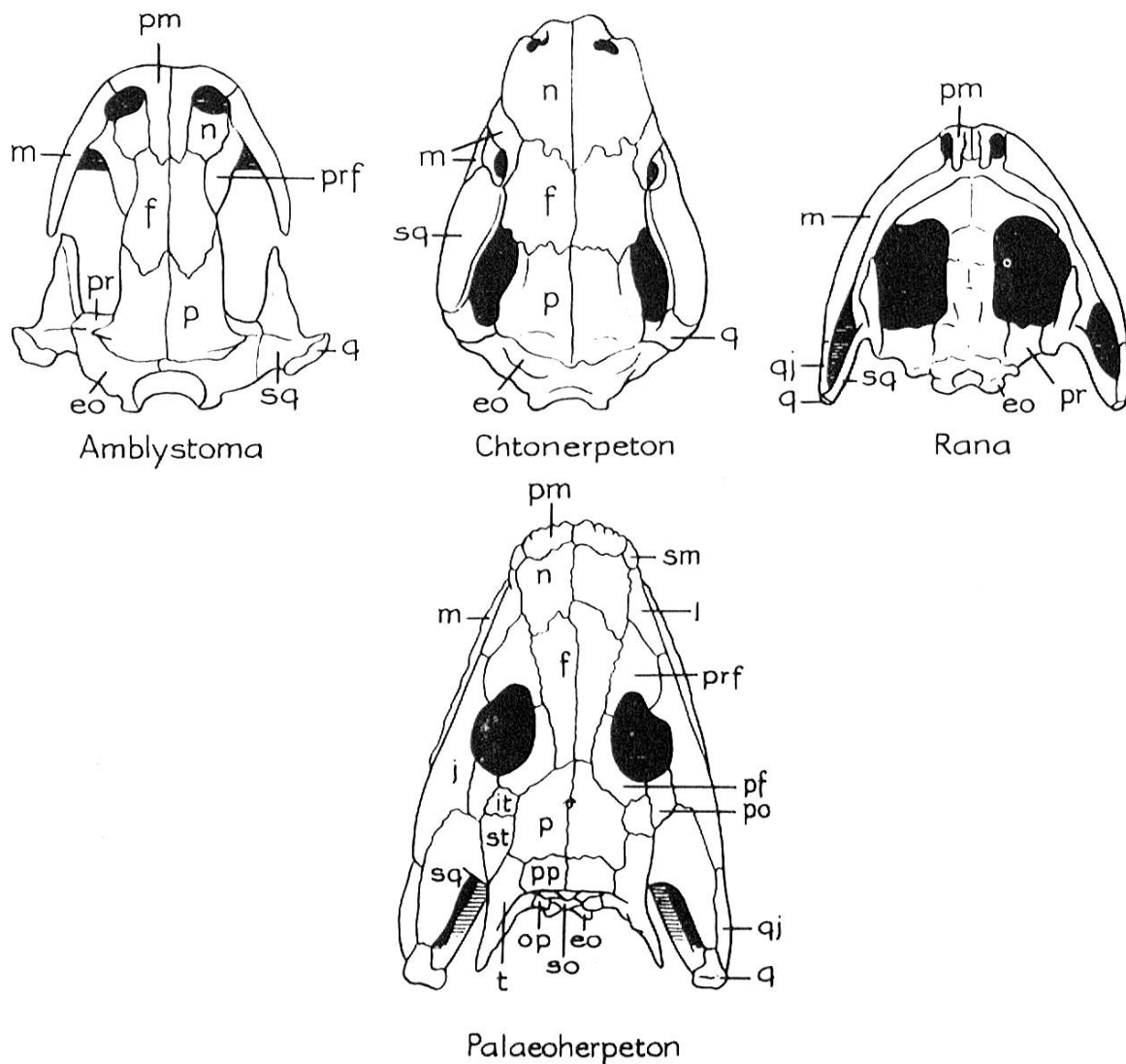


Abb. 39: Schädel von Vertretern der drei Ordnungen der Lissamphibia und Schädel eines Vertreters der Labyrinthodontia. *Amblystoma* (Urodela, rezent), *Chtonerpeton* (Gymnophiona, rezent), *Rana* (Anura, rezent), *Palaeoherpeton* (Anthracosauria, Karbon). Ansicht der Schädel von oben.

eo	Exoccipitale	p	Parietale	q	Quadratum
f	Frontale	pf	Postfrontale	qj	Quadratojugale
j	Jugale	pm	Praemaxillare	sm	Septomaxillare
it	Intertemporale	po	Postorbitale	so	Supraoccipitale
l	Lacrimale	pp	Postparietale	sq	Squamosum
m	Maxillare	pr	Proöticum	st	Supratemporale
n	Nasale	prf	Praefrontale	t	Tabulare.
op	Opisthoticum				

BERGH im Oberen Devon des Celsiusberges beim Kaiser-Franz-Josef-Fjord Wirbeltierreste. Am interessantesten unter diesen Funden waren sieben mehr oder weniger vollständige Schädel eines unbekannten Wirbeltieres. G. SÄVE-SÖDERBERGH beschrieb sie im folgenden Jahr als *Ichthyostega*. Mit dieser Arbeit über das merkwürdige Tier mit einem «Fischdach» wurde der 22jährige Verfasser mit einem Schlag berühmt. Die Schädel entsprachen jenem missing link, das die Lücke zwischen den Crossopterygiern und Tetrapoden schließen konnte. War *Ichthyostega* bereits ein Vierfüßer? War sie vielleicht noch ein Fisch? Weitere Funde lösten das Rätsel. *Ichthyostega* besaß vier Landextremitäten, sie war ein Tetrapode. Man glaubte damit das letzte Geheimnis gelüftet zu haben. Seither wurde in Grönland mit Zähigkeit weiter gesammelt. E. JARVIK konnte 1952 zeigen, daß *Ichthyostega* noch einen richtigen Fischeschwanz besaß (Abb. 40). Eine Analyse ihrer Merkmale zeigt folgendes:

<i>Fischmerkmale:</i>	<i>Amphibienmerkmale:</i>
Mediane Flosse mit Radialia und Lepidotrichia	fünfstrahlige Gliedmaßen
Rudimentäres Prae- und Suboperculare	zweiköpfige Rippen
Seitenliniensystem in geschlossenen Kanälen	Schultergürtel nicht mehr mit dem Schädel verbunden
Endocranium zweiteilig	großer Vorder- und kurzer Hinterschädel
Ethmosphenoid verknöchert	Schädeldach ungeteilt
Parasphenoid kurz	

Wie diese Zusammenstellung zeigt, besitzt *Ichthyostega* eine Mischung, ein Mosaik von Fisch- und Amphibienmerkmalen. Gewisse Schädelmerkmale bei *Ichthyostega* verbieten es, sie als direkten Ahnen der Labyrinthodonten zu betrachten. Dagegen ist die Frage der Herkunft der *Ichthyostega* und damit auch der Tetrapoden gelöst. Als Vorfahren kommen nur die Rhipidistia in Betracht. Ein Vertreter der Osteolepiformes, *Eusthenopteron* aus dem Ober-Devon, ist sehr genau bekannt. *Eusthenopteron* besitzt bereits viele Merkmale der Tetrapoden, die den teleostomen Fischen abgehen. So läßt sich zum Beispiel das Skelett der paarigen Extremitäten von *Ichthyostega* zwangslos von demjenigen von *Eusthenopteron* herleiten.

Das «Wie» des Ursprungs der Amphibien hat A. S. ROMER (1946) anschaulich erörtert. Gleich wie die Ausbildung von Lungen anfänglich das Ergebnis einer Anpassung war, um sich im Wasser behaupten zu können, ist die Umbildung der paarigen Flossen zu Landgliedmaßen zu verstehen. Viele der ältesten Amphibien lebten wohl ausschließlich in Wassertümpeln, neben ihren nächsten Verwandten, den Quastenflossern, mit denen sie das Futter teilten. Solange Ströme und Tümpel Wasser führten, waren die Quastenflosser offenbar die überlegenen Typen; sie waren die besseren Schwimmer. Wenn jedoch die gefürchteten Trockenzeiten des

Ichthyostega (Ob. Devon)

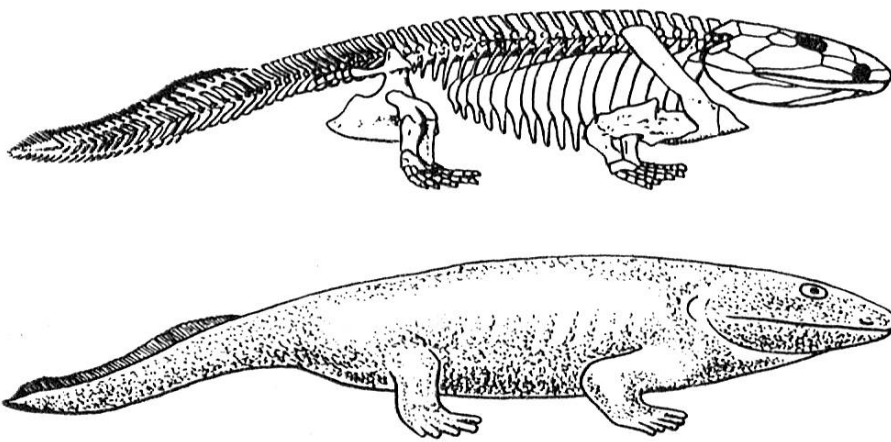
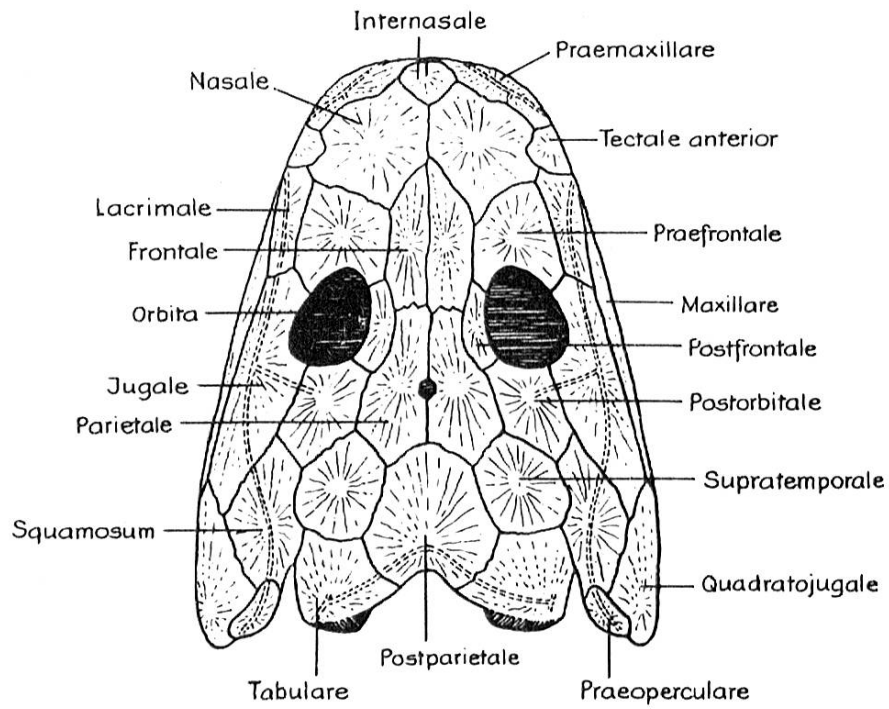


Abb. 40: *Ichthyostega*, der älteste bisher bekannte Vierfüßer aus dem Oberen Devon.

Devons hereinbrachen, das Wasser abstand und faulig wurde, konnten die Quastenflosser und Amphibien auch dann noch Luft schöpfen. Aber wenn die Tümpel austrockneten, dann waren die Vierfüßer im Vorteil. Die Fische gingen zugrunde, wenn es nicht rechtzeitig regnete. Die Lurche jedoch konnten eine andere Wasserstelle aufsuchen. Es ist nicht schwer einzusehen, wie das Land auf diese Weise allmählich von Amphibien bevölkert wurde. Sich vollständig vom Wasser zu lösen, blieb ihnen jedoch verwehrt.

7. Die Entwicklung der Reptilien

“In Nature’s infinite book of secrecy a little I can read.”

W. SHAKESPEARE, Antony and Cleopatra

Wir müssen uns darauf beschränken, folgende Probleme zu diskutieren:

1. den Ursprung,
2. die Groß-Systematik und
3. die Radiation der Reptilien.

Bevor wir uns dem Heer der fossilen Reptilien zuwenden, lassen wir zuerst die lebenden Vertreter sprechen. Vergleichen wir ihre Merkmale mit denjenigen der Amphibien und der Säugetiere:

	<i>Amphibien</i>	<i>Reptilien</i>	<i>Säugetiere</i>
Körpertemperatur	wechselnd		konstant
Atmung mittels	Kiemen, Lungen, Haut	Lungen	
Atemmechanismus	Druckpumpe	Saugpumpe	
Haut	nackt, drüsenreich	Schuppen, drüsenarm	Haare, Schuppen drüsenreich
Eier	dotterarm	dotterreich	dotterarm
Entwicklung mittels	Metamorphose	ohne Metamorphose	
Embryonalorgane	fehlen	vorhanden	
Herzkammer	unvollständig getrennt		getrennt
Gehörknöchelchen	1		3
Hinterhauptskondylen	2	1	2
Atlas-Axis-Komplex	fehlt	vorhanden	

Beim Vergleich dieser wichtigen Merkmale der lebenden Vierfüßer fällt auf, daß es sich fast ausschließlich um Eigenschaften der Weichteil Anatomie und solcher physiologischer Natur handelt. Von Bedeutung ist ferner, daß kein Merkmal aus-

schließlich der Klasse der Reptilien zukommt. Einen Teil der Eigenschaften trifft man auch bei den Amphibien, andere teilen sie mit den Säugetieren. Die Reptilien zeigen also ein Mosaik ursprünglicher und fortgeschrittener Merkmale. Die Entscheidung darüber, ob ein lebendes Wirbeltier zur Klasse der Reptilien gehört, kann jedoch auf Grund ihrer charakteristischen Merkmalskombination sicher getroffen werden. Auch die Zuweisung zu einer bestimmten Ordnung ist ohne Schwierigkeiten möglich. Sind doch die vier Ordnungen der Reptilien wohlabgegrenzt (Abb. 41). Es sind dies die folgenden:

1. Ordnung: Schildkröten (Chelonia, Testudinata);
2. Ordnung: Brückenechsen (Rhynchocephalia), mit einer lebenden Art (*Sphenodon* = *Hatteria*) auf einigen Inseln bei Neuseeland;
3. Ordnung: Schuppenechsen (Squamata), mit den Eidechsen (Lacertilia) und den Schlangen (Ophidia, Serpentes);
4. Ordnung: Krokodile (Crocodylia, Loricata).

Auch wenn nur Skelette vorliegen, ist eine sichere Bestimmung der lebenden Vertreter der Reptilien durchaus möglich (Abb. 42). So problemlos unsere Aufgabe bisher gewesen ist, so schwierig wird sie, wenn wir versuchen, die Evolution der Reptilien im Laufe der Erdgeschichte zu erfassen. Vermitteln uns doch die heutigen Vertreter nur einen schwachen Abglanz der im Erdmittelalter Festländer, Meere und den Luftraum beherrschenden Reptiliengeschlechter. Wenden wir uns zuerst der schwierigsten Frage zu, der Herkunft der Reptilien.

Reptilien

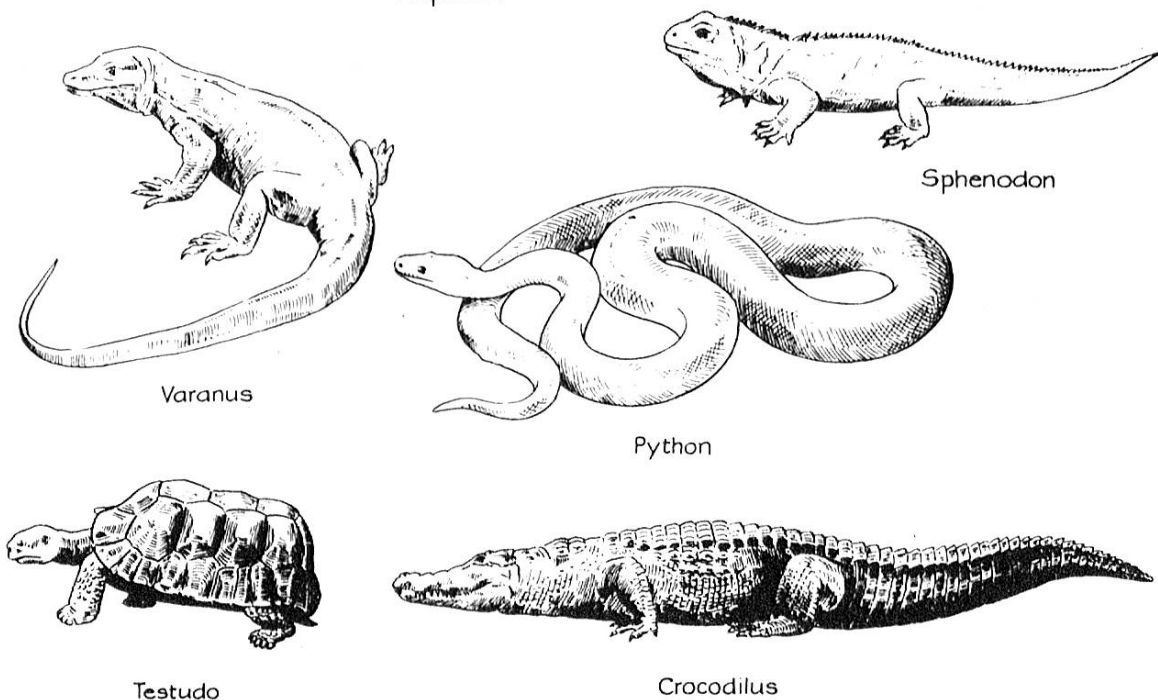


Abb. 41: Vertreter der lebenden Reptilordnungen. *Testudo* (Schildkröten, Chelonia), *Sphenodon* (Brückenechsen, Rhynchocephalia), *Varanus* (Squamata, Unterordnung Lacertilia, Eidechsen), *Python* (Squamata, Unterordnung Ophidia, Schlangen), *Crocodilus* (Crocodylia, Krokodilier).

Schädel rezenter Reptilien

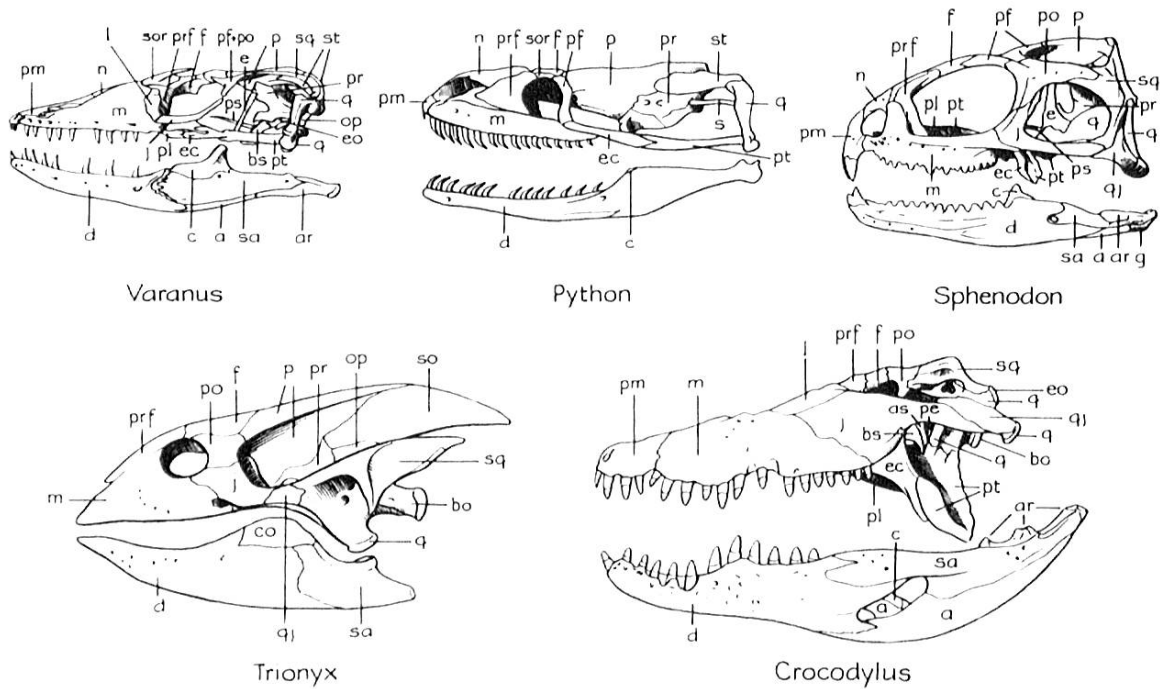


Abb. 42: Schädel lebender Reptilien, Seitenansicht. Die absoluten Größenverhältnisse sind nicht berücksichtigt.

a	Angulare	j	Jugale	pr	Proöticum
ar	Articulare	l	Lacrimale	prf	Praefrontale
as	Alisphenoid	m	Maxillare	ps	Parasphenoid
bo	Basioccipitale	n	Nasale	pt	Pterygoid
bs	Basisphenoid	op	Opisthoticum	q	Quadratum
c, co	Coronoid	p	Parietale	qj	Quadratojugale
d	Dentale	pe	Perioticum	s	Stapes
e	Epipterygoid	pf	Postfrontale	sa	Surangulare
ec	Ectoperygoid	pl	Palatinum	so	Supraoccipitale
eo	Exoccipitale	pm	Praemaxillare	sor	Supraorbitale
f	Frontale	po	Postorbitale	sq	Squamosum
				st	Supratemporale.

a) Der Ursprung der Reptilien

Es ist klar, daß die Reptilien von Amphibien abstammen müssen. Als Vorfahren können die heute lebenden Lurche jedoch nicht in Frage kommen. Denn die rezenten Amphibien: Frösche und Kröten, Salamander und Blindwühlen, sind keine primitiven Vertreter. Ihr Schädel, ihr postcraniales Skelett sowie ihre Weichteil-anatomie sind hochspezialisiert und abgewandelt.

Nach den Vorfahren der Reptilien müssen wir bei den Amphibien des Karbons suchen und zwar mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit bei den Batrachosauria EFREMOV 1946. Diese Ordnung der Labyrinthodontia umfaßt die drei folgenden Subordnungen:

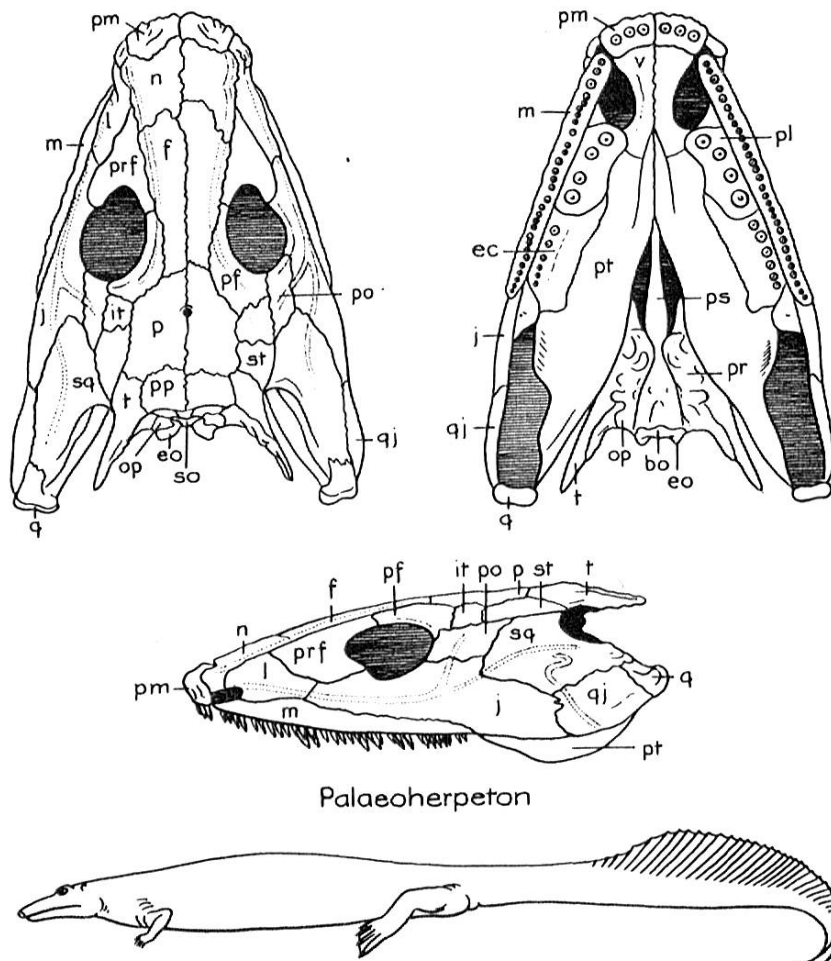
1. Anthracosauria SAVÉ-SÖDERBERGH 1934;
2. Gephyrostegoidea CARROLL 1969;
3. Seymouriamorpha WATSON 1917.

Die räuberischen Anthracosaurier waren große Süßwasserbewohner mit schwach entwickelten Gliedmaßen, die aalartig schwammen (Abb. 43). Als Vorfahren der Reptilien fallen sie nicht in Betracht.

Lange Zeit wurde *Seymouria* als missing link zwischen Amphibien und Reptilien angesehen (Abb. 44). In der Tat besitzt sie Körperproportionen wie ein Reptil. Der Schädel dagegen zeigt Seitenlinienkanäle, die für ein aquatisches Larvenstadium sprechen. Zudem stammen alle bekannten Vertreter der Seymouriamorpha aus dem Perm, traten also lange nach dem ersten Auftauchen der Reptilien auf. Als Vorfahren der Reptilien scheiden sie ebenfalls aus.

In neuerer Zeit hat R. L. CARROLL die Gattung *Gephyrostegus* als Modell eines Reptilvorfahren herausgestellt (Abb. 45). Auch ihr gehen jedoch zeitlich Reptilien voraus. *Gephyrostegus* stammt aus dem Westphal, also aus dem Oberen Pennsylvanian (Ober-Karbon). Das Skelett zeigt keine ausgesprochen aquatischen Anpassungen. R. L. CARROLL nimmt einen amphibischen Fortpflanzungsmodus an.

Bei der Suche nach den ältesten Reptilien wird uns die Lückenhaftigkeit der fossilen Überlieferung wiederum besonders eindrücklich bewußt. Tatsächlich ist ja die Chance eines terrestrischen Wirbeltieres, fossil und erst noch der Wissenschaft zugänglich zu werden, minimal. Zum Glück kennt man zwei Lagerstätten des Ober-Karbons, die dank günstiger Umstände ein terrestrisches Milieu mit frühen Reptilien widerspiegeln. Die ältere der beiden Fundstellen im Unter-Pennsylvanian ist schon 1852 von CHARLES LYELL bei der Kohlenmine von Joggins an der Bay of Fundy in Neuschottland (Kanada) entdeckt worden. In Stümpfen riesiger Schuppenbäume (fossile Bärlappgewächse), die aufrechterhalten blieben, fand man eine reiche Tierwelt, hunderte von Amphibien und etwa ein Dutzend Reste von Reptilien (Abb. 46). Unter den Reptilien sind bereits zwei Ordnungen vertreten: die Captorhinomorpha mit *Hylonomus* und die Pelycosauria mit *Protoclepsydrops*. Eine etwas jüngere Fundstelle wurde 1956 von ALFRED S. ROMER nahe bei Sydney in Neuschottland entdeckt. Obschon hier nur fünf Baumstümpfe gesammelt wurden, zeigten drei eine reiche Ansammlung von Tetrapoden, hauptsächlich Reptilien. Von denjenigen Resten, die zur Gattung *Palaeothyris* (Abb. 47) ge-



Palaeoherpeton

Archeria

Anthracosauria

Abb. 43: Vertreter der Anthracosauria. *Palaeoherpeton* aus dem Ober-Karbon, *Archeria* aus dem Unter-Perm.

bo	Basioccipitale	op	Opisthoticum	ps	Parasphenoid
ec	Ectopterygoid	p	Parietale	pt	Pterygoid
eo	Exoccipitale	pf	Postfrontale	q	Quadratum
f	Frontale	pl	Palatinum	qj	Quadratojugale
it	Intertemporale	pm	Praemaxillare	so	Supraoccipitale
j	Jugale	po	Postorbitale	st	Supratemporale
l	Lacrimale	pp	Postparietale	t	Tabulare
m	Maxillare	pr	Proöticum	v	Vomer
n	Nasale	prf	Praefrontale		

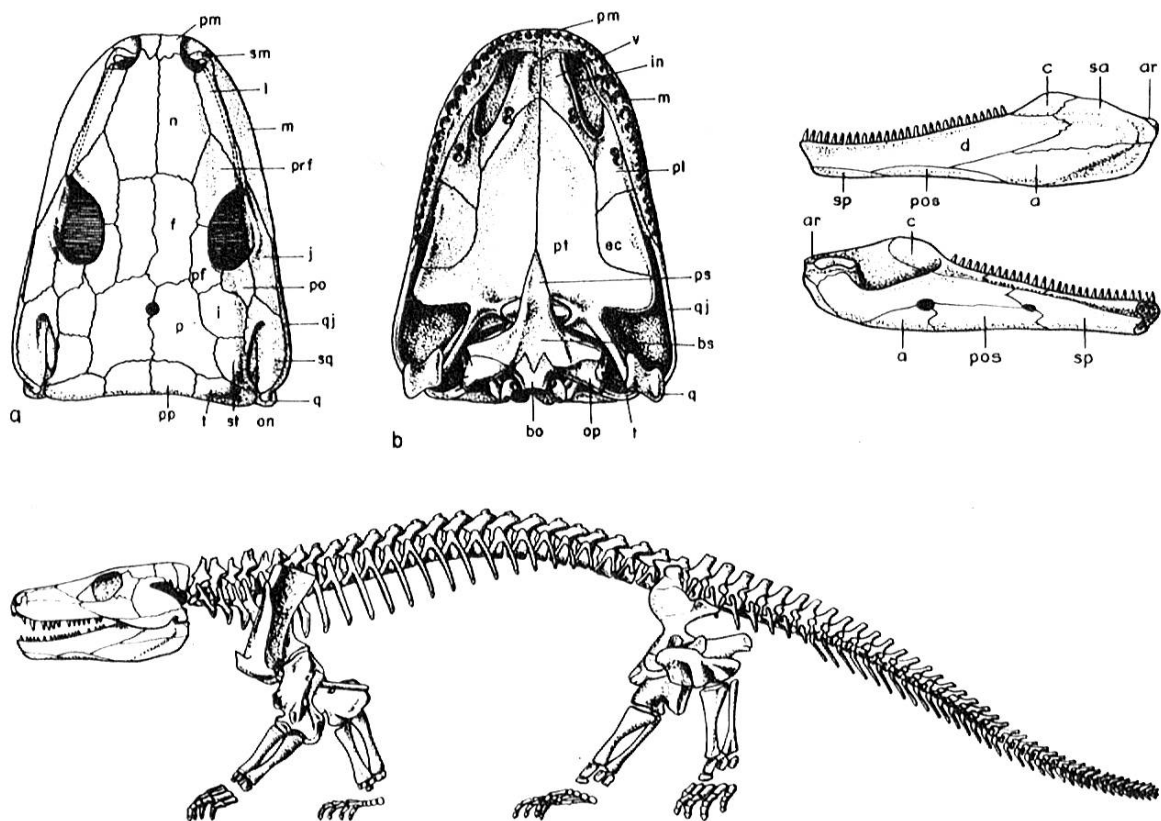
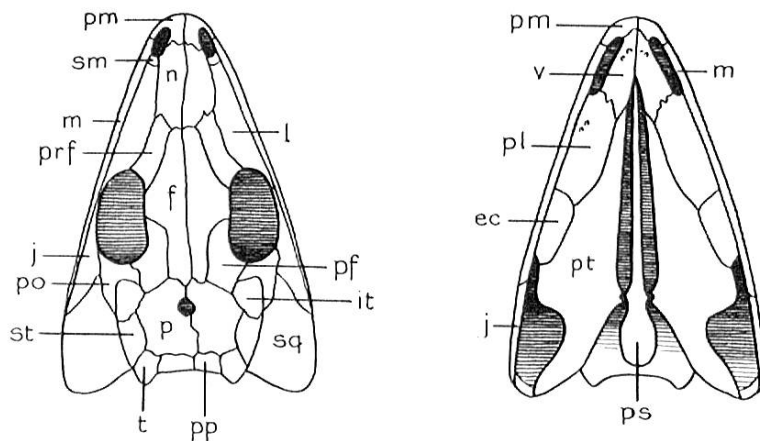


Abb. 44: *Seymouria baylorensis* BROILI. Aus dem Perm von Texas.
Rekonstruktion des Skelettes in Schreitstellung. – a Ansicht des Schädels von oben. – b Ansicht des Schädels von unten. – Unterkiefer, Ansicht von außen, resp. von innen.

a	Angulare	l	Lacrimale	prf	Praefrontale
ar	Articulare	m	Maxillare	ps	Parasphenoid
bo	Basioccipitale	on	Ohrschlitz	pt	Pterygoid
bs	Basisphenoid	op	Opisthoticum	q	Quadratum
c	Coronoid	p	Parietale	qj	Quadratojugale
d	Dentale	pf	Postfrontale	sa	Surangulare
ec	Ectopterygoid	pl	Palatinum	sp	Spleniale
f	Frontale	pm	Praemaxillare	sq	Squamosum
i	Intertemporale	po	Postorbitale	st	Supratemporale
in	Choane (innere Nasenöffnung)	pos	Postpleniale	t	Tabulare
j	Jugale	pp	Postparietale	v	Vomer

Gephyrostegida



Bruktererpeton

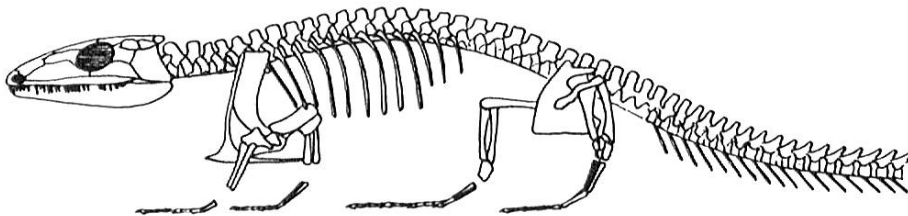


Abb. 45: Ein europäischer Vertreter der Gephyrostegida: *Bruktererpeton* aus dem Ober-Karbon. Nach J. A. BOY & K. BANDEL (1973).

f	Frontale	pf	Postfrontale	pt	Pterygoid
l	Lacrimale	pl	Palatinum	sm	Septomaxillare
it	Intertemporale	pm	Praemaxillare	sq	Squamosum
j	Jugale	po	Postorbitale	st	Supratemporale
m	Maxillare	pp	Postparietale	t	Tabulare
n	Nasale	prf	Praefrontale	v	Vomer.
p	Parietale	ps	Parasphenoid		

hören, konnte das ganze Skelett rekonstruiert werden. Von den Vorläufern in Joggins weicht es nur wenig ab.

Warum wissen wir überhaupt, daß es sich bei diesen genannten Vierfüßern um Reptilien handelt? Der Grund liegt darin, daß es die ältesten Vertreter zweier Linien sind, welche später eine hohe Blüte erreichten. *Hylonomus* und *Palaeothyris* (Abb. 48) sind als Captorhinomorpha Vorläufer der heute lebenden Reptilien und der Vögel. *Protoclepsyrops* ist ein erster Vertreter der Pelycosauria, der Ahnen der Säugetiere.

Die Funde sprechen dafür, daß die ursprünglichen Reptilien klein waren. Ihr Skelett war hochgradig verknöchert, die Gliedmaßen gut entwickelt. Als kleine terrestrische Räuber ernährten sie sich von Schnecken und Arthropoden. Mit der Zeit wurde das Nahrungsangebot auf dem Lande besser. Die ursprüngliche Kör-

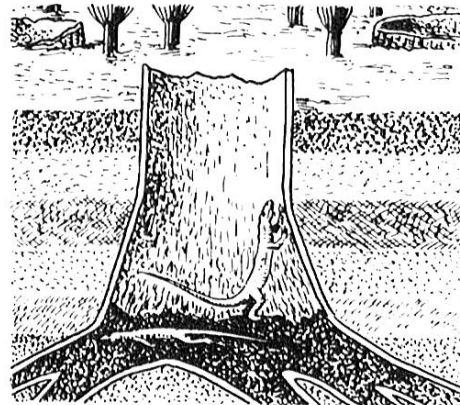
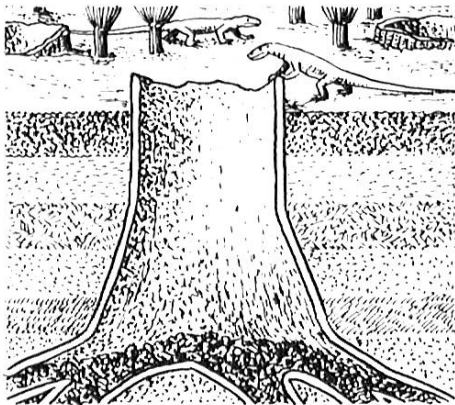
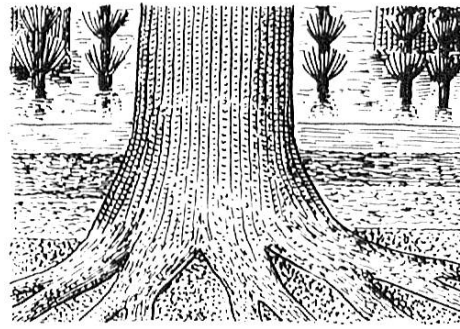
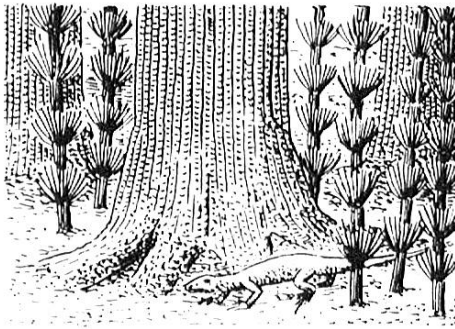


Abb. 46: In den Stümpfen von Schuppenbäumen im Unter-Pennsylvanian von Joggins (Neuschottland, Kanada) finden sich Reste von Amphibien und Reptilien.
Nach R. L. CARROLL.

perlänge (ohne Schwanz) von 6-20 cm steigerte sich. Einzelne Reptilien erreichten im unteren Perm eine Länge von 3 m bei einem Gewicht von 300 kg.

Aus dem Ober-Karbon sind ferner noch weitere, wohlabgegrenzte Gruppen von Vierfüßern bekannt, deren Zugehörigkeit zu den Reptilien umstritten ist. Sie alle besitzen eine Organisationshöhe des Skelettes, wie man sie von primitiven Reptilien erwartet. Es sind die Seymouriamorphen, Solenodonsauriden, Microsaurier, Limnosceliden und Diadectiden (Abb. 49). Sie starben nach kürzerer oder längerer Zeit aus, ohne Nachkommen zu hinterlassen. Der Übergang von den Amphibien zu den Reptilien erfolgte offenbar gleitend, ohne grundlegende Änderungen des Skelettes. Die Leistungsfähigkeit einzelner Teile wird erhöht. Eine neue, bisher unbekannte Leistung des Skelettes wird jedoch nicht erworben. So bleibt uns als einziges Kriterium zwischen Amphibien und Reptilien der tiefgreifende Unterschied im Fortpflanzungsmodus.

Wie wir schon einleitend vernommen haben, legen die Reptilien ihre Eier auf dem Lande ab. Deshalb müssen die Eier durch eine Schale geschützt und mit embryonalen Hilfsorganen: Amnion, Serosa und Allantois, ausgestattet werden (Abb. 50). Es ist dies eine Organisation, die von den Vögeln und den Säugetieren übernommen wurde. Die drei höchststehenden Wirbeltierklassen werden deshalb als Amnioten den Anamnia gegenübergestellt. Dem dotterreichen Ei der Reptili-

Paleothyris

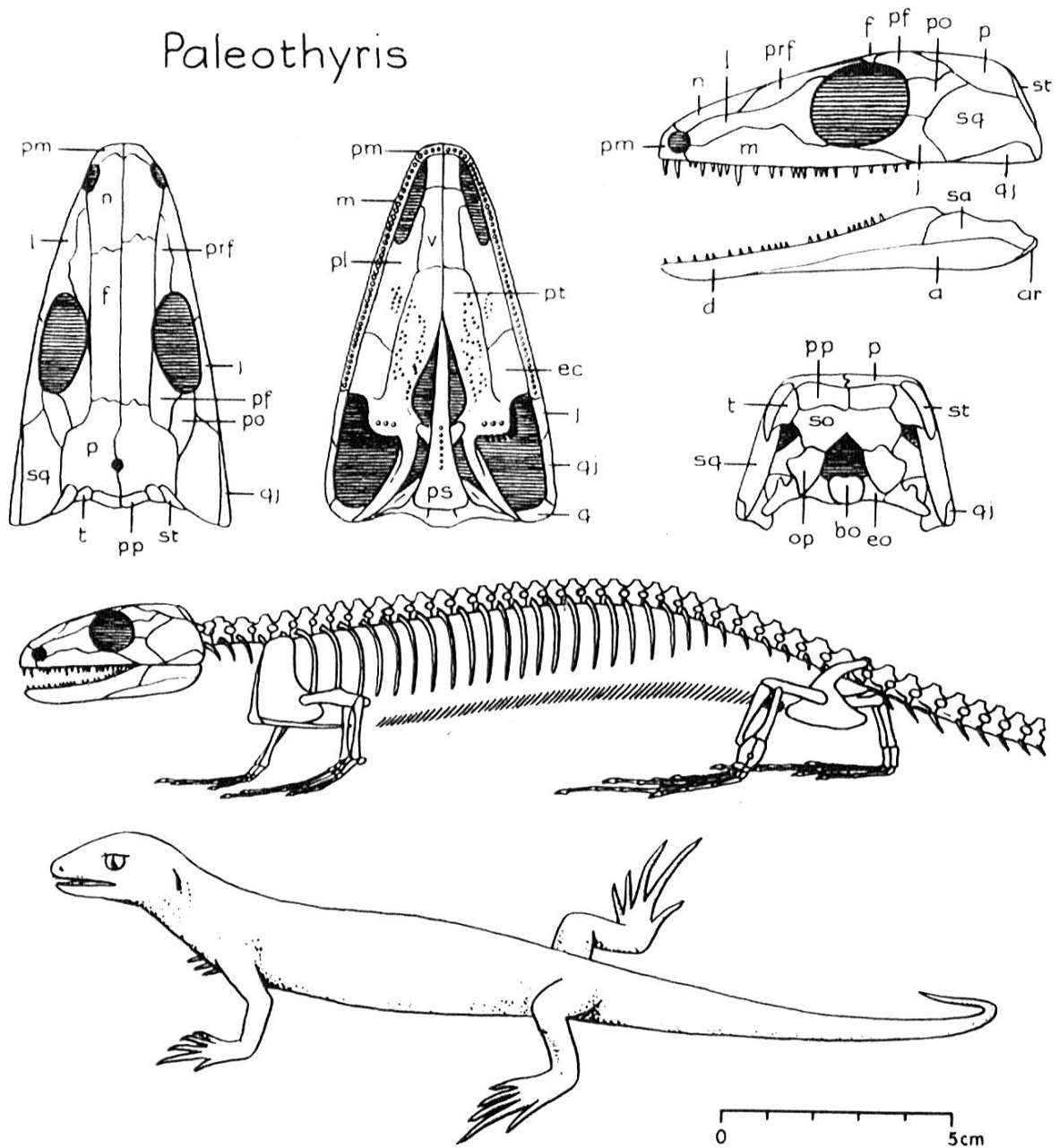


Abb. 47: *Paleothyris*, einer der ältesten Vertreter der Captorhinomorpha aus dem Oberkarbon von Sydney (Neuschottland).

a	Angulare	n	Nasale	pt	Pterygoid
ar	Articulare	op	Opisthoticum	q	Quadratum
bo	Basioccipitale	p	Parietale	qj	Quadratojugale
d	Dentale	pf	Postfrontale	sa	Surangulare
ec	Ectopterygoid	pl	Palatinum	so	Supraoccipitale
eo	Exoccipitale	pm	Praemaxillare	sq	Squamosum
f	Frontale	po	Postorbitale	st	Supratemporale
j	Jugale	pp	Postparietale	t	Tabulare
l	Lacrimale	prf	Praefrontale	v	Vomer
m	Maxillare	ps	Parasphenoid		

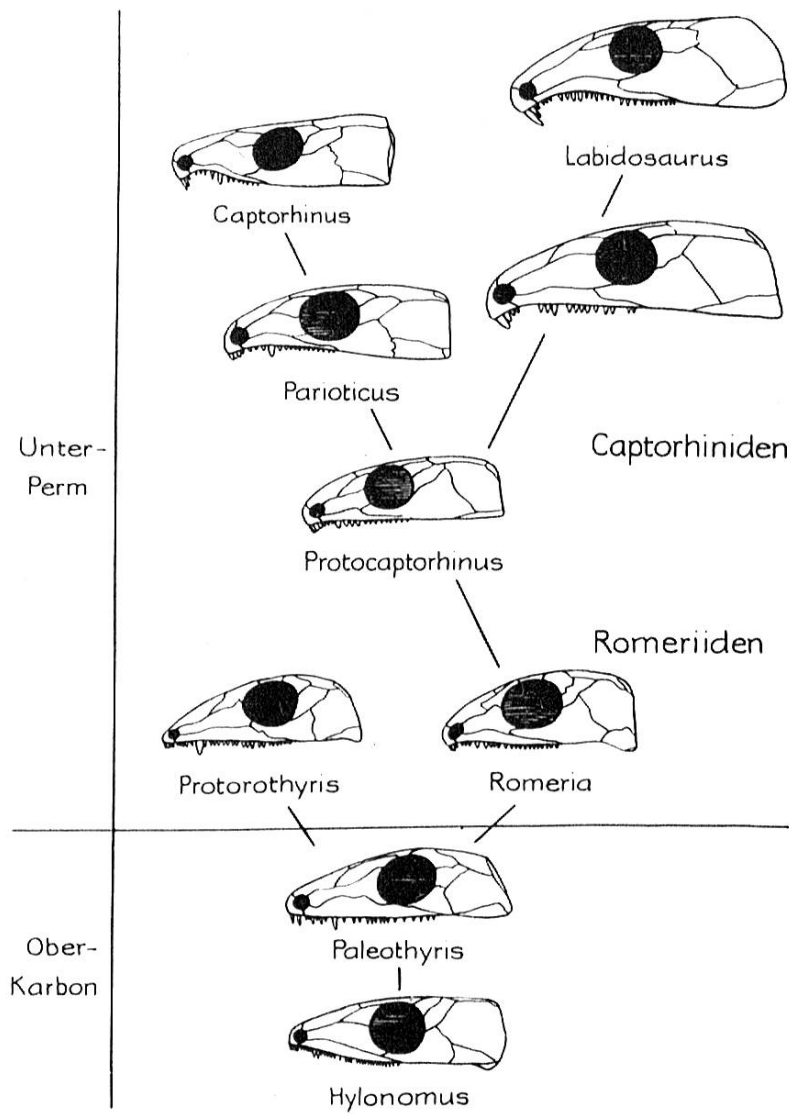


Abb. 48: Evolution der Captorhiniden. Nach J. CLARK & R. L. CARROLL (1973).

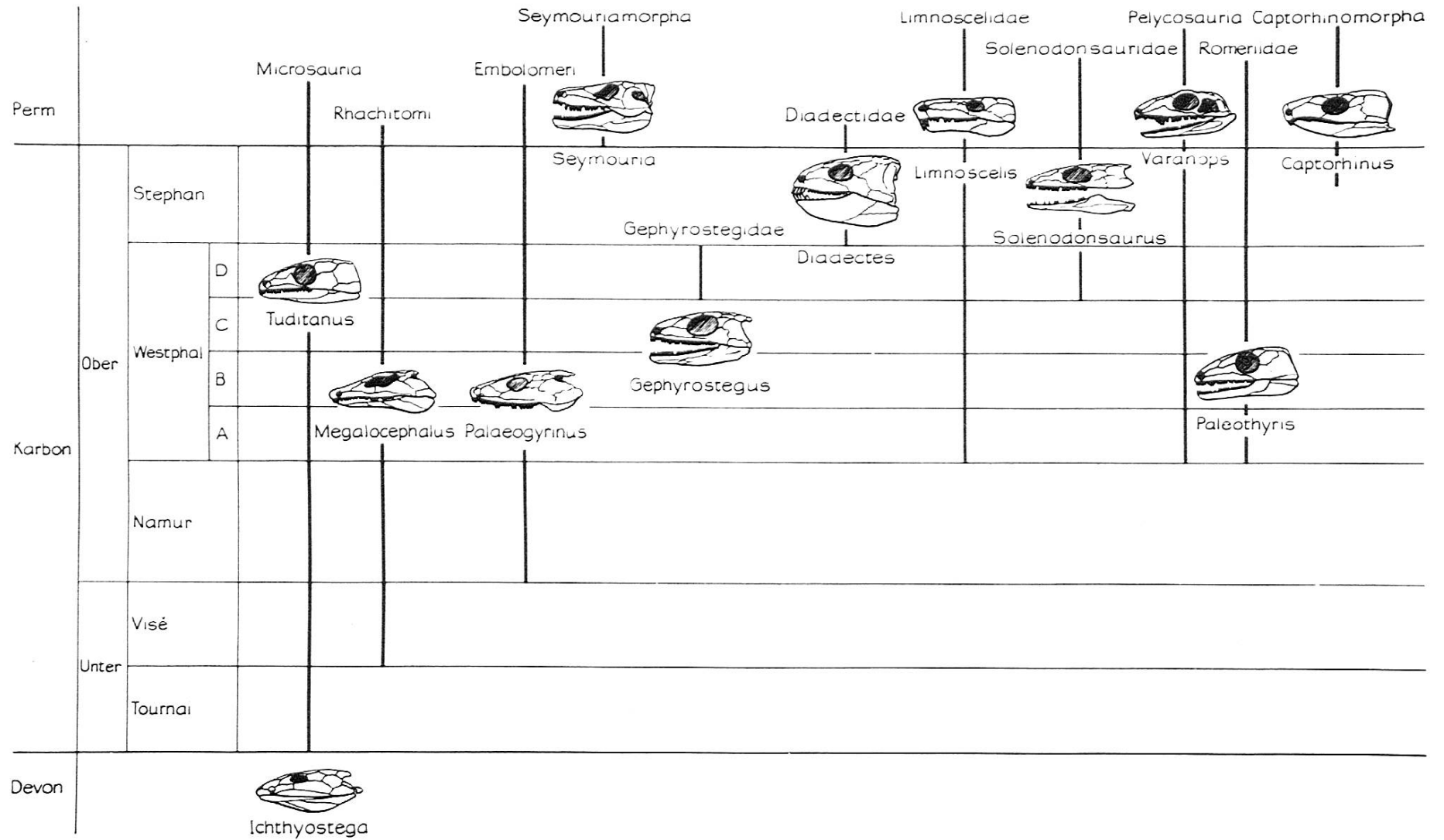


Abb. 49: Das Feld zwischen Amphibien und Reptilien.

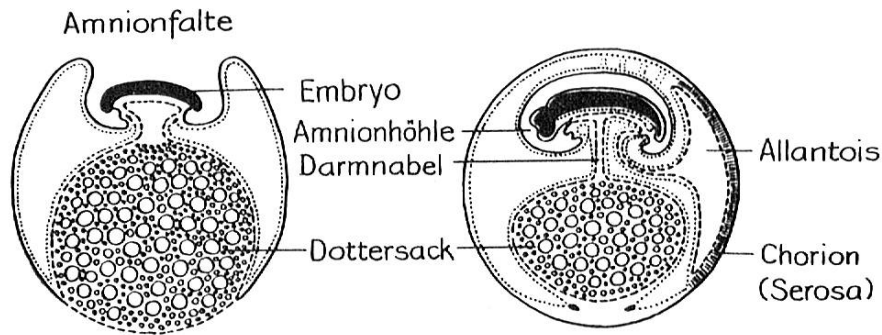


Abb. 50: Das Amniontnei.

en, das eine innere Befruchtung verlangt, steht das dotterärmere Ei der Amphibien gegenüber. Seine Befruchtung erfolgt meist im Wasser, worauf sich eine kiementragende Larve entwickelt. Vielfach wird jedoch vergessen, daß heute in tropischen Gebieten die Eier von Amphibien nicht selten an Land, in einer feuchten Umgebung, abgelegt werden und sich dort entwickeln. Auch Ovoviviparie kommt gelegentlich bei Salamandern vor. Wenige befruchtete Eier werden dabei im Körper des Weibchens zurückbehalten bis die Jungen ausschlüpfen.

Wie, wann und von wem wurde das Amniontnei erfunden? Das bisher älteste Amniontnei stammt aus dem unteren Perm. Seine Entstehung muß natürlich viel weiter zurückliegen. Ich halte es für möglich, daß das Amniontnei über dem Wege der Ovoviviparie entwickelt wurde. Dieses Ziel ist sicher in kleinen und kleinsten Schritten erreicht worden. Das Übergangsfeld zwischen Amphibien und Reptilien muß deshalb weit in das Unter-Karbon zurückreichen. Daß wir dabei in die Nähe des transitorischen Feldes zwischen Fischen und Vierfüßern geraten, sei nur am Rande vermerkt.

Morphologisch stellen die Reptilien eine Entwicklungsstufe der Wirbeltiere dar. Es ist deshalb verständlich, daß es unmöglich ist, eine Definition der Klasse der Reptilien zu geben, die fossile und lebende Vertreter umfaßt und alle übrigen Vierfüßer ausschließt. Wichtige Merkmale der Reptilien sind, daß sie während ihres ganzen Lebens auf dem Lande leben können. Sie besitzen also keine kiementragenden Larven und sind weder Vogel noch Säugetier. Dazu lassen sich die Reptilien durch eine Reihe von Entwicklungstendenzen charakterisieren, die zumeist mit einer Leistungssteigerung verbunden sind. So differenziert sich eine typische Halsregion heraus. Damit ist eine größere Beweglichkeit des Kopfes verbunden, welche durch die Ausbildung eines Atlas-Axis-Komplexes erhöht wird. Die Entwicklung eines Halses, also eines einarmigen, beweglichen Hebels, erfordert einen leicht gebauten Schädel. Die Zahl der Schädелеlemente wird reduziert. Elemente des Schädeldaches wandern zum Hinterhaupt. Dazu werden Schläfenöffnungen entwickelt. Das Gebiß wird leistungsfähiger. Je nach der Ernährungsart wird der ursprüngliche Schädel mit seinem kinetischen Gaumen akinetisch (monimostyl) oder seine Beweglichkeit wird erhöht (streptostyl).

b) Das System der Reptilien

Versuche, die einzelnen Ordnungen der Reptilien stammesgeschichtlich miteinander zu verknüpfen, setzten in der Paläontologie relativ spät ein, trotzdem die Kenntnis fossiler Vertreter in der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts lawinenartig anwuchs. Die Grundlagen für die heutigen Ansichten über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Reptilien untereinander verdanken wir den Ideen von EDWARD DRINKER COPE (1840–1897) und GEORG BAUR (1859–1898). Gegen Ende des letzten Jahrhunderts schrieben sie dem Fehlen oder Vorkommen von Schläfenfenstern am Schädel eine große systematische Bedeutung zu. Sie wiesen darauf hin, daß frühe und primitive Reptilien wie ihre amphibischen Vorfahren eine geschlossene Schläfenregion besitzen; erdgeschichtlich jüngere Vertreter dagegen jederseits ein oder zwei Schläfenfenster, so daß ein oder zwei Jochbogen entstehen. Einen vorläufigen Abschluß erfuhr diese Periode durch die klassische Arbeit von HENRY FAIRFIELD OSBORN (1857–1935): «The Reptilian Subclasses Diapsida and Synapsida and the Early History of the Diaptosauria» (1903). Er kam zum Schluß, daß jede Reptilordnung einer von zwei Subklassen zugeordnet werden könne (Abb. 51). Er bezeichnete sie als Synapsida und Diapsida. Die Synapsiden besitzen ein geschlossenes Schädeldach oder jederseits ein einziges Schläfenfenster, die Diapsiden jederseits deren zwei. Von Synapsiden sollten die Säugetiere, von Diapsiden die Vögel ihren Ursprung nehmen. Damit wurde jene Richtung der Systematik eingeleitet, welche in einer diphyletischen Klassifikation den natürlichen Ausdruck der Geschichte der Reptilien erblickt. Und nun setzte das Wechselspiel von Idee und Erfahrung ein.

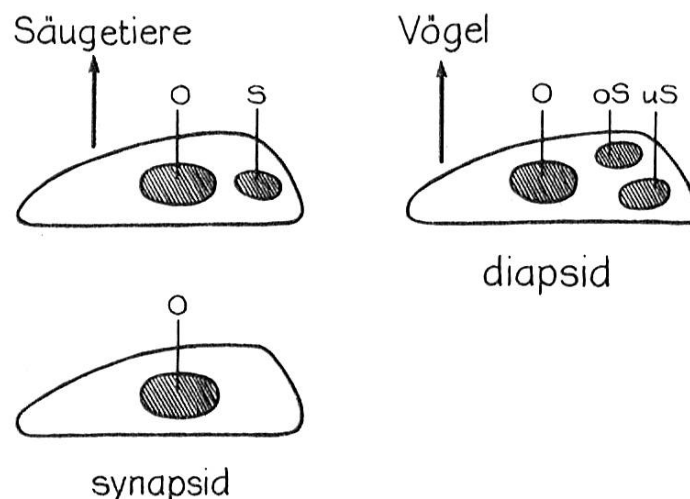


Abb. 51: Schema der Schläfenverhältnisse des Reptilienschädels nach H. F. OSBORN. O Augenöffnung, S Schläfenöffnung, oS, uS obere resp. untere Schläfenöffnung. Nach E. KUHN-SCHNYDER (1974).

Was ergab die weitere Überprüfung der Schläfenverhältnisse? Für die Reptilien ohne Schläfenfenster wurde die Subklasse der Anapsida aufgestellt (Abb. 52). Zur Subklasse der Synapsida mit einer unteren Schläfenöffnung rechnet man die Pelycosauria und das Heer der «mammal-like reptiles». Der diapside Schädeltypus ist offenbar zwei Mal unabhängig voneinander entstanden. Wir treffen ihn bei den Archosauria und bei den Lepidosauria (Eosuchia, Rhynchocephalia und Squamata) an. Eine weitere Subklasse mit einer oberen Schläfenöffnung stellen die Euryapsida dar, zu denen die Ichthyosauria und Placodontia gehören. Die Verhältnisse der Schläfenregion dürfen allerdings nur nach kritischer Prüfung für stammesgeschichtliche Schlüsse herangezogen werden. Unzweifelhaft ist das Vorkommen von Schläfenöffnungen, ihre Zahl und ihre Lage, ein wichtiges Merkmal, das in Zusammenhang mit der Ausbildung der Kiefermuskulatur und damit der Ernährung steht. Notwendig ist es jedoch, für die Systematik möglichst viele Merkmale unter Berücksichtigung ihrer Entwicklungstendenzen heranzuziehen.

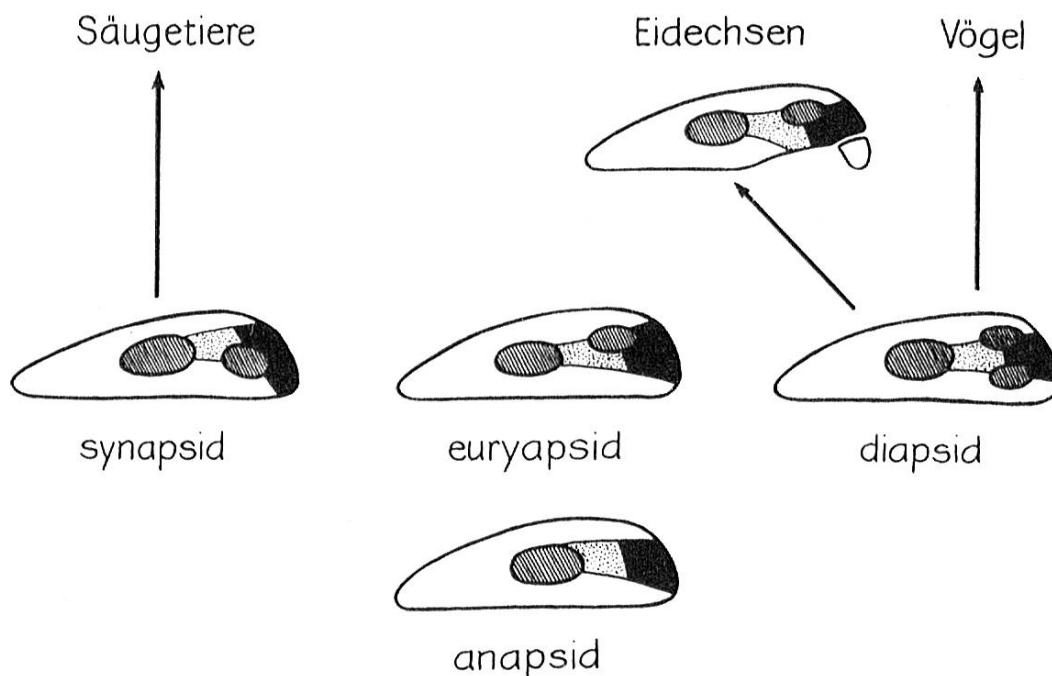


Abb. 52: Schläfenverhältnisse bei den Schädeln von Reptilien. Falls nur eine Schläfenöffnung vorliegt, kann sie verschieden hoch liegen. Postorbitale punktiert, Squamosum schwarz. Nach E. KUHN-SCHNYDER (1974).

c) Die Radiation der Reptilien

Nachdem im Ober-Karbon die Entwicklungsstufe der Reptilien erreicht worden war, verlieren wir im Perm fast alle Fäden. Eine Ausnahme bildet einzig die Linie der Synapsiden, die zu den Säugetieren führt. Vom ersten Auftreten im unteren Pennsylvanian an bilden sie gegenüber den übrigen Reptilzweigen eine scharf abgegrenzte Gruppe. Aus praktischen Gründen werden die Synapsiden in zwei Ordnungen gegliedert, die zwei sich folgenden Radiationen entsprechen. Die primitiveren Pelycosaurier sind die herrschenden Reptilien des späten Karbons und des frühen Perms. Aus ihnen entwickelten sich die Therapsiden, deren Artenzahl rasch zunahm. In der Unter-Trias noch dominierend, sind sie in der oberen Trias nur noch schwach vertreten. An ihrer Stelle rissen die Archosaurier (Thecodontier, Krokodilier und Dinosaurier) die Herrschaft an sich. Das Studium der Therapsiden der mittleren und der oberen Trias ist deshalb von höchstem Interesse, weil sich unter ihnen die direkten Vorfahren der Säugetiere finden müssen (siehe Seite 93).

Wenden wir uns der anderen Linie der Reptilien zu, die man den Synapsiden schon als Sauropsiden gegenübergestellt hat. Zu Ende des Perms war die Erde überwiegend von labyrinthodonten Amphibien und von Synapsiden besiedelt. Wenige andere isolierte Formen spielten keine Rolle. Die Tetrapoden-Fauna war ausgesprochen erdgebunden. Sie fehlte dem Meer, sie fehlte im Luftraum. Große ökologische Nischen waren also nicht besetzt. Mit der Trias-Periode traten die Reptilien in eine neue entscheidende Phase. Der Unterschied gegenüber der Fauna des Perms beruht weniger auf dem Verschwinden altertümlicher Gestalten, als auf dem Auftreten neuer Formen, nicht nur neuer Gattungen, sondern neuer Ordnungen (Abb. 53).

Zu Ende der Trias-Zeit überrascht die neue Fauna durch die Mannigfaltigkeit ihrer Anpassungen. Diese lassen sich in vier Kategorien gliedern:

1. Anpassungen an ein marines Leben: Ichthyosaurier, Sauropterygier, Placodontier, Lepidosaurier;
2. Erwerbung der Bipedie: Thecodontier, Saurischier, Ornithischier;
3. Erwerbung des Fliegens: Lepidosaurier, Pterosaurier;
4. Erwerbung der Warmblütigkeit: Therapsiden.

Während die Ichthyosaurier vor allem Tintenfische jagten, verfolgten die Sauropterygier auch Fische. Die Placodontier stellten hartschaliger Beute, Mollusken und Krebsen, nach. Auf dem Lande begründete die Bipedie den Erfolg der Archosaurier. Die Squamaten unternahmen einen schüchternen Versuch, als Gleitflieger die Luft zu erobern. Abkömmlinge der Archosaurier, die Flugsaurier, tauchen als aktive Flieger bereits in der Ober-Trias auf. Innerhalb der Synapsiden gehen wichtige Änderungen in Richtung der Säugetiere vor sich.

Neben diesen wichtigen Anpassungen treten noch weitere auf, so eine Panzerung, nicht nur bei den Schildkröten, sondern auch bei Thecodontiern und bei Placodontiern. Daneben fällt die Zunahme der Körpergröße auf. Einmal bei den marinen Ichthyosauriern und Sauropterygiern, sodann bei den terrestrischen Ar-

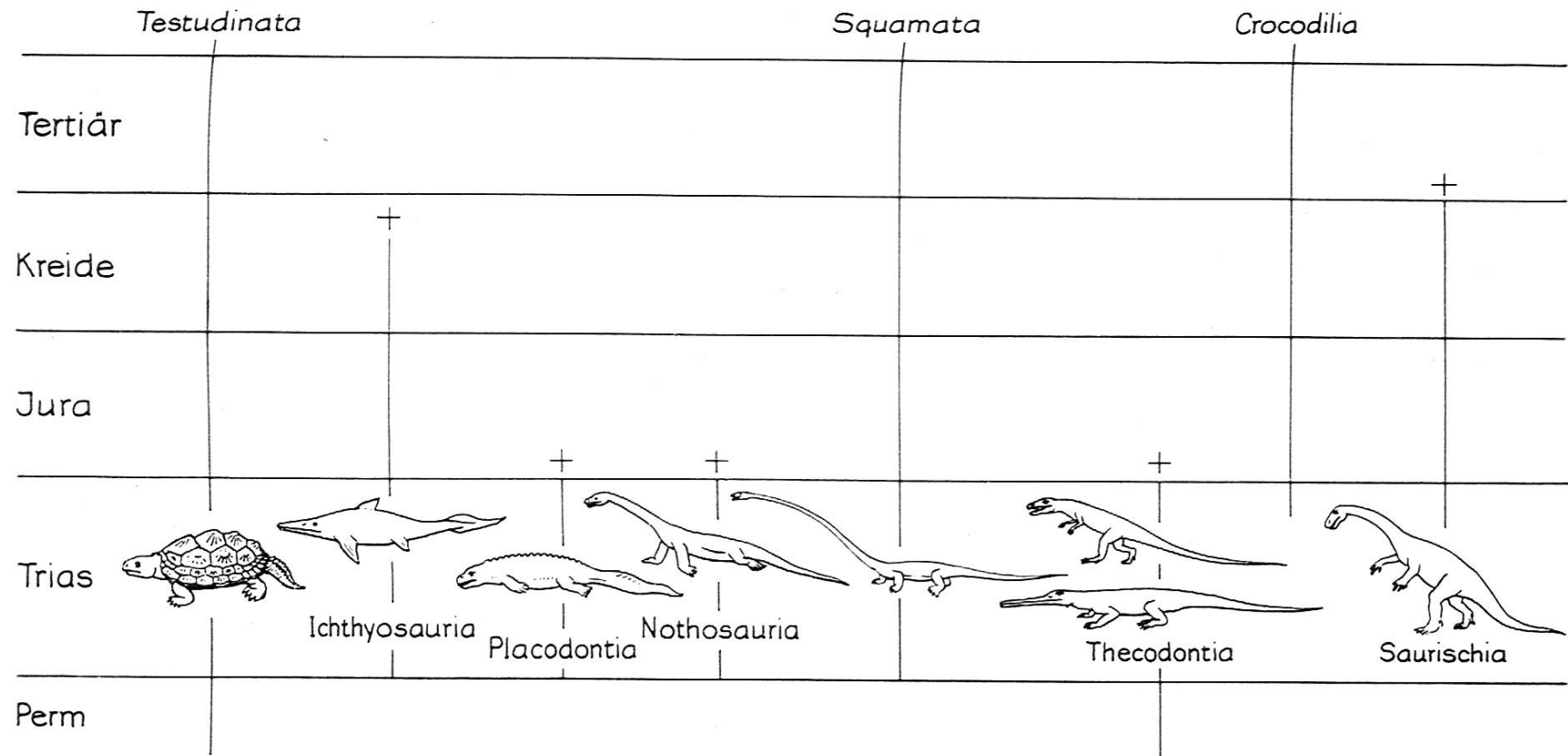


Abb. 53: Die Reptilien der Trias (ohne Synapsiden).
Nach E. KUHN-SCHNYDER (1974a).

chosauriern. Groß ist ferner der Anteil der Formen, die sich einer pflanzlichen Ernährung zuwandten: manche Schildkröten, die Rhynchosaurier, viele Archosaurier und manche Synapsiden. Endlich sei noch an die bizarren Gestalten, wie den Giraffenhalsosaurier (Abb. 54) erinnert, der in der mittleren Trias weit verbreitet war. Er ist nicht nur in Europa, sondern auch in Palästina nachgewiesen.

Überblicken wir die Evolution der sauropsiden Reptilien (Abb. 55), so beobachten wir, daß nach einer langen Inkubationszeit während des Perms fast schlagartig eine Fülle neuer Ordnungen in der Trias auftritt. Sie sind wohl abgegrenzt. Bei der Zuordnung der Reptilfunde bestehen keine Schwierigkeiten mehr. In den folgenden 200 Millionen Jahren tritt keine einzige neue Reptilordnung hinzu. Dagegen sterben zahlreiche Formen vor und am Ende der Kreidezeit aus.

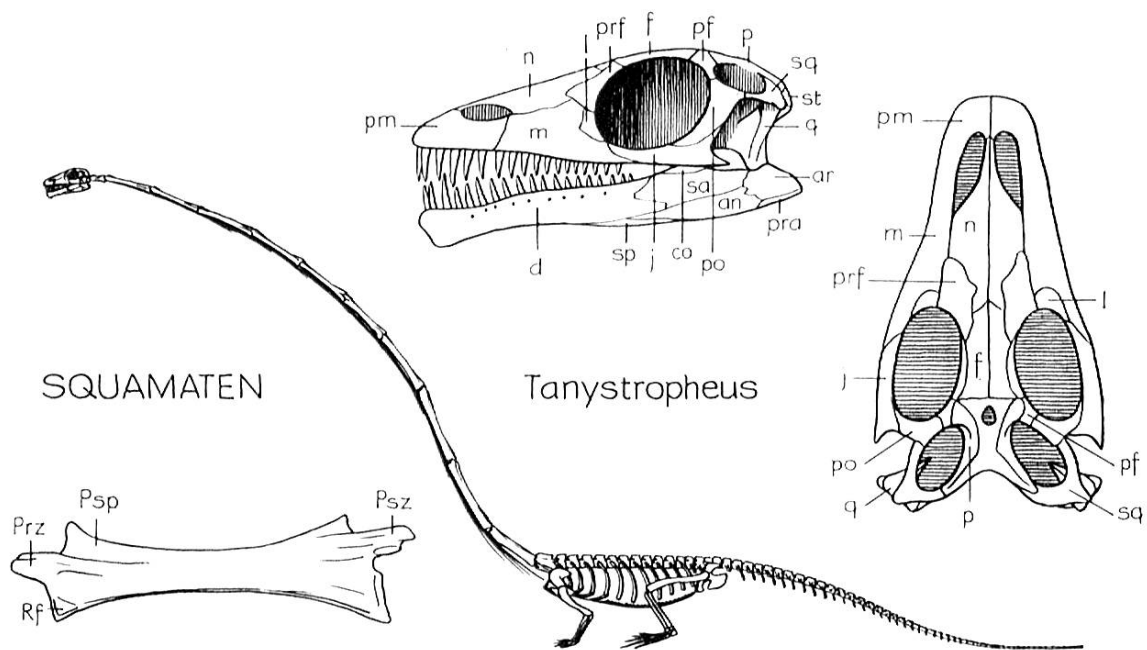


Abb. 54: Der Giraffenhalsaurier *Tanystropheus* aus der Mittleren Trias. Schädel von der Seite und von oben.

an	Angulare	n	Nasale	sp	Spleniale
ar	Articulare	p	Parietale	sq	Squamosum
co	Coronoid	pf	Postfrontale	st	Supratemporale
d	Dentale	po	Postorbitale	Schema eines Halswirbels.	
f	Frontale	pra	Praearticulare	Psp	Dornfortsatz
j	Jugale	prf	Praefrontale	Prz	Praezygapophyse
l	Lacrimale	q	Quadratum	Psz	Postzygapophyse
m	Maxillare	sa	Surangulare	Rf	Ansatzstelle der Halsrippe.

Rekonstruktion des Skelettes. Große Exemplare von *Tanystropheus* erreichten eine Länge von über 6 m. Alle Abbildungen nach R. WILD (1974).

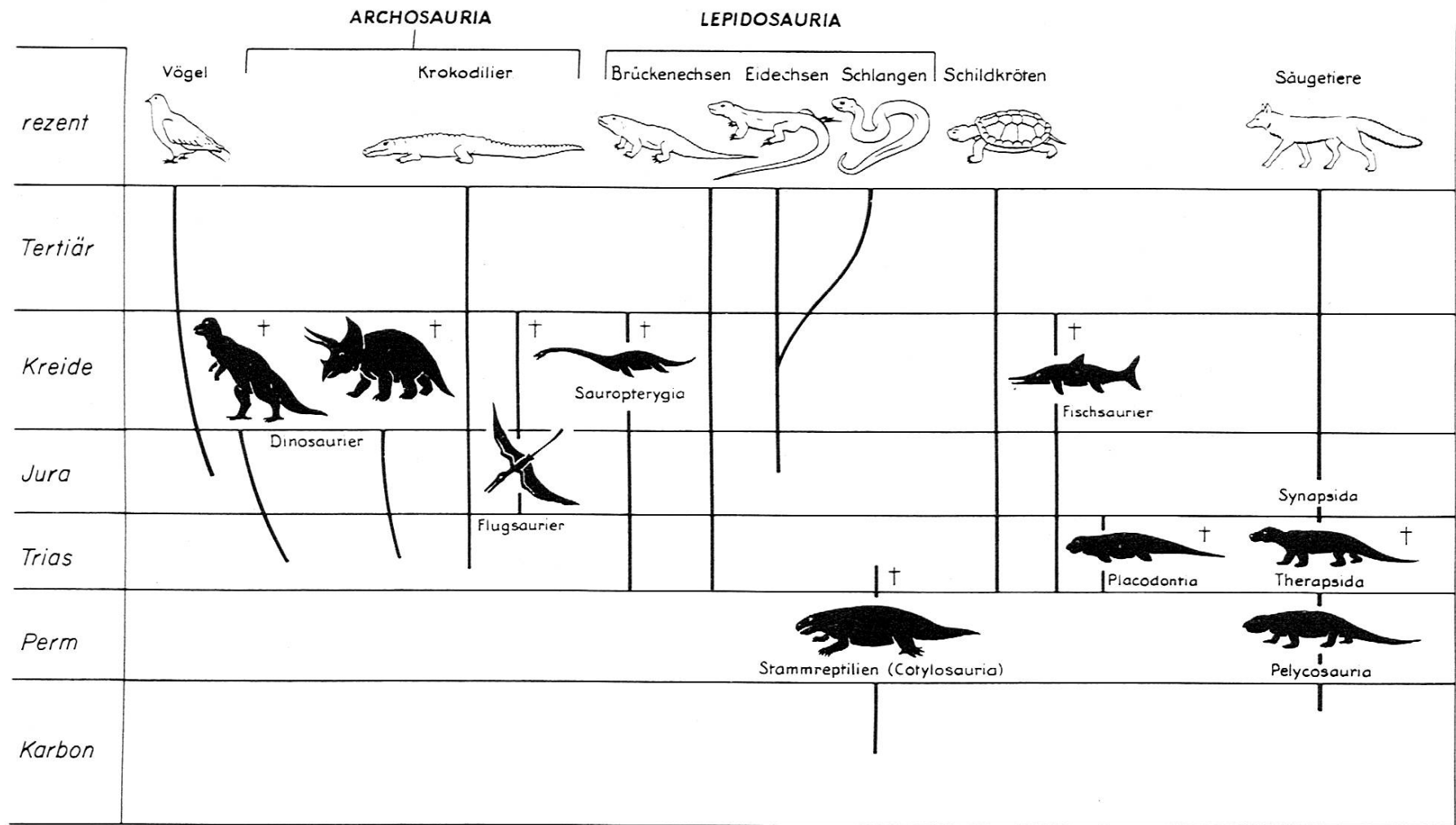


Abb. 55: Stammbaum der Reptilien.

8. Die Vögel, Herrscher des Luftmeeres

«Die Form ist der Ausdruck ihrer Funktionen»

O. JAEKEL

Meer und Land schenken den Lebewesen ungezählte Daseinsmöglichkeiten. Doch kein Lebensraum bietet den Tieren so große Vorteile wie das Luftmeer. Obschon der Flug die höchsten Anforderungen an den Tierkörper stellt, sind zwei Drittel aller Tierarten flugfähig. Das Fliegen ist die vollendetste Ortsbewegung. Es ermöglicht eine schnelle Flucht vor dem Feinde, eine Bewältigung großer Entfernungen zur Beschaffung von Nahrung und zur Vermeidung klimatischer Schwankungen.

Der Luftraum ist von den Wirbeltieren erst spät erschlossen worden. Seine Eroberung ist den Fischen und Amphibien trotz wiederholter Anläufe nie gelungen. Denn von einem wirklichen Fliegen kann man nur dann sprechen, wenn der Körper durch die aktive Bewegung seiner Flügel getragen wird. Mit Ausnahme der Fledermäuse haben die Säugetiere keine eigentlichen aktiven Flieger hervorgebracht (Pelzflatterer oder Dermoptera sind ausgezeichnete Gleitflieger). Zwei erfolgreiche Vorstöße zur Beherrschung des Luftraumes sind dagegen aus dem Kreis der Reptilien unternommen worden, von den Flugsauriern und von den Vögeln. Die ersten Flugsaurier tauchten bereits als fertige Flieger in der Ober-Trias auf und starben nach 120 Millionen Jahren zu Ende der Kreidezeit aus. Die Gründe des Aussterbens der größten Flieger aller Zeiten (*Pteranodon* mit einer Flügelspannweite von über 7 m war ein Gleitflieger) zu Ende der Kreide-Periode sind noch ungeklärt. An Stelle der Flugsaurier traten die Vögel, die an Schnelligkeit, an Ausdauer und Ebenmaß die Flieger aller anderen Tierklassen übertreffen.

Die enge Verwandtschaft der Vögel mit den Reptilien hat schon TH. H. HUXLEY 1861 erkannt. Er vereinigte deshalb Reptilien und Vögel als Sauropsidae. Was die Vögel von den Reptilien trennt, ist beinahe alles auf Rechnung des Flugvermögens zu stellen. Der Flug stellt gewaltige Anforderungen an jedes einzelne Organsystem. Bewegungs-, Betriebs- und Orientierungsapparat des Vogels sind so vollendet durchkonstruiert, daß K. E. v. BAER den Vogel als technisch höher organisiert als den Menschen bezeichnet hat.

Das Fliegen verlangt eine größtmögliche Beschränkung des Körpergewichts. Das Skelett muß leicht gebaut sein. Viele Knochen sind hohl, pneumatisiert. Luftsäcke, mit den Lungen verbunden, dehnen sich zwischen den Organen aus und treten in das Skelett ein. Sie funktionieren als Luftspeicher. Während die Halswirbelsäule meist lang und beweglich ist, sind eine Reihe von Rumpf- und Schwanzwirbeln zu einem unbeweglichen Sacrum verschmolzen. Die restlichen wenigen Schwanzwirbel verwachsen zu einem einheitlichen Knochen, dem Pygostyl, das die Schwanzfedern und die Bürzeldrüse trägt. Die Vorderextremitäten sind zu Flügeln umgewandelt, wobei nur der I., II. und III. Strahl der Hand erhalten blie-

ben. Die Arbeit der Hände wird vom Schnabel übernommen. Er wird für den Nahrungserwerb, für die Verteidigung, für das Putzen des Gefieders und für den Nestbau verwendet. An den Hinterextremitäten verwachsen die proximalen Fußwurzelknochen mit dem Schienbein (Tibia) und bilden einen Tibiotarsus. Durch Verschmelzung der distalen Fußwurzelknochen mit den verwachsenen Mittelfußknochen (Metatarsalia) entsteht der Tarsometatarsus, der charakteristische Lauf der Vögel. Die Großzehe (I. Strahl) ist meist nach hinten gerichtet, während die kleine Zehe (V. Strahl) nicht mehr ausgebildet wird. Die kräftige Flugmuskulatur der guten Flieger benötigt große Ansatzflächen am Skelett. Das Brustbein ist deshalb nicht nur groß, sondern auch mit einem hohen, senkrechten Kiel versehen. Gegenüber dem Reptiliengehirn unterscheidet sich das Gehirn der Vögel durch die starke Entfaltung des Groß- und des Kleinhirns. Der Reichtum der Bewegungsmöglichkeiten der Vögel in der Luft, auf dem Lande oder auf dem Wasser findet seinen Ausdruck in der bedeutenden Ausbildung des Kleinhirns, dem Zentrum der Bewegungskoordination und des Muskeltonus. Die Zunahme des Großhirns entspricht dem reichen psychischen Leben sowie der erhöhten Bedeutung des Sehens und Hörens.

Eigenartig unter allen Wirbeltieren ist bei den Vögeln die Ausbildung von Federn. Das Gefieder ist nicht nur wichtig für den Flug, sondern auch ein Mittel zur thermischen Isolation. Wie zwischen den Haaren der Säugetiere wird zwischen den Federn der Vögel Luft eingeschlossen, die als schlechter Wärmeleiter einen wirksamen Wärmeschutz darstellt. Erst Haare oder Federn ermöglichen es den Trägern, ihre Körpertemperatur in engen Grenzen konstant zu halten. Die Vögel sind wie die Säugetiere warmblütig (homoiotherm) und dadurch den wechselwarmen (poikilothermen) Tieren in vieler Beziehung überlegen.

Die Vögel bilden unter den Wirbeltieren die engste, geschlossenste Formen-Gruppe von erstaunlicher Mannigfaltigkeit. Eine Gliederung in höhere systematische Einheiten bereitet auch heute noch große Schwierigkeiten. Das hängt zum Teil mit der Seltenheit fossiler Vogelreste zusammen. Ihr spärliches Vorkommen erklärt sich aus der Lebensweise der Vögel und aus der Zartheit ihres Skelettes. Die Federn werden wie die Haare und Schuppen bei der Fossilisation im allgemeinen vollständig zerstört. Einzig in feinstkörnigen Sedimenten oder in Sinterbildungen können sich Abdrücke von Federn erhalten. Fossile Vogeleier sind ebenfalls Raritäten.

Am auffälligsten stehen die bisher ältesten Vogelreste aus dem Jura (*Archaeopteryx*) den übrigen Vögeln gegenüber (Abb. 56). Sie wurden schon 1866 durch E. HAECKEL von den bisher bekannten Vogelarten (Neornithes) als Saururae (Archaeornithes) getrennt.

Bis 1860 waren keine Vogelreste aus dem Erdmittelalter (Mesozoikum) bekannt. Dann überraschte die folgende Zeitspanne von 17 Jahren mit drei aufseherregenden Funden. Heute kennt man insgesamt sechs Funde. Sie alle stammen aus den Solnhofener Plattenkalken des Ober-Jura der Altmühl-Alb im südlichen Fränkischen Jura. Im Jahre 1860 wurde der Abdruck einer einzelnen Vogelfeder im Gemeindesteinbruch von Solnhofen entdeckt. Sie wurde 1861 von H. v. MEYER

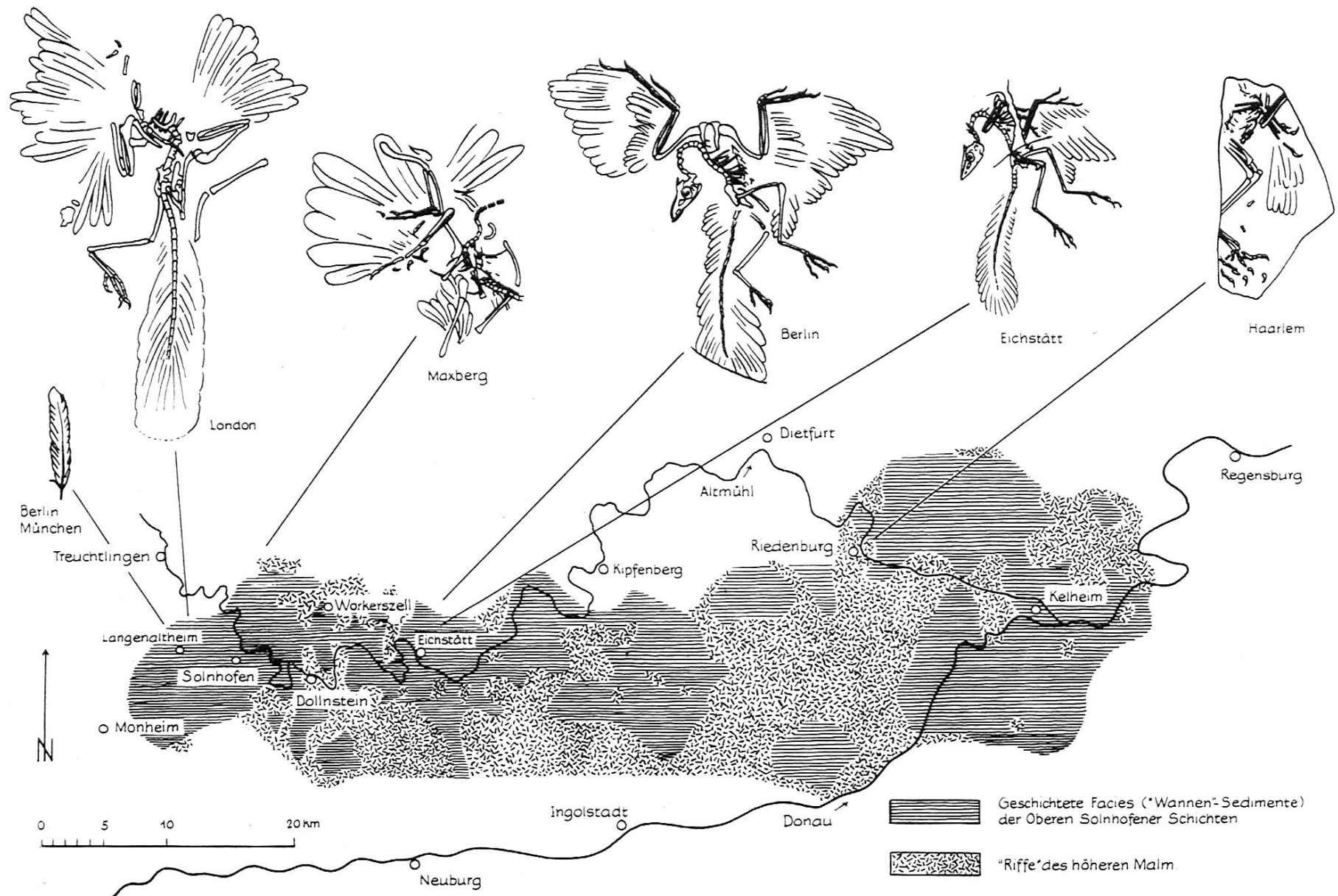


Abb. 56: Die Funde von *Archaeopteryx* und ihre Herkunft aus dem südlichen Fränkischen Jura. Nach P. WELLNHOFER (1974).

in einer brieflichen Mitteilung an Herrn BRONN als erster «Überreste von einem Vogel vortertiärer Zeit» angekündigt. Sein zweites Schreiben an Herrn BRONN, in dem er die Richtigkeit seines Untersuchungsergebnisses unterstrich, enthält bereits die Meldung, daß inzwischen «das fast vollständige Skelett eines mit Federn bedeckten Thiers im lithographischen Schiefer gefunden worden sey». Als Bezeichnung schlug H. v. MEYER den Namen *Archaeopteryx lithographica* vor.

Dieser zweite Fund wurde 1861 auf der Langenaltheimer Haardt gemacht. Er wurde vom Pappenheimer Landarzt KARL HÄBERLEIN erworben, einem eifrigen Sammler von Solnhofener Versteinerungen. Er bemühte sich alsbald um einen Verkauf des Stückes. Dieses wurde Interessenten wohl gezeigt, jedoch das Anfertigen einer Zeichnung oder eine Beschreibung desselben streng verboten. Unter den Glücklichen, die den Fund sahen, war auch A. OPPEL, der sich bei Prof. J. A. WAGNER dafür einsetzte, das wertvolle Dokument für die Münchner Staatssammlung zu erwerben, um es dem Lande Bayern zu erhalten. J. A. WAGNER lehnte dies ab, weil ein befiedertes Geschöpf nur ein Vogel sein konnte und ein solcher nach seinem «Schöpfungssystem» zur Zeit des Ober-Jura noch nicht existieren durfte. Den Gedanken an ein Zwischen- oder Zwittergeschöpf, das im Sinne CH. DARWINS im Übergang vom Saurier zum Vogel begriffen sei, lehnte er als abenteuerlichen und phantastischen Traum ab. Während sich die deutschen Gelehrten über die Bedeutung des Stückes stritten, kaufte das Britische Museum in London das befiederte Fossil samt 1702 weiteren Fossilien um 700 Pfund Sterling, das waren 14 175 Mark. Eine ausführliche Beschreibung des Londoner Exemplares wurde 1864 von RICHARD OWEN veröffentlicht.

Der dritte Fund stellte sich 1877 im Dörr'schen Steinbruch auf dem Blumenberg bei Eichstätt ein. Das Stück wurde von Dr. ERNST HÄBERLEIN in Weidenbach (Mfn), einem Sohn des 1871 verstorbenen Arztes, gekauft. Er nahm die erste Freilegung des Fossils vor, wobei es sich zeigte, daß das neue Stück schöner und vollständiger war als das Londoner Exemplar. Diesmal war auch der Schädel erhalten. Den Preis für das Fossil samt einer Sammlung weiterer Solnhofener Versteinerungen, die dem Deutschen Reich angeboten wurden, setzte E. HÄBERLEIN jun. auf 36000 Mark fest. Doch konnten diese Mittel nicht aufgebracht werden. Da hörte WERNER SIEMENS, der Pionier der Elektrotechnik und Großindustrie, von der Gefahr, daß das wissenschaftlich bedeutende Stück ins Ausland verkauft werden könnte. Er hinterlegte den 1880 auf 20000 Mark herabgesetzten Preis und rettete es für Deutschland. Im folgenden Jahr machte das Preussische Kultusministerium von dem Recht Gebrauch, den Fund für das Mineralogische Museum der Universität Berlin anzukaufen. Dieses Berliner Exemplar wurde 1884 von W. DAMES beschrieben. Es befindet sich heute im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin.

Nahezu hundert Jahre nach der Auffindung der Feder wurde 1956 ein vierter *Archaeopteryx*-Rest gefunden. Er stammt wie das Londoner Exemplar von der Langenaltheimer Haardt, aus dem Steinbruch von E. OPITSCH. Wegen seines schlechten Erhaltungszustandes fand der «Wirbeltierrest» anfänglich keine Beachtung. Erst 1958 erkannte der Dipl.-Geol. K. FESEFELDT seine Bedeutung. Die wis-

senschaftliche Untersuchung lag in den Händen von F. HELLER (1959). Das Exemplar befindet sich zur Zeit noch im Privatbesitz des Herrn E. OPITSCH in Pappenheim. Bei P. WELLNHOFER (1974) wird es als Maxberg-Exemplar aufgeführt.

Ein fragmentarischer *Archaeopteryx*-Rest wurde von J. H. OSTROM (1972) im Teyler-Museum in Haarlem (Holland) entdeckt. Dieses Haarlemer Exemplar war schon 1855 in den Oberjura-Plattenkalken bei Riedenburg gefunden und durch H. v. MEYER (1857) als neue Pterosaurier-Art beschrieben worden.

Durch F. X. MAYR wurde 1973 der fünfte Skelettfund von *Archaeopteryx* vorläufig beschrieben. Er war schon 1951 in den Solnhofener Schichten bei Workerszell nördlich Eichstätt gefunden worden. Das Stück soll im zukünftigen «Jura-Museum» auf der Willibaldsburg in Eichstätt ausgestellt werden. Dieses Eichstätter Exemplar ist kürzlich von P. WELLNHOFER (1974) sorgfältig bearbeitet worden. Das neue, nahezu vollständige Skelett stammt offenbar von einem halbwüchsigen Individuum.

Nach der Entdeckung des Londoner Exemplares entbrannte über die systematische Stellung von *Archaeopteryx* eine große Kontroverse. War es ein Vogel? War es ein Reptil? R. OWEN, H. G. SEELEY, O. CH. MARSH, W. B. DAMES und M. FÜRBRINGER hielten ihn für einen echten und typischen Vogel. C. VOGT erklärte ihn als Schaltform zwischen Reptil und Vogel. Und diese Meinung teilten L. DOLLO, R. WIEDERSHEIM und A. REICHENOW. Heute wird *Archaeopteryx* wegen des Besitzes von Federn zu den Vögeln gestellt, auch wenn man ihn wegen anderer Eigenschaften als «warm blooded reptile disguised as bird» (G. HEILMANN) bezeichnen könnte.

Im Anschluß an seine Monographie des Londoner Exemplares, das einer Neupräparation unterzogen worden war, hat G. DE BEER (1954) das Prinzip der Mosaik-Evolution formuliert. Die Merkmale von *Archaeopteryx* verhalten sich mosaikartig. Diese Mischung von Reptilien- und Vogelmerkmalen sind aus der folgenden Tabelle ersichtlich (Abb. 57):

<i>Reptilienmerkmale:</i>	<i>Vogelmerkmale:</i>
Gehirn einfach mit kleinem Cerebellum	Schlüsselbeine verwachsen (Furcula)
Kiefer bezahnt	Schambeine nach hinten gerichtet
Wirbel amphicoel	Halux opponierbar
Sacralwirbel 2 + 3; bei Vögeln + (7-21)	Federn, Schwungfedern wie bei Vögeln angeordnet
Schwanz lang (22 Wirbel)	
Rippen einfach (ohne Proc. uncinatus)	
Mittelhandknochen frei	
drei Finger mit Krallen	
Wadenbein lang	
Mittelfußknochen frei	
Bauchrippen vorhanden	

Über die Abstammung der Vögel werden heute zwei gegensätzliche Theorien vertreten. A. D. WALKER (1972) nimmt eine Herkunft von Thecodontiern an. J. H. OSTROM (1974) leitet sie von theropoden Dinosauriern ab. P. WELLNHOFER (1974) neigt der letzteren Ansicht zu.

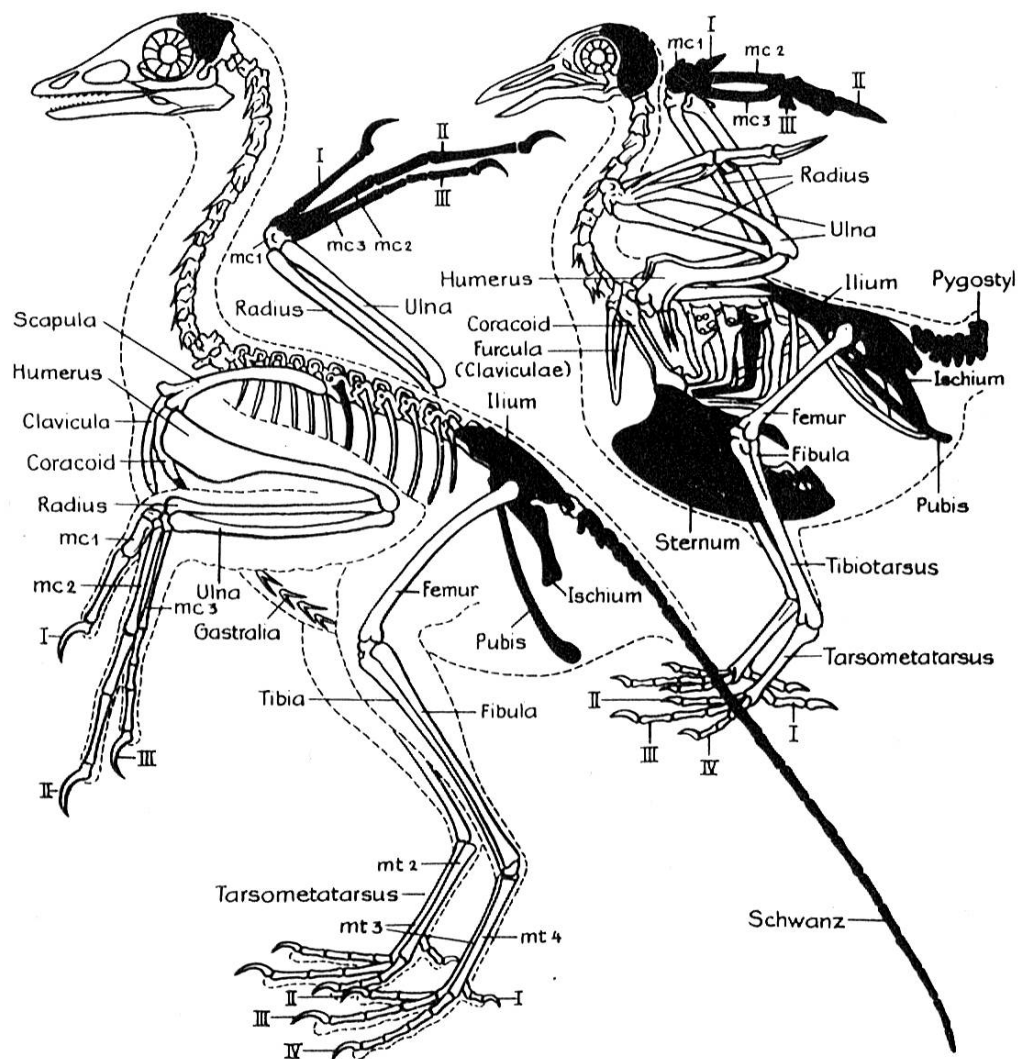


Abb. 57: Vergleich des rekonstruierten Skelettes von *Archaeopteryx* (links) mit dem Skelett einer Taube (rechts).

9. Ursprung und Entwicklung der Säugetiere

«Das Wissen wird im Suchen sich entfalten.»

C. G. EHRENBURG

Das Thema: «Ursprung und Entwicklung der Säugetiere» ist so vielschichtig und an Problemen so reich, daß wir trotz größter Konzentration nur wenig herausgreifen können. Lassen wir zuerst die rezenten Säugetiere sprechen. Die Bezeichnung Säugetiere erinnert daran, daß sie ihre Jungen nach der Geburt mit Milch ernähren. Während diese Ernährungsart der Nachkommen bei allen Säugetieren gleich ist, gebären nicht alle lebende Junge. Die Kloakentiere legen wie die Reptilien dotterreiche Eier. Alle Säugetiere besitzen Haare. Das Haarkleid schützt vor Wärmeverlust. Erst die Haare ermöglichen den Säugetieren, ihre Körpertemperatur in engsten Grenzen zu halten.

Im Gegensatz zu den wechselwarmen Reptilien sind die Säugetiere Warmblüter. Vieles, was die Säugetiere charakterisiert, ist auf Rechnung der Warmblütigkeit zu stellen. Die Körpertemperatur liegt meist wesentlich über der Außentemperatur. Dem Körper muß Wärme zugeführt werden. Deshalb wird die Nahrung gründlich ausgenützt. Das Kauen bereitet sie mechanisch vor. Durch das Kauen kann der Speisezetzel erweitert werden; auch pflanzliche Nahrung wird voll verwertet. Gekaute Nahrung wird schneller verdaut. Pro Zeiteinheit kann deshalb mehr Energie produziert werden. Ein Teil davon wird dem Körper als Wärme zugeführt. Und diese beschleunigt wiederum die Ausnützung der Nahrung. Die gesteigerten Leistungen des Verdauungskanal verlangen ein leistungsfähiges Herz und leistungsfähige Lungen. Als Hilfsapparate für die Atmung funktionieren Brustkorb und Zwerchfell. Auch die Ausscheidungsorgane sind gegenüber denjenigen der Reptilien verbessert. Die Eigenwärme der Säugetiere beruht auf einer Kette von Leistungssteigerungen. Nun können sie den Kampf mit der Kälte aufnehmen und Lebensräume besiedeln, die den wechselwarmen Wirbeltieren wegen der Temperaturverhältnisse für immer verschlossen bleiben.

Wie kann man an einem rezenten Skelett erkennen, daß es von einem Säugetier herrührt? Der Unterkiefer der Säugetiere besteht aus einem einzigen Knochen, dem Dentale (Abb. 58). Dieses Dentale gelenkt am Schädel mit dem Schläfenbein oder Squamosum. Man spricht deshalb von einem Squamoso-Dentalgelenk der Säugetiere. Der Unterkiefer der Reptilien setzt sich aus mehreren Knochen zusammen. Das zahntragende Dentale ist hier vom Gelenk ausgeschlossen. Dieses wird vom Articulare des Unterkiefers und vom Quadratum des Schädels gebildet. Man spricht deshalb vom Quadrato-Articulargelenk der Reptilien. Der Besitz eines Squamoso-Dentalgelenks ist ein sehr wichtiges Merkmal des Säugetierskeletts.

Ein Säugetier besitzt ferner drei Gehörknöchelchen: Hammer, Amboß und Steigbügel, die Reptilien nur eines, die Columella (Abb. 59). Tiefgreifende Unter-

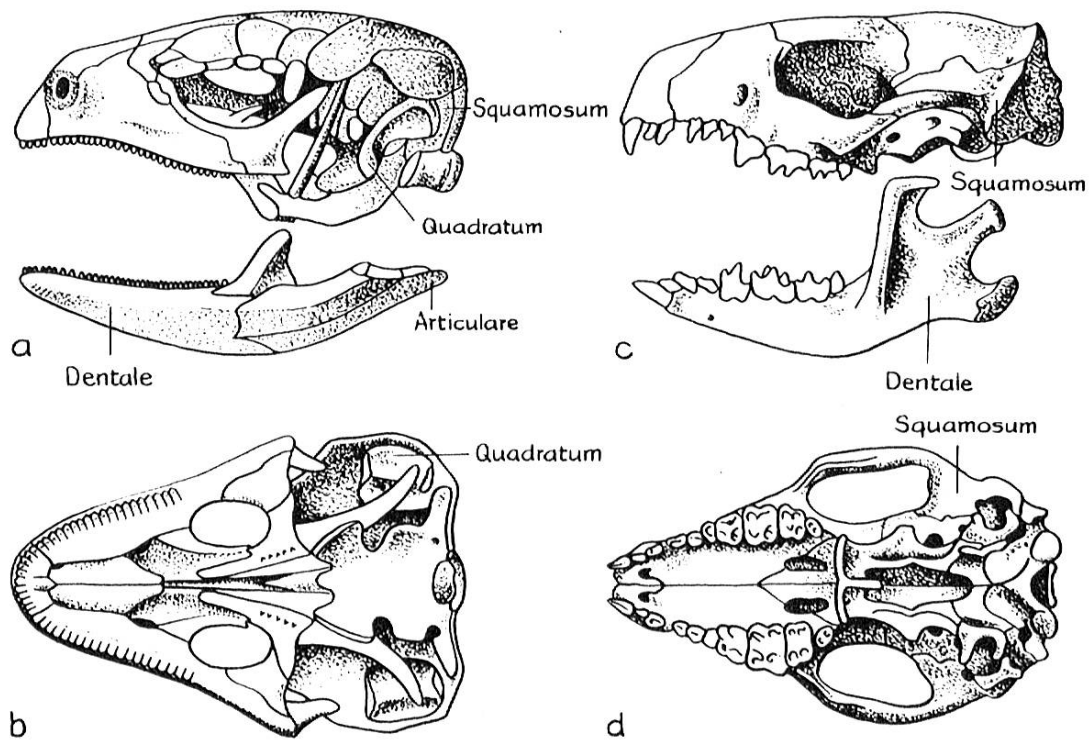


Abb. 58: Schädel eines Reptiles (Eichdechse, *Lacerta agilis* L.), a von der Seite, b von unten. Schädel eines Säugetieres (Igel, *Erinaceus europaeus* L.), c von der Seite, d von unten. Aus E. KUHN-SCHNYDER (1954).

schiede zwischen Reptilien und Säugetieren bestehen ferner im Gebißapparat. Hand und Fuß ursprünglicher Reptilien weisen die Phalangenformel 23453 auf, das heißt, der I. Strahl (Daumen, Großzehe) besitzt zwei Glieder, der II. Strahl drei und so weiter. Die Phalangenformel ursprünglicher Säugetiere lautet 23333. Das besagt, daß Hand und Fuß mit Ausnahme des I. Strahles drei Glieder tragen. Der Säugetierschädel besitzt nur ein Paar Schläfenöffnungen. Gleiche Verhältnisse sind am Schädel ihrer Ahnen zu erwarten.

Die Erdneuzeit, das Känozoikum, mit einer Dauer von etwa 65 Millionen Jahren gilt als das Zeitalter der Säugetiere. Hatten diese sich kurz vorher aus den Reptilien entwickelt? Nichts wäre verkehrter als diese Annahme. Die Paläontologie lehrt uns das Gegenteil. Die ältesten Vertreter jener Reptilgruppe mit einer Schläfenöffnung, die zu den Säugetieren hinführte, kennt man bereits aus dem Erdaltertum. Sie werden als Pelycosaurier zusammengefaßt (Abb. 60). Die Mehrzahl der Funde von Pelycosauriern stammt aus den Redbeds des amerikanischen Südwestens, speziell aus Texas. Sie wurden zuerst von EDWARD DRINKER COPE eingehender studiert und bereits von ihm als Vorläufer der Säugetiere angesprochen. Die Pelycosaurier waren die dominierenden Reptilien im obersten Karbon und im unteren Perm. In der Mehrzahl sind es Fleischfresser. Oberarm und Oberschenkel lagen waagrecht und traten von der Seite an den Rumpf heran. Ihre Fortbewegung

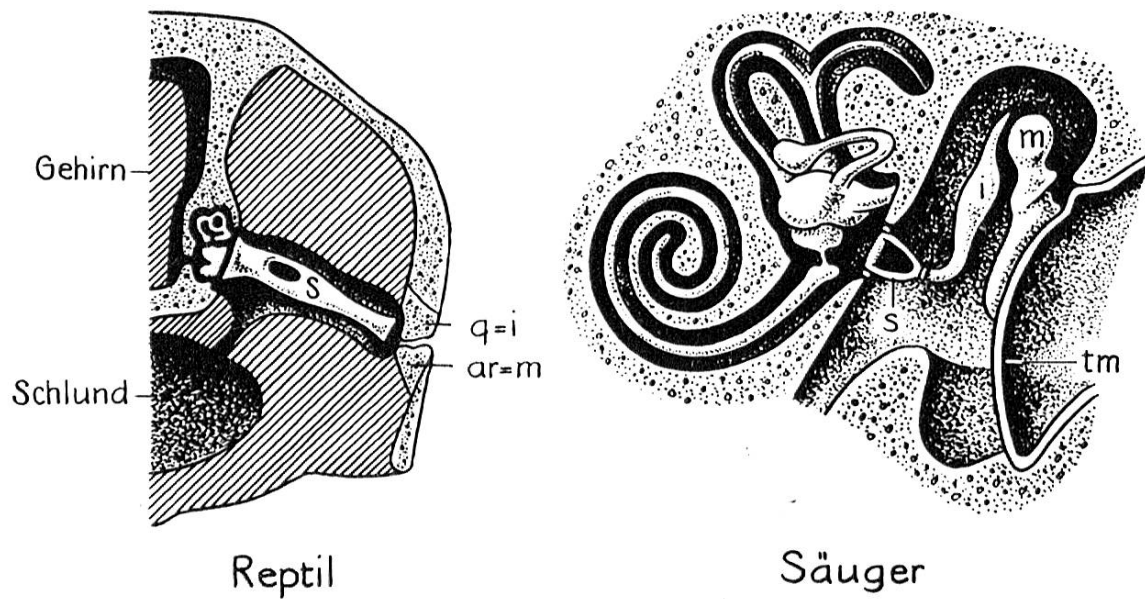


Abb. 59: Entwicklung des Mittelohres und der Gehörknochen.

ar	Articulare	q	Quadratum
i	Incus (Amboß)	s	Stapes (Steigbügel)
m	Malleus (Hammer)	tm	Trommelfell.

Nach A. S. ROMER aus E. KUHN-SCHNYDER (1954).

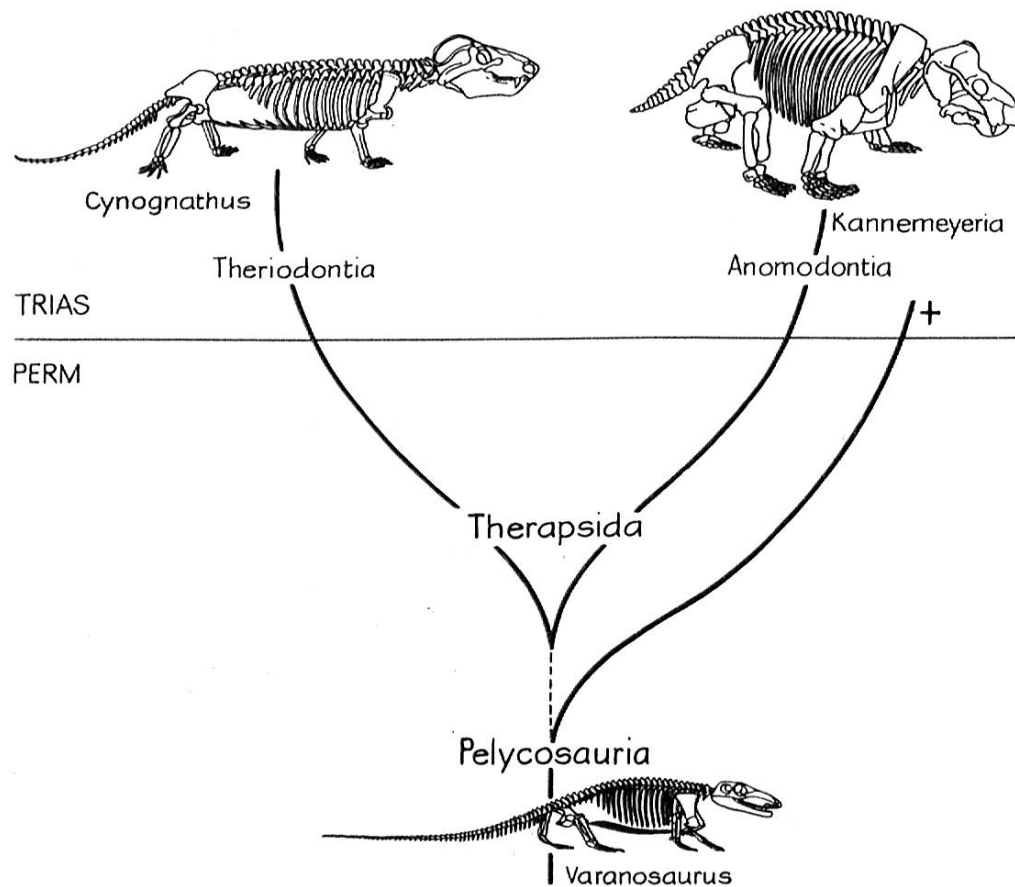


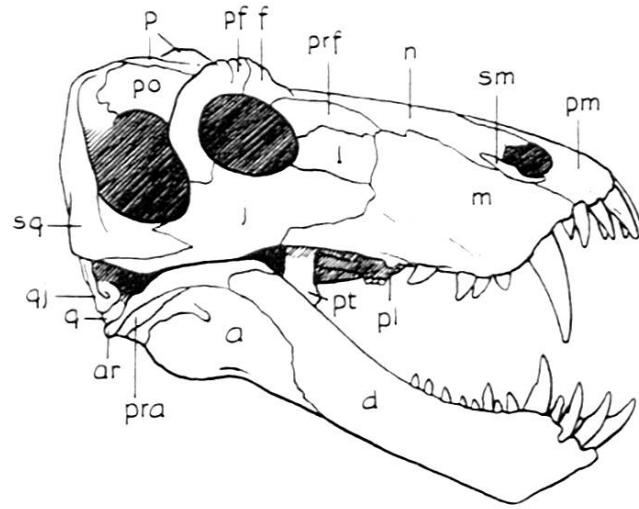
Abb. 60: Entwicklung der Synapsiden. Die absolute Körpergröße ist nicht berücksichtigt.

war deshalb relativ langsam. Die Phalangenformel lautet 23453. Im mittleren Perm Nordamerikas hören die Funde von Pelycosauriern plötzlich auf. Haben wir den Faden verloren? Nein. In Südafrika können wir ihn wieder aufnehmen.

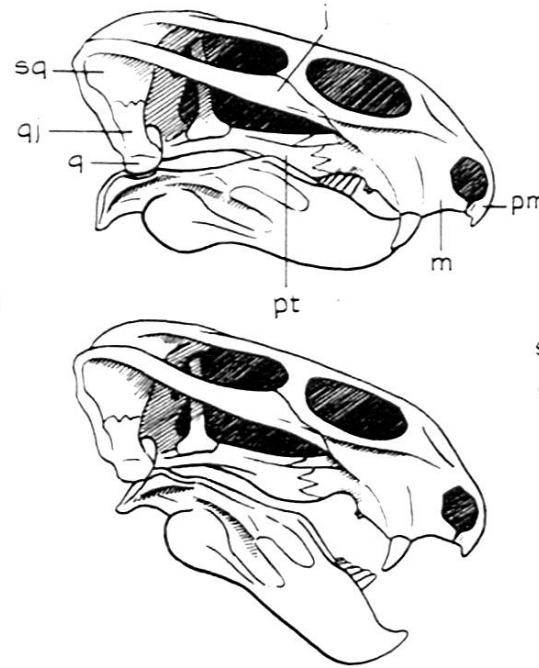
Südafrika ist reich an Bodenschätzen. Wenn der Paläontologe an Südafrika denkt, locken ihn nicht Gold und Diamanten. Er träumt von Südafrikas Fossilagerstätten. Große Gebiete Südafrikas sind heute von einer Trockensteppe bedeckt, Karroo genannt. Die in der Karroo liegenden kontinentalen Ablagerungen umfassen eine ungefähr 5000 m mächtige Schichtserie. Die Basis bilden typische Moränengesteine, die auf eine gewaltige Vereisung hinweisen. Diese permische Eiszeit war deshalb lange rätselhaft, weil ihre Spuren zum Teil im heutigen Äquatorbereich liegen. Mit Ausnahme von Vorderindien fehlen Spuren ausgedehnter permischer Eismassen auf der Nordhalbkugel. Wie wir schon erfahren haben, liefert uns die Kontinentalverschiebungslehre eine einleuchtende Erklärung. Über den glazialen Ablagerungen folgen die Jagdgründe der Paläontologen: tonige Gesteine, Sandsteine und Schiefer. Den Abschluß bilden vulkanische Ergußgesteine. Während ungefähr 40 Millionen Jahren, vom oberen Perm bis Ende der Trias, folgte sich hier Tiergesellschaft auf Tiergesellschaft. Immer wieder scheint sich das Klima geändert zu haben. Bald war die Bewässerung reichlich, bald wurden nur die Hänge benetzt, Sumpf wurde zur Steppe, zur Wüste, Durstpfannen wieder zu üppigen Weiden.

Die Reptilien der Karroo-Serie mit einer Schläfenöffnung werden als Therapsiden zusammengefaßt. Der Entdecker der Karroo-Reptilien ist ANDREW GEDDES BAIN (1797–1864), ein schottischer Ingenieur, der nach Capland auswanderte. Durch die Lektüre von CH. LYELLS *Principles of Geology* war er für Fossilien begeistert worden und machte seine ersten Funde 1838. In der Folge erwarb sich der schottische Arzt ROBERT BROOM (1866–1951) die größten Verdienste um die Karroo-Reptilien. In London traf er 1909 zufällig mit H. F. OSBORN zusammen, der ihn nach New York einlud. Am American Museum of Natural History verbrachte R. BROOM eine Woche. Als Ergebnis seiner Studien an den dortigen Pelycosauriern veröffentlichte er 1910 die klassische Arbeit: «A Comparison of the Permian Reptiles of North America with those of South Africa». Darin vertrat er die Ansicht E. D. COPES, daß zwischen den nordamerikanischen und den südafrikanischen Reptilien verwandtschaftliche Beziehungen bestehen. D. M. S. WATSON (1952, S. 45) beurteilt diese Publikation als «perhaps the most individual contribution ever made in our understanding of reptile affinities». Die Royal Society of London forderte R. BROOM 1912 auf, im folgenden Jahr die Croonian Lecture über den Ursprung der Säugetiere zu halten. Therapsiden hat man seither weltweit gefunden. Die ältesten Vertreter, die Eotitanosuchier, kennt man aus dem mittleren Perm Rußlands. Es waren leicht gebaute Raubtiere von mäßiger Größe.

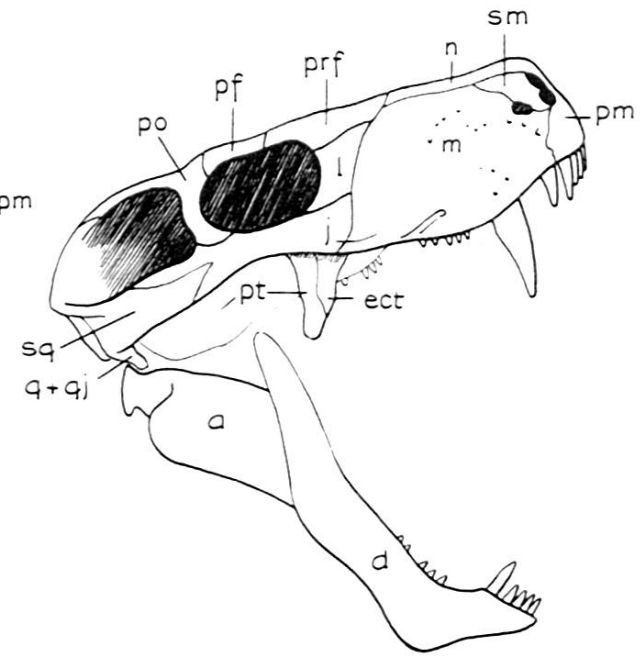
Die Therapsiden teilten sich früh in zwei Zweige, die Anomodontia und die Theriodontia. Die Anomodontia, ursprünglich carnivor oder omnivor, starben mit herbivoren Vertretern in der Mittel-Trias aus. Am leistungsfähigsten erwiesen sich die Theriodontia. Sie verdanken dies ihrem wirkungsvollen carnivoren Gebißapparat mit kräftigen Eckzähnen (Abb. 61). Von ihren Vertretern sind die



Titanophoneus



Emydops



Dixeya

Abb. 61: Modifikation des Gebißapparates bei permischen Therapsiden. *Titanophoneus*, ein Dinocephale; *Emydops*, ein Dicynodontier; *Dixeya*, ein Gorgonopsier.

a Angulare
ar Articulare
d Dentale
ect Ectopterygoid
f Frontale
j Jugale
l Lacrimale

m Maxillare
n Nasale
p Parietale
pf Postfrontale
pl Palatinum
pm Praemaxillare
po Postorbitale

pra Praearticulare
prf Praefrontale
pt Pterygoid
q Quadratum
qj Quadratojugale
sm Septomaxillare
sq Squamosum

Umgezeichnet nach J. A. HOPSON (1969).

Cynodontia von besonderem Interesse, weil unter ihnen die Vorfahren der Säugetiere zu suchen sind (Abb. 62).

An zwei Merkmalskomplexen wollen wir die fortschreitende Annäherung der Synapsiden an die Organisation der Säugetiere verfolgen. Es handelt sich dabei um:

1. das Problem des Unterkiefers und des schalleitenden Apparates, und
2. das Problem des Gebisses.

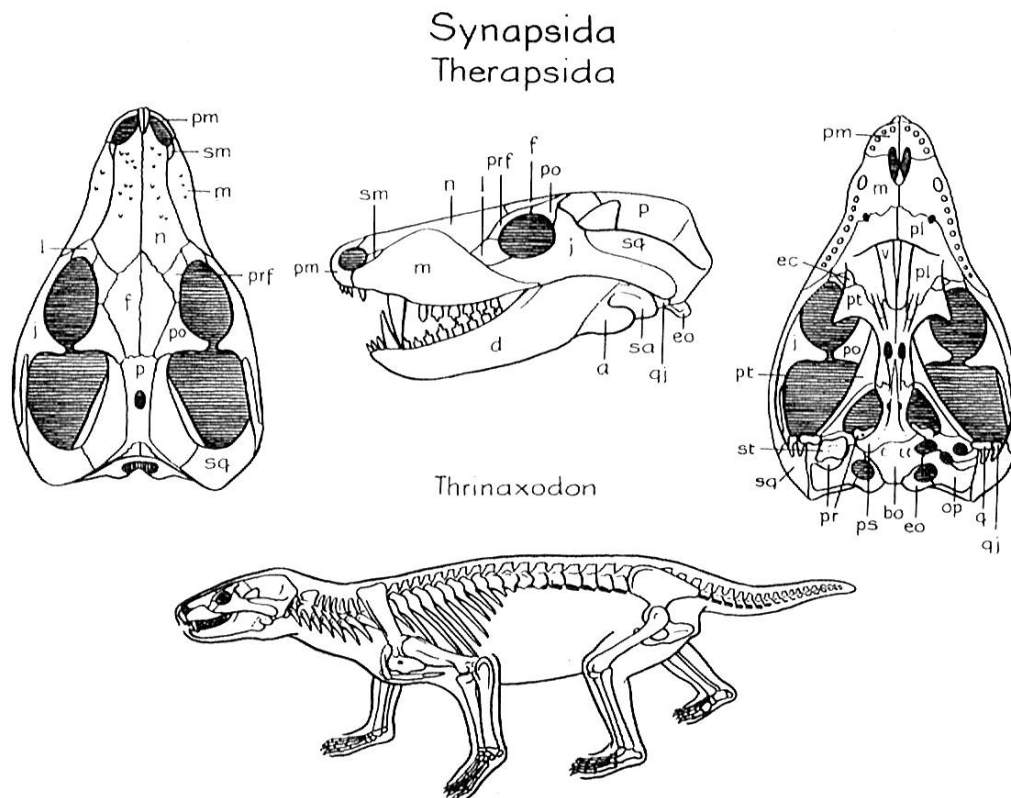


Abb. 62: *Thrinaxodon*, ein Vertreter der «mammal like reptiles» aus der Unt. Trias Südafrikas. Oben-, Seiten- und Hinteransicht des Schädels. Nach F. R. PARRINGTON (1946).

a	Angulare	l	Lacrimale	ps	Parasphenoid
bo	Basioccipitale	p	Parietale	pt	Pterygoid
d	Dentale	pl	Palatinum	sa	Surangulare
ec	Ectopterygoid	pm	Praemaxillare	sm	Septomaxillare
eo	Exoccipitale	po	Postorbitale	sq	Squamosum
f	Frontale	pr	Proöticum	st	Stapes
j	Jugale	prf	Praefrontale	v	Vomer

Rekonstruktion des Skelettes.
Nach F. A. JENKINS, Jr. (1970).

1. Das Problem des Unterkiefers und des schalleitenden Apparates

Wie ist aus dem primären Kiefergelenk der Reptilien, dem Quadrato-Articular-Gelenk, das neue sekundäre Kiefergelenk der Säugetiere, das Squamoso-Dental-Gelenk, entstanden? Woher stammen die beiden Gehörknöchelchen, Hammer und Amboß der Säugetiere? Es ist dies seit mehr als 150 Jahren ein Lieblingsthema der vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte. Als eine Frucht der naturphilosophischen Richtung der Anatomie zu Beginn des vergangenen Jahrhunderts sprach C. G. CARUS als erster 1818 den Gedanken aus, daß das Quadratum, das den Gelenkkopf des Reptilienschädels bildet, bei den Säugetieren unter Änderung seiner Funktion in die Kette der Gehörknöchelchen eingetreten sei. Zwei Jahre darauf konstatierte J. F. MECKEL (1820) die wichtige Tatsache, daß der Hammer dem Articulare, dem Gelenkknochen des Reptilienunterkiefers entspricht. In drei Arbeiten sammelte sodann C. REICHERT (1836, 1837, 1838) die bisher vorliegenden Einzelbeobachtungen und verschmolz sie mit einer Fülle eigener Beobachtungen zu einem harmonischen Ganzen (Abb. 63). Für unsere Betrachtung ist es wichtig, daß diese REICHERT'sche Theorie zum Schluß kam, daß das Kiefergelenk der Reptilien sich im Inneren des Ohres der Säugetiere, im Hammer-Amboß-Gelenk, befinde. Genaue Nachprüfungen ermöglichten den Nachweis der Homologie weiterer Elemente des Kiefergelenkgebietes, wie sie die nachstehende Zusammenstellung zeigt:

Steigbügel (Stapes)	Hyomandibulare der Fische, Columella der Amphibien, Reptilien und Vögel
Amboß (Incus)	Quadratum
Hammer (Malleus)	Articulare
Processus anterior des Malleus	Praearticulare (Goniale)
Tympanicum	Angulare

Es erhebt sich natürlich sofort die Frage, wie der Wechsel vom primären Kiefergelenk der Reptilien zum sekundären Kiefergelenk der Säugetiere vor sich gegangen sei. Darüber können die Reptilien Südafrikas Auskunft geben. Man kann eine ganze Formenreihe aufstellen, die eine zunehmende Vergrößerung des zahntragenden Unterkieferknochens, des Dentale, zeigt (Abb. 64). Die übrigen Elemente des Unterkiefers werden immer stärker reduziert. Bei den geologisch jüngsten Vertretern der Therodontier sind sie sehr klein, jedoch immer noch erkennbar.

Wie aber erfolgt der Wechsel der Gelenke selber? Man nahm an, «daß bei den höchststehenden säugetierähnlichen Reptilien zwei Gelenke in Tätigkeit waren. Neben dem primären Gelenk befand sich außen auf der gleichen Achse bereits das sekundäre Gelenk der Säuger. Der Vorgang ist leicht zu verstehen. Das Dentale erreichte schrittweise die Gegend des Gelenkes. Unter zunehmender Fühlung mit dem Grunde des Jochbogens erhielt das Dentale eine Gelenkführung. Durch seitliche Ausladung des Jochbogens bot das Schläfenbein sozusagen prospektiv die Möglichkeit der Aufstützung» (E. KUHN-SCHNYDER, 1954).

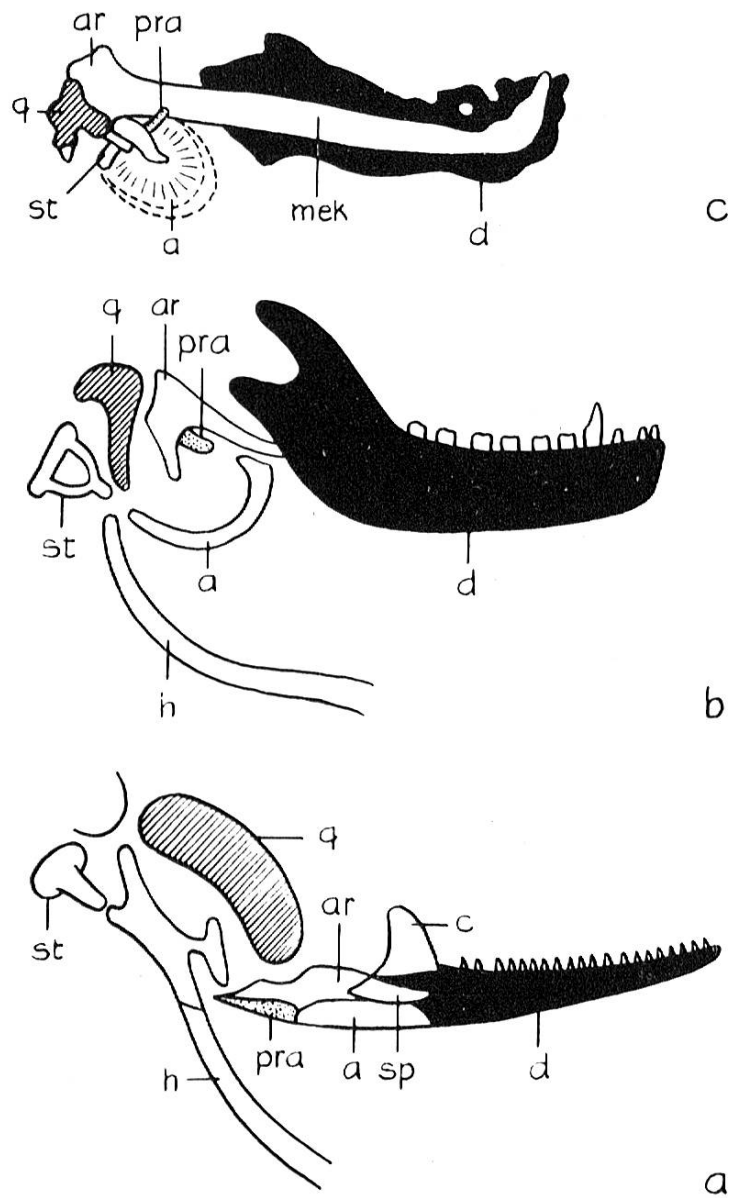


Abb. 63: Schema zur Erläuterung der REICHERT'schen Theorie.

a Zustand bei den Reptilien, b bei den Säugetieren. c Unterkiefer mit Gehörknöchelchen eines menschlichen Embryos.

a	Angulare (Tympanicum)	h	Hyale (Zungenbein)	q	Quadratum (Amboß)
ar	Articulare (Hammer)	mek	MECKEL'scher Knorpel	sp	Spleniale
c	Coronoid	pra	Praearticular (Goniale)	st	Stapes (Steigbügel, Columella).
d	Dentale (schwarz)				

Aus E. KUHN-SCHNYDER (1954).

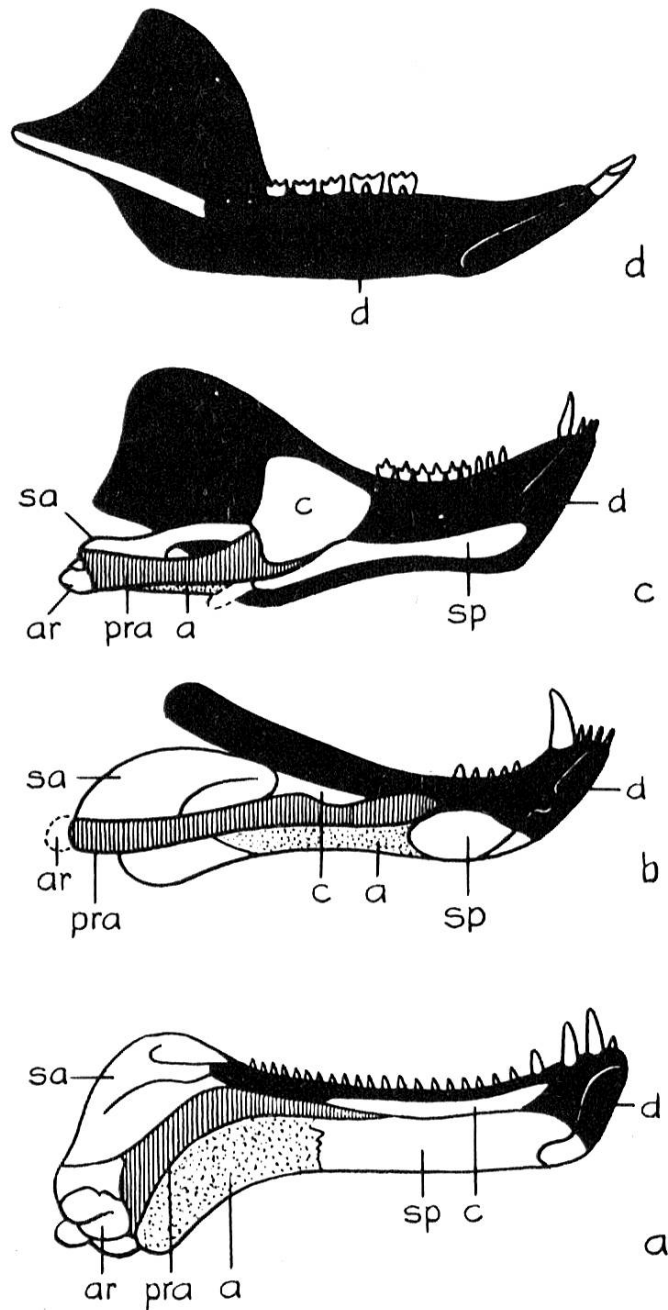


Abb. 64: Größenzunahme des Dentale, Reduktion der übrigen Elemente des Unterkiefers von Synapsiden vom Perm bis Ende Trias (Rhät).

- | | | | |
|---|--|-----|------------------------------|
| a | <i>Dimetrodon</i> | a | Angulare (punktiert) |
| | (Unt. Perm) | ar | Articulare |
| b | <i>Cynaroides</i> | c | Coronoid |
| | (Ob. Perm) | d | Dentale (schwarz) |
| c | <i>Cynognathus</i> (Unt.-Mittl. Trias) | pra | Praearticulare (schraffiert) |
| d | <i>Tritylodon</i> (Ob. Trias, Rhät). | sa | Surangulare |

- Aus E. KUHN-SCHNYDER (1954).

A. W. CROMPTON (1958) konnte dies vier Jahre später beweisen. Der Schädel von *Diarthrognathus broomi* besitzt lateral vom Quadrato-Articular-Gelenk ein Squamoso-Dental-Gelenk (Abb. 65). Quadratum und Squamosum bilden eine gemeinsame Gelenkpfanne. – Es ist von Interesse, daß einige lebende Beuteltiere mit einem funktionierenden Reptiliengelenk geboren werden. Öffnet sich ihr Mund zum ersten Mal, um eine Zitze im Beutel der Mutter zu ergreifen, so geschieht dies mit Hilfe des Gelenkes zwischen Quadratum und Articulare. Quadratum und Articulare gelangen erst nachher, während das Junge noch im Beutel lebt, ins Mittelohr, um Incus resp. Malleus zu werden. Gleichzeitig tritt das Squamoso-Dental-Gelenk in Funktion.

Beim Übergang vom Reptil zum Säugetier werden Teile des Kieferapparates, die im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen, in den Dienst des Gehörapparates gestellt. Welche Änderungen auch der Weichteile setzt dies voraus! Das Beispiel zeigt den Funktionswechsel als wichtigen Faktor in der Geschichte der Tierwelt. Ohne dieses Prinzip ist die Stammesgeschichte überhaupt nicht denkbar. Daß neue Organe aus vorhandenen Organen durch Umbildung unter Funktionswechsel entstehen, hat als erster A. DOHRN (1875) klar erkannt.

2. Das Problem des Gebisses

Welches ist der Antrieb, der die Therapsiden veranlaßte, die geschilderte Entwicklungsrichtung einzuschlagen? Es ist das Streben nach reichlicher Ernährung.

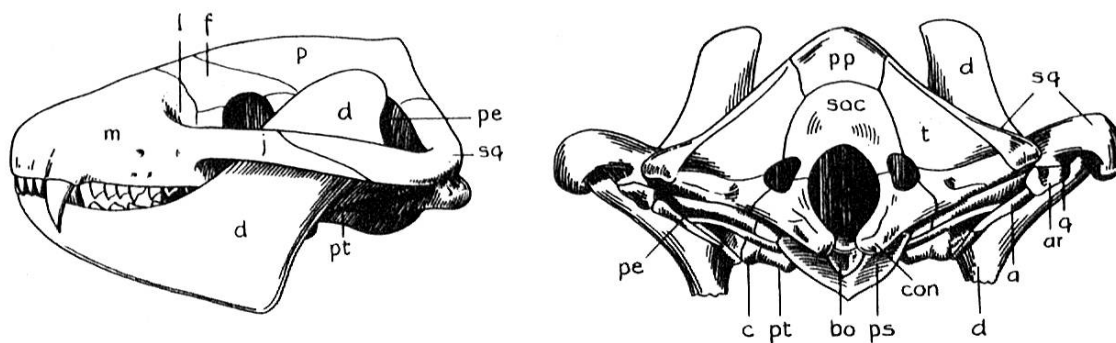


Abb. 65: Rekonstruktion des Schädels von *Diarthrognathus broomi* CROMPTON, Obere Trias, Südafrika. Seiten- und Hinteransicht.

a	Angulare	f	Frontale	pp	Postparietale
ar	Articulare	j	Jugale	ps	Parasphenoid
bo	Basioccipitale	l	Lacrimale	pt	Pterygoid
c	Coronoid	m	Maxillare	q	Quadratum
con	Exoccipitale	p	Parietale	soc	Supraoccipitale
d	Dentale	pe	Perioticum	sq	Squamosum
				t	Tabulare.

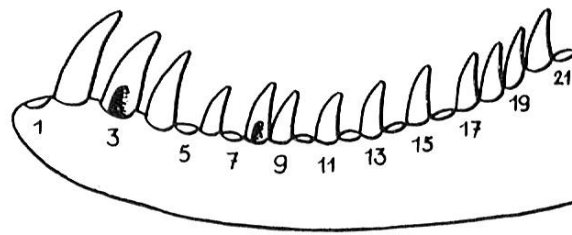
Nach A. W. CROMPTON (1958).

Bei der Mehrzahl der carnivoren Reptilien erfolgt die Nahrungsaufnahme lebend und unzerstückelt. Die Beuteltiere werden unbearbeitet verschluckt. Dem entspricht das Gebiß. Es besteht aus kegelförmigen Fangzähnen, die zum Ergreifen und Festhalten der Beute, nicht zum Töten, Zerlegen oder Zerkauen dienen. Beim Ergreifen der Beute hebt sich der Schädel klappenartig und mit einem Ruck wird das Opfer gepackt. Groß sind die Anstrengungen, die von den Reptilien unternommen wurden, auch größere Beutetiere zu bewältigen. Bei ursprünglichen Tetrapoden können Teile des Schädels gegeneinander beweglich sein. Dieser kinetische Schädel gestattet ein Heben des Oberkiefers und kommt schon bei gewissen Labyrinthodonten vor. Der Schädel besteht dabei aus zwei Abschnitten, aus der knöchernen Hirnkapsel (okzipitales Segment) und dem Schädeldach mit Nasen- und Oberkiefergegend (maxillares Segment). Diese Möglichkeit der Schädelbewegung hat im Laufe der Zeit manche Umbildung erfahren. Die Schildkröten und Krokodile haben die Kinetik eingebüßt. Unter den kinetischen Schädeln ist wohl derjenige der Schlangen am eindrucksvollsten. Die Schlangen erfanden ferner das Töten der Beute durch Erdrücken oder durch Gift. Die Krokodile mit ihrem starr gebauten Schädel ertränken ihre Opfer und zerbeißen sie so lange, bis sie schluckgerecht werden. Ein solches unechtes Kauen ist auch bei manchen Eidechsen zu beobachten.

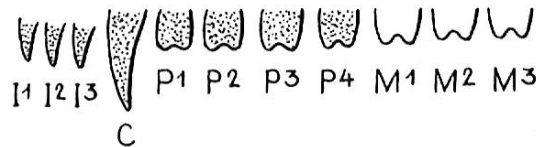
Das echte Kauen bewirkt eine Zerkleinerung der einzelnen Nahrungsbissen durch längerdauerndes Zerdrücken zwischen den Zähnen, wodurch die Verdaulichkeit der Nahrung gefördert wird. Einspitzige Zähne sind zu echtem Kauen ungeeignet. Dies ist nur zwischen Zähnen möglich, deren Kronen mehrspitzig sind oder eine breite Mahlfläche besitzen. Der Übergang zum echten Kauen führt zu einer fundamentalen Umkonstruktion der Kiefermechanik. Der Oberschädel wird beim Öffnen des Mundes nicht mehr gehoben. Die Nackenmuskulatur verliert an Bedeutung. Beweglich ist der Unterkiefer. Seine Muskularisierung wird verstärkt.

Wenden wir uns nun den Pelycosauriern des Permokarbons zu. Viele von ihnen besitzen ein Gebiß mit einspitzigen Zähnen, unter denen je ein oder zwei Zähne größer als die übrigen sind. Die Zahnreihe wird dadurch in zwei Abschnitte geteilt, einen vorderen, der unseren Schneidezähnen entspricht, und einen hinteren. Die großen Zähne dienen als Werkzeug zum Töten der Beute. Häufig wirkt ein oberer Eckzahn mit seinem Partner im Unterkiefer zusammen als Schere. Von einer größeren Beute können Stücke abgeschnitten werden. Bei den fortgeschrittenen Theriodontiern beobachtet man hinter dem Eckzahn mehrspitzige Zähne, die eine Art primitiver Kauzähne darstellen. Ein einmaliger Zahnersatz, wie ihn die Plazentalsäuger (Milch- und Dauergebiß) aufweisen, ist auch bei fortgeschrittenen Therapsiden bisher noch nicht nachgewiesen worden.

Was die Zahl der Zähne anbetrifft, so weist das Dauergebiß der Plazentalsäuger zu Beginn des Tertiärs 44 Zähne auf (Abb. 66). Unter den lebenden Säugetieren wird diese Zahl selten mehr erreicht (z. B. einzelne Insectivoren, die Schweine), nur ausnahmsweise ist sie erhöht (z. B. Zahnwale). Zieht man den Kreis weiter, schließt man die Beuteltiere und vortertiären Säuger ein, so gelangt man für das



Ophiacodon



Placentalsäuger

Abb. 66: Alternativer Zahnersatz bei primitiven Reptilien (*Ophiacodon*, Unt. Perm) sowie Milch- und Dauergebiß bei Plazentalsäugetern. Aus E. KUHN-SCHNYDER (1954).

Dauergebiß auf eine Zahl von 52 bis 68 Zähnen. Eine entsprechende Größenordnung kann auch das Gebiß säugetierähnlicher Reptilien aufweisen.

Die geringe Zahl der Zähne pro Gebiß und die Beschränkung auf zwei Zahngenerationen machen natürlich jeden funktionierenden Zahn der Säugetiere kostbar. Zudem wird von ihm wegen des Kauens viel verlangt. Im Kiefer muß er gut verankert sein. Eine Umwachsung des Zahnsockels kann schon bei Reptilien zur Bildung einer Zahnwurzel führen. Ein großer Fortschritt bei den Backenzähnen der Säugetiere war sodann die Trennung in mehrere Wurzeln.

Die Groß-Systematik der lebenden Säugetiere unterscheidet folgende systematische Einheiten:

Klasse Mammalia:

Unterklasse: Prototheria (eierlegende Säugetiere)

Ordnung: Monotremata

Unterklasse: Theria (lebendgebärende Säugetiere)

Infraklasse: Metatheria

Ordnung: Marsupialia (Beuteltiere)

Infraklasse: Eutheria («Placentalia»)

Zahlreiche Ordnungen.

Es gehört zu den schönsten Ergebnissen der Paläontologie, daß sie nachweisen konnte, daß so verschiedene Zahnformen der Backenzähne, wie diejenigen der Katze, des Menschen, des Pferdes, ja sogar des Elefanten, von einem Grundplan abgeleitet werden können. In der Oberkreide besitzen Marsupialia und Eutheria das gleiche Kronenmuster der Molaren. Einen solchen Zahn bezeichnet man als tribosphenisch. Um das tribosphenische Gebiß zu verstehen, muß man es an der Arbeit sehen. Es kann greifen, schneiden, drücken und mahlen (Abb. 67). Dazu sind drei Kieferbewegungen notwendig, die untereinander kombiniert werden:

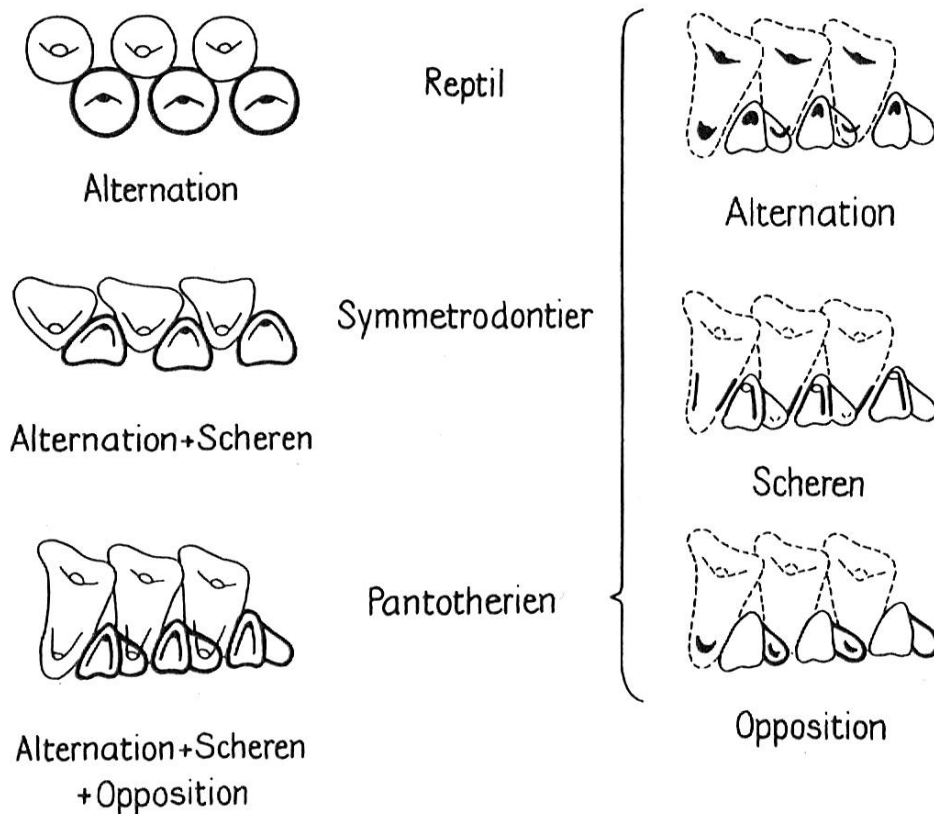


Abb. 67: Analyse des tribosphenischen Gebisses. Nach G. G. SIMPSON (1936).

eine Scharnierbewegung, eine Bewegung vorwärts-rückwärts und eine transversale Bewegung. Neue Höcker der Backenzähne entstanden später durch Knospung oder Auswuchs der Zahnkrone (Abb. 68). So bildeten sich scherende, drückende oder mahlende Gebisse, rein oder gemischt, aus.

Sind nicht in der obersten Trias, im Rhät, bereits Säugetierzähne entdeckt worden? In der Tat wurde bereits 1847 ein Säugetierzähne aus dem Rhät Württembergs durch T. PLIENINGER beschrieben. In den folgenden Jahrzehnten mehrten sich die Funde nur wenig. Während des letzten Weltkrieges wurden in England und in der Schweiz große Anstrengungen unternommen, ihre Zahl zu vermehren. In England schlammte W. G. KÜHNE 2½ Tonnen verwitterten Gesteins, B. PEYER aus dem Rhät von Hallau (Kt. Schaffhausen) gar 9 Tonnen. Wenn man bedenkt, daß sich in England ein Säugetierzähne, nicht größer als ein Hirsekorn, unter rund drei Millionen Fischzähnen, Schuppen und Knochensplinterchen findet, wird einem das Mühselige dieser Auslesearbeit bewußt. Aber man kann es erzwingen. Mesozoische Säugetierreste sind auch heute noch selten. Einerseits hängt dies mit ihrer geringen Körpergröße, andererseits mit ihrem Lebensraum zusammen, der für eine fossile Erhaltung offenbar sehr ungünstig war.

Zwei Gruppen in der oberen Trias werden als unzweifelhafte Vertreter der Säugetiere angesehen: die Eozostrodonidae (= Morganucodontidae) aus Europa, China und Südafrika, und die Kuehneotheriidae aus Wales (Abb. 69). *Kuehneotherium* wird als frühester Vertreter der Theria betrachtet. Die Eozostrodoniden

Höckerterminologie des Säugermolaren

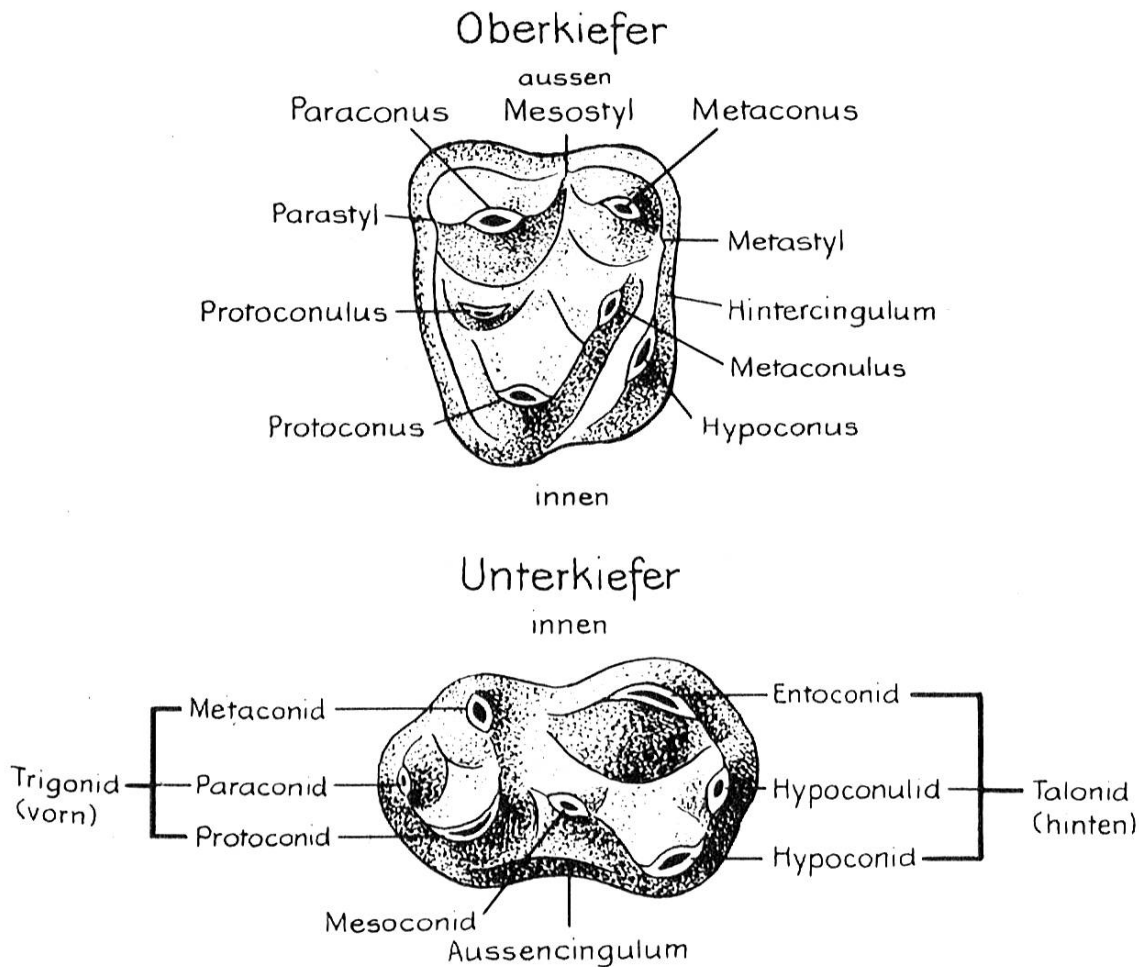


Abb. 68: Grundplan des quadrituberkularen Säugermolaren.

werden zur Ordnung der Triconodonta gerechnet. Es ist dies eine der vier Ordnungen der Säugetiere, die keine Beziehungen zu den Theria besitzen. Die Ordnungen: Triconodonta, Docodontia, Multituberculata und Monotremata werden heute als Subklasse der «Prototheria» vereinigt.

Zusammenfassend stellen wir fest: eine Reihe typischer Säugetiermerkmale wird schrittweise erreicht. Das Schlüsselmerkmal der Säugetiere, wie das sekundäre Kiefergelenk schon bezeichnet worden ist, wurde in mehreren Linien der Therapsiden entwickelt. Der Name Mammalia bezeichnet also eine Entwicklungsstufe. Andere Säugermerkmale wurden bereits von Reptilien erreicht. Ich nenne nur die Ausbildung eines sekundären Gaumens, die Erwerbung von Säuglengliedmaßen durch Heben des Rumpfes vom Boden und Annäherung der rechten und linken Extremitäten. Die Reduktion der Phalangenformel, die Siebenzahl der Halswirbel, die Ausbildung eines zweigeteilten Hinterhauptscondylus. Diese säugetierartigen osteologischen Merkmale bei Therapsiden verlocken dazu, sich Gedanken über Änderungen der Weichteile zu machen.

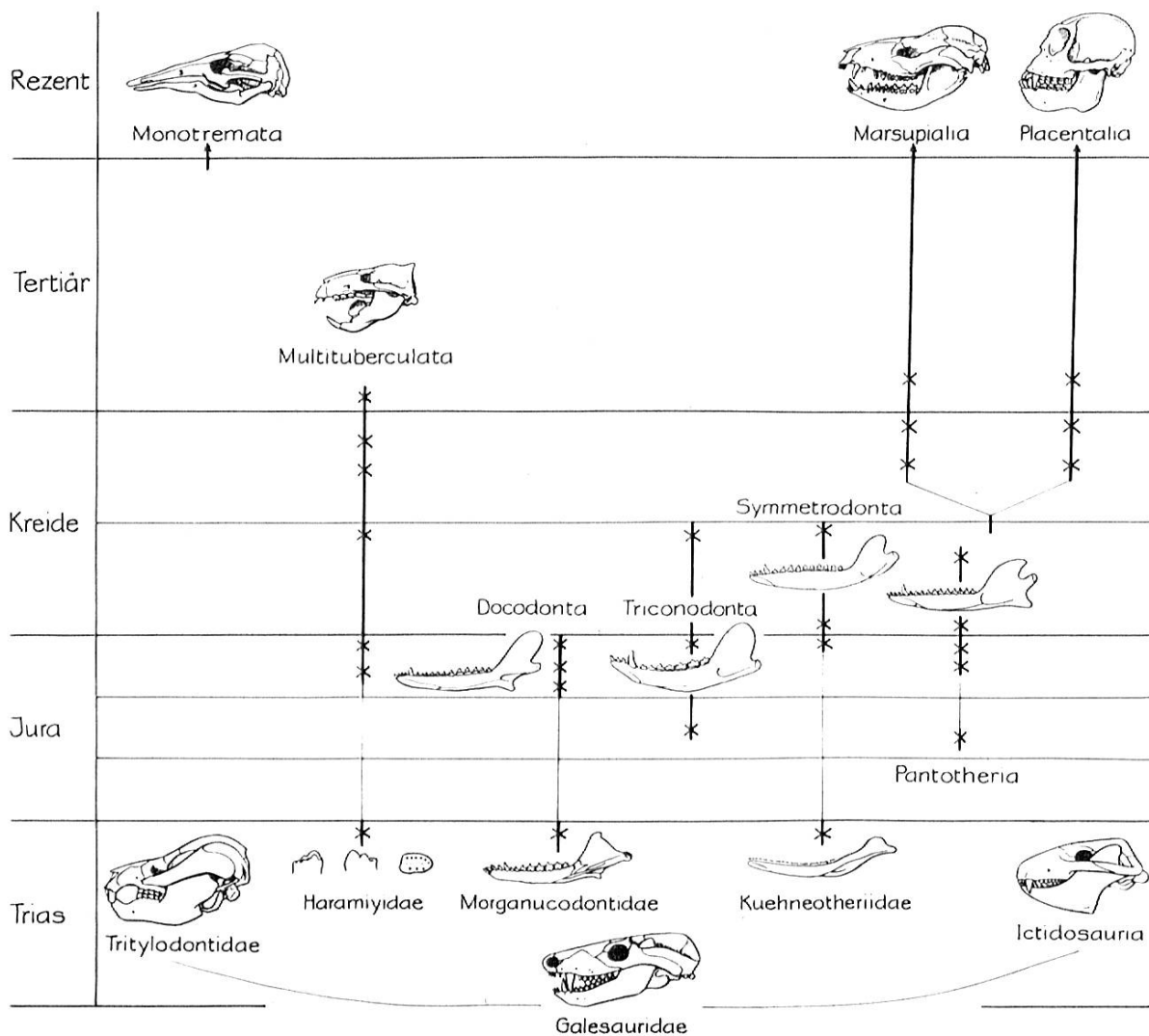


Abb. 69: Stammesgeschichtliche Beziehungen der mesozoischen Säugetiere.
Siehe B. KREBS (1975).

Das Vorkommen von Öffnungen für Blutgefäße und Nerven am Gesichtsschädel verschiedener Therapsiden beweist das Vorhandensein einer weichen Haut mit Muskeln, Sinnesorganen und Haaren. Ein Haarkleid wiederum würde für Warmblütigkeit sprechen, was auch für Vertreter der Cynodontier angenommen wird. Bei diesen läßt sich ferner nachweisen, daß ihr Geruchssinn gut entwickelt war; auch die lebenden primitiven Säuger sind ausgesprochene Riechtiere.

Die Evolution der Säugetiere läßt sich also bis zur Entwicklungsstufe der Amphibien zurückverfolgen. Es ist eine von den übrigen Reptilien unabhängige Stufenreihe. Deshalb ist es durchaus verständlich, daß Anatomen und Zoologen, ohne Kenntnis der fossilen Zwischenglieder, sich veranlaßt sahen, die Säugetiere direkt an die Amphibien anzuschließen.

Nach einem verborgenen Dasein der Säugetiere während der Jura- und Kreidezeit, während ungefähr 100 Millionen Jahren, ändert sich mit Beginn der Erdneuzeit das Bild fast schlagartig. Zur Zeit der Oberkreide waren die Säugetiere, neben

den Multituberculaten, praktisch nur durch kleine primitive Insektenfresser und Beuteltiere vertreten. Mit Beginn des Tertiärs erfolgte eine erstaunliche Radiation. Diese erste Blüte hing mit verschiedenen Faktoren zusammen. Einmal mit der Ausbildung eines leistungsfähigen tribosphenischen Gebisses; ferner entwickelten sich seit Beginn der Kreidezeit die modernen Angiospermen (Blütenpflanzen). Die bisher herrschenden Gymnospermen (Nadelhölzer) teilweise verdrängend, boten sie Pflanzenfressern unerschöpfliche Nahrung. Das entscheidende Ereignis war jedoch das Aussterben der Dinosaurier zu Ende der Kreidezeit. Seine Ursache gehört zu den großen Rätseln der Vergangenheit. Das dadurch entstandene Vakuum in der Biosphäre bot mannigfaltige Lebensräume für eine neue Tierwelt, für die ungehemmte Entwicklung der Säugetiere.

Die Evolution der Säugetiere zur Erdneuzeit erfolgte in zwei Phasen. Auf eine erste Phase im Paleozän und Eozän folgte im Oligozän jener Abschnitt, in dem das Gesicht der modernen Säugetierfauna geprägt wurde.

Die Radiation der Plazentalsäuger nahm ihren Ursprung von Insektenfressern der Kreide (Abb. 70). Hier liegen die Wurzeln der modernen Ordnungen der Insektenfresser, Fledermäuse, Primaten, Nagetiere, Hasenartige und Edentaten (Zahnarme). Diese frühe Tierwelt zeichnet sich vor allem durch das Auftreten größerer pflanzenfressender Säugetiere aus. Neben den Condylarthra sind es die schwer gebauten Pantodonta und die riesenhaften Uintatheria. Sie waren die bevorzugte Beute primitiver Raubtiere («Creodonta»).

In der zweiten Phase beobachten wir das Aussterben der primitiven großen Pflanzenfresser und der Urraubtiere. Sie erlagen der Konkurrenz leistungsfähigerer Formen. Unter den Pflanzenfressern dominieren vor allem Unpaar- und Paarhufer. Im Oligozän tauchen auch jene Primaten auf, unter denen die Vorfahren der Menschenaffen und des Menschen zu suchen sind.

Die Ausbreitung und Verteilung der Faunen widerspiegelt deutlich die wechselnden Beziehungen der Kontinente untereinander. Im Paleozän war der große Nordkontinent (Laurasia) durch eine seichte Meeresstraße in der Gegend des Urals zweigeteilt. Diese Schranke, welche schon zur Kreidezeit bestand, war für die Säugetiere unüberwindlich. Dagegen existierten Landverbindungen zwischen Nordamerika und Westeuropa, mit Asien (Bering-Landbrücke) und mit Südamerika. Die Verbindung zwischen Nordamerika und Westeuropa löste sich im Ober-Eozän; die Meeresstraße in Asien verschwand. So entstand der Kontinent Eurasien. Während des Eozäns brach ferner die Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika ein, so daß Südamerika bis ins Pliozän eine kontinentale Insel blieb. Merkwürdigerweise wanderten während der ersten Phase keine plazentalen Raubtiere nach Südamerika; ihre Stelle nahmen carnivore Beuteltiere («Borhyaeniden») ein. So konnte eine wahrhaft paradiesische Evolution einer eigenständigen Fauna erfolgen. Erst zu Ende des Tertiärs tauchte eine Landverbindung mit Nordamerika aus dem Meere auf. Neben Kamelen, Schweinen, Hirschen, Tapiren, Pferden, Mastodonten u. a. drangen Raubtiere (Katzen-, Hunde- und Bärenartige) nach dem Süden. Sie rotteten einen Großteil der Südamerika eigenen Säugetiere aus. Umgekehrt stießen Stachelschweine, Riesengürtel- und Riesenfaultiere

[illegible]

106

sowie wahrscheinlich auch das Opossum nach Norden vor, um allerdings wenigstens teilweise bald auszusterben.

Während Afrika sich mit dem Norden verbinden sollte, trennten sich Antarktis und Australien im Eozän. Australien blieb bis heute isoliert. Das Schicksal der antarktischen Fauna ist noch unbekannt. Ebenso fehlen bis heute fossile Zeugen von der Halbinsel Indien, die Anschluß an Asien gefunden hat.

10. Die Evolution der Wirbeltiere

«Alles entsteht, sucht Raum und will Dauer, deswegen verdrängt es einander vom Platz und verkürzt seine Dauer.»

J. W. GOETHE

Die Stammesgeschichte der Wirbeltiere hat uns gezeigt, daß beim Übergang von einer Klasse zur nächst höheren Mosaikformen in kleinen und kleinsten Schritten ein Übergangsfeld durchqueren. Es ist jedoch nicht so, daß dieses Feld nur von einem einzigen Zweig durchlaufen wird. Meist entwickeln sich mehrere Gruppen unabhängig und parallel in Richtung zum höheren Organisationsniveau hin. Von ihnen ist letzten Endes meist nur eine einzige Linie erfolgreich. Im Besitze einer bisher unbekannten, leistungsfähigeren Merkmalskombination breitet sich diese Gruppe plötzlich aus.

Wir können also prinzipiell zwei Evolutionsprozesse unterscheiden. Der eine Vorgang zielt darauf hin, eine höhere Organisationsstufe, eine höhere Klasse zu erreichen. Man hat ihn Anagenese genannt. Der andere Prozeß, die Cladogenese, spielt sich im Bereich einer Entwicklungsstufe, einer Klasse, ab. Die Cladogenese strebt darnach, durch Anpassung möglichst viele Lebensräume zu erobern. Auf die erfolgreiche Anagenese folgt explosionsartig die Cladogenese mit ihren kleinen und großen Verzweigungen.

Anagenese bedeutet Höherentwicklung, Vervollkommnung. Was haben wir darunter zu verstehen? Wenn wir den faszinierenden Aufstieg der Wirbeltiere im Laufe der Erdgeschichte verfolgen, sind vor allem zwei Fortschritte besonders eindrucklich. Es ist die zunehmend bessere Fürsorge für die Nachkommenschaft und die wachsende Unabhängigkeit von der Umwelt.

Die Fische sind streng an das Wasser gebunden. Die Lurche verbringen nur ihre Jugend im Süßwasser. Erst die Reptilien konnten sich endgültig vom Wasser lösen. Die warmblütigen Vögel und Säugetiere kennen keine klimatischen Schranken mehr. Diese Emanzipation von den Fesseln des Milieus ist einer Reihe von Leistungssteigerungen zu verdanken, die wir bei allen Organsystemen beobachten können. Kein anderes Organ ist jedoch für die Anagenese so wichtig wie das Gehirn. Die Vervollkommnung der Endhirnhemisphären ist das eindruckvollste Geschehen in der Evolution der Wirbeltiere. Diese paarigen Ausstülpungen des Vorderhirns begannen als Orte der Geruchsrezeption. Bald wurden sie zu großen Zentren der sensiblen Korrelation ausgebaut. Auf der Stufe der Säugetiere sind die ausgedehnten Hemisphären zum Sitz höchster geistiger Fähigkeiten geworden. An «Unternehmungsgeist» und «Erfindungsgabe» ist selbst das stupideste Säugetier ein «intellektueller Riese», verglichen mit irgend einem Reptil.

Neben all diesen Leistungssteigerungen ist ein weiterer Fortschritt im Laufe der Stammesgeschichte der Wirbeltiere sinnfällig. Es ist die zunehmend bessere Fürsorge für die Nachkommenschaft. Brutpflege kommt zwar bereits bei gewissen Fi-

schen und niederen Vierfüßern vor. Bei den Vögeln spielt sie eine wichtige Rolle. Allen anderen Wirbeltieren sind jedoch die lebendgebärenden Säugetiere darin überlegen, indem sie dem Keim Wärme, vermehrten Schutz und Nahrung im Innern der Mutter bieten. Die Zahl der Nachkommen kann deshalb drastisch gesenkt werden. Nach der Geburt der Säugetierjungen werden sie umsorgt und für das Leben vorbereitet. Dadurch wird für die Entwicklung und Ausgestaltung nervöser und anderer Mechanismen eine lange Zeitspanne gewonnen, ehe die Jungen ins Leben hinaus geschickt werden. Nachdem wir uns mit diesen paläontologischen Erfahrungen vertraut gemacht haben, wenden wir uns der Evolution des Menschen zu. Werden unsere Einsichten über den Ablauf der Evolution der Wirbeltiere bestätigt? Wo ist sein Platz im System der Wirbeltiere?

11. Die Herkunft des Menschen

«Unser Wissen ist Stückwerk»

K. E. v. BAER

Bevor wir uns mit den fossilen Dokumenten befassen, wollen wir uns bei den Zoologen orientieren, wie sie die Stellung des Menschen im System der Lebewesen beurteilen. Nach ihrer Auffassung gehört der Mensch zu den Säugetieren und unter diesen wird ihm ein Platz neben dem Menschenaffen zugewiesen. Zahlreiche Einzelheiten des menschlichen Körpers, seines Baues und seiner Leistungen sprechen für eine enge Verwandtschaft. Wohl zeichnet sich der Mensch durch einige Besonderheiten aus. Wir denken an den aufrechten Gang, an die Kombination eines großen Gehirns mit einem kleinen Kauapparat, an sein besonders Zahngepräge. All das sind jedoch in den Augen des messenden und zählenden Morphologen nur rein quantitative Unterschiede. Ein Ausschnitt aus dem zoologischen System der Ordnung der Primaten oder Herrentiere sieht deshalb wie folgt aus:

- Überfamilie: Hominoidea (höhere Primaten);
- Familie: Hylobatidae (kleine Menschenaffen)
mit Gibbons und Siamang;
- Familie: Pongidae (große Menschenaffen)
mit Orang, Schimpanse, Gorilla;
- Familie: Hominidae (Menschen).

Mensch und Menschenaffen müssen deshalb eine gemeinsame stammesgeschichtliche Wurzel besitzen. Wie diese Geschichte tatsächlich verlaufen ist, darüber kann uns der Zoologe keine Antwort geben. Dagegen verraten Fossilien, wann und wie die spezifisch menschlichen Eigenschaften des Skelettes sich herausgebildet haben. Wir müssen uns deshalb bei den Primaten des Tertiärs umsehen.

Schon die ältesten sicheren Affen waren Baumbewohner und sind es in der Folge geblieben. Waldgebiete sind leider für eine Überlieferung von Knochen und Zähnen sehr ungünstig. Deswegen sind Funde fossiler Affen selten, so selten, daß der Begründer der Wirbeltierpaläontologie, GEORGES CUVIER, 1821 betonte, man habe bisher weder einen einzigen Knochen, noch einen einzigen Zahn eines fossilen Affen gefunden. Und er fuhr fort: «Il n'y a non plus aucun homme.» Das war der Grund, fieberhaft nach fossilen Affenresten zu suchen. Solche wurden bald gefunden: 1836 in Indien (*Semnopithecus subhimalaynus* MEYER sp. in den Siwaliks) und 1837 in Frankreich (*Pliopithecus antiquus* BLAINVILLE sp. im Miozän von Sansan. Gers). Die seitherige Ernte an Fossilfunden gestattet folgendes Bild der Primaten-Evolution zu entwerfen (Abb. 71).

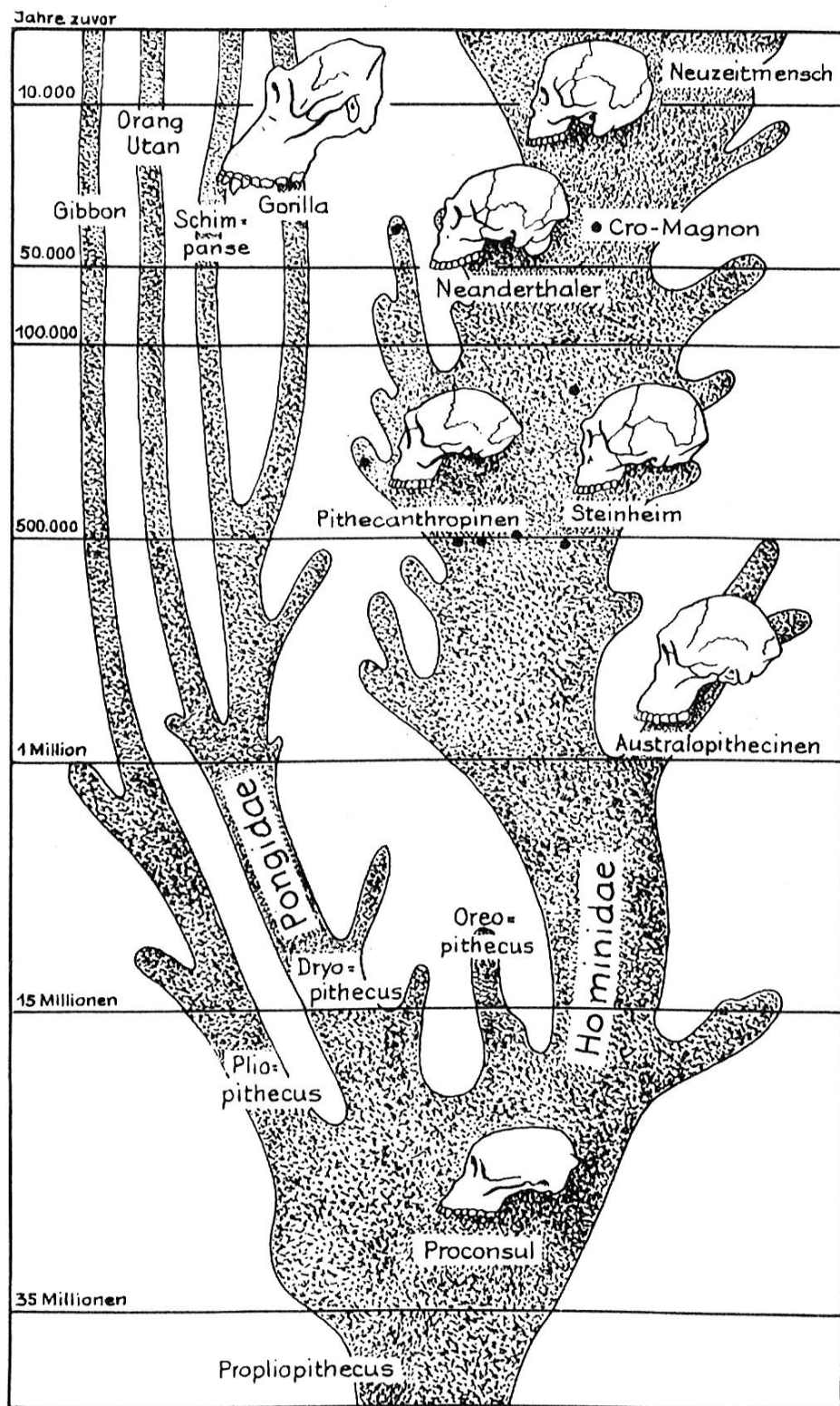


Abb. 71: Stammbaum der Hominoiden.

Die ältesten sicheren Spuren höherer Affen finden sich im Oligozän. Es handelt sich um primitive Dryopitheciden, Vorläufer miozäner Menschenaffen. Menschenaffen durchstreiften zur Jungtertiärzeit (Miozän-Pliozän) ein gewaltiges Gebiet der östlichen Erdhälfte, von Spanien im Westen bis Indien und China im Osten, südwärts von Ägypten bis Südafrika. Ihr Skelett ist wenig spezialisiert, das Gebiß ähnlich dem der großen Menschenaffen. Die Mehrzahl ihrer Nachfahren blieb dem Urwald treu. Unter ihnen befinden sich die Ahnen der großen Menschenaffen. Auf Grund dürftiger Dokumente wird von vielen Forschern angenommen, daß sich vor etwa 20 Millionen Jahren eine Gruppe von Menschenaffen vom Baumleben trennte und sich der offenen Landschaft zuwandte (Abb. 72). Sie können als Ahnen der Menschen angesehen werden. Sicherem Boden betritt man erst zu Ende des Pliozäns und im Pleistozän. Da eine genaue zeitliche Datierung solcher Funde unentbehrlich ist, müssen wir kurz auf die Zeitrechnung des Pleistozäns, auch Eiszeitalter genannt, hinweisen (Abb. 73).

Gegen Ende des Tertiärs begann die Temperatur auf der ganzen Erde zu sinken. Dies führte zu einem ungewöhnlichen Anwachsen der Gletscher. Gewaltige Wassermassen der Meere wurden als Schnee und Eis gebunden und dadurch dem Kreislauf entzogen. So sank auf der ganzen Erde der Spiegel der Ozeane, während die Klimagürtel sich gegen den Äquator verschoben. Nicht nur einmal – nein

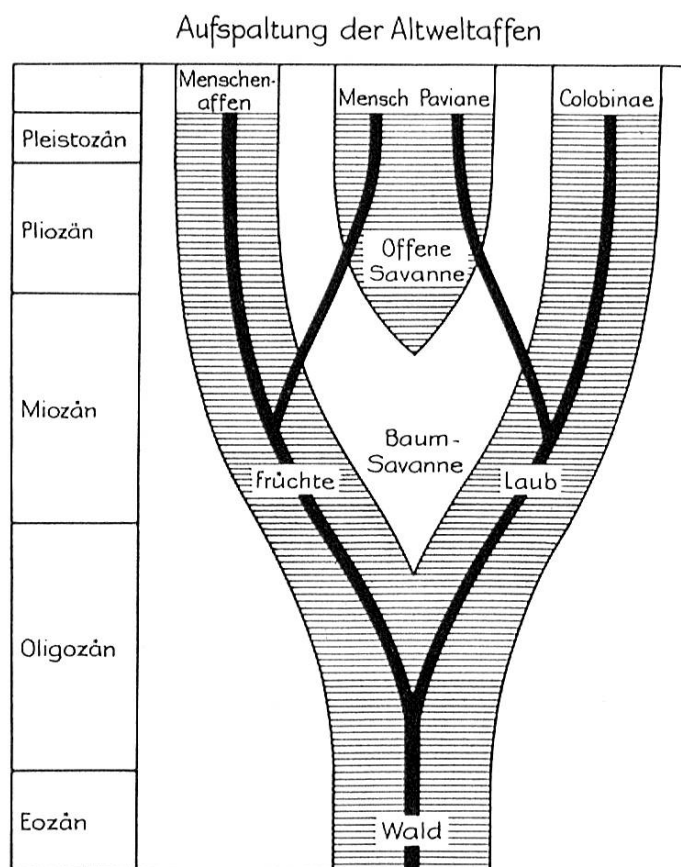


Abb. 72: Die Aufspaltung der Altweltaffen. Nach D. STARCK

Gliederung des Pleistozäns			
Jahre	Abschnitte	Stufen	Funde
100000	Jung-	Würm-Eiszeit	Sapiens
		Riss-Eiszeit	
500000	Mittel- und Alt-	Mindel-Eiszeit	Steinheim
		Mosbachium	Heidelberg
1000000			Pithecanthropus
			Australopithecus
2000000	Altest-Pleistozän	Oberes und Mittleres Villafranchium	
3000000	Pliozän		Australopithecus

Abb. 73: Die Gliederung des Pleistozäns.

mehrmals – rissen riesige Eismassen die Herrschaft an sich. Dazwischen lagen Jahrzehntausende, während denen das Klima gleich wie heute oder etwas wärmer war. Das Pleistozän läßt sich in drei Abschnitte gliedern, in Alt-, Mittel- und Jung-Pleistozän. Es können drei markante Entwicklungsetappen der Menschheit unterschieden werden, nämlich:
 die Australopithecinen des Alt-Pleistozäns,
 die *Pithecanthropus*-Gruppe des Mittel-Pleistozäns und
 der *Homo sapiens* des Jung-Pleistozäns.

a) Die Australopithecinen

Der erste Fund eines Australopithecinen, ein Kinderschädel, gelangte 1924 in die Hände von Professor RAYMOND DART in Johannesburg. Er stammte aus einer

Höhle bei Taungs in Betschuanaland in Südafrika. R. DART taufte ihn *Australopithecus africanus*. Er rechnete ihn anfänglich zu den Menschenaffen, änderte jedoch bald seine Meinung und deutete ihn als Vertreter einer Entwicklungsstufe zwischen den Menschenaffen und dem Menschen. Diese Behauptung stieß auf einmütige Ablehnung der maßgebenden Anthropologen. Sie sorgten dafür, daß DARTS «Baby» aus der wissenschaftlichen Diskussion verschwand. ROBERT BROOM, Arzt und hervorragender Paläontologe, war berufen, diese Mauer des Schweigens zu durchbrechen. Field-marshal J. C. SMUTS forderte ihn auf, den Schädel von Taungs zu beurteilen. R. BROOM trat vorbehaltlos für die Ansicht von R. DART ein. Daß das Kind von Taungs dem Menschen näher stand als dem Menschenaffen, konnte jedoch nur durch weitere Funde von *Australopithecus* bewiesen werden. R. BROOM jagte seit 1936 auf Australopithecinen und war an verschiedenen Orten Südafrikas erfolgreich. J. C. SMUTS schrieb 1948 über R. BROOM: "Any moment now we may be in sight of spectacular discoveries. The quarry has been run to earth; the scent has been found; and the kill may come at any moment. What a thrill! And what a thrill it will be for this Nestor of Science, himself almost as old as the ante-diluvian world in which he has worked with such spectacular fortune and success" (G. H. FINDLAY, 1972). Dank der Anstrengungen von R. DART, von R. BROOM und J. T. ROBINSON liegen heute Zähne, Schädel- und Skelett-Reste von über hundert Individuen vor. Es zeigt sich dabei, daß neben dem zierlichen *Australopithecus africanus* DART ein größerer *Paranthropus robustus* BROOM (*Australopithecus robustus* BROOM sp.) lebte.

Heute werden die Australopithecinen als Mitglieder der Familie der Menschen, der Hominidae, angesehen. Zwar ist ihr Gehirn nur um wenig höher entwickelt als dasjenige der heutigen Menschenaffen. Ihre mittlere Schädelkapazität, das Gehirnvolumen, beträgt im Mittel 500 (498–562) cm³ gegenüber 400 (394–480, Schimpansen) cm³ bei den Menschenaffen von ähnlichem Körpergewicht. Für den Menschen, *Homo sapiens* L., gelten 1300–1500 cm³ als Durchschnittswerte. Der schnauzenartig vorspringende Gesichtsschädel der Australopithecinen ist groß, das Vorkommen eines Scheitelkammes bei kräftigen Individuen erweckt den Eindruck eines Affenschädels. Daneben stößt der Untersucher jedoch auf eine Reihe ausgesprochen menschlicher Züge. Beckengürtel und Fuß zeigen Anpassungen an einen aufrechten Gang. Das Gebiß ist durchaus menschlich.

Mit den Resten von Australopithecinen zusammen findet sich in Südafrika eine Steppenfauna: Zebras, Hipparionen, Steppennashörner, Warzenschweine, zahlreiche Antilopen und Büffel, Hyänen und Paviane. Entsprechend dieser Tierwelt und dem tropischen Klima umfaßte sein Lebensraum Ebenen und Savannen. *Australopithecus* war ein Jäger und Sammler. Gegenüber den Menschenaffen hatte er seinen Speisezettel durch Fleisch erweitert. Die Jagd darf allerdings nicht überwertet werden.

Die Lebensdauer der Australopithecinen betrug durchschnittlich 18 Jahre, höchstens 40 Jahre. Bei einer Geschlechtsreife mit 13 Jahren besaßen sie also meist keine Eltern mehr. Das spricht dafür, daß eine soziale Organisation dafür sorgen mußte, damit die Erhaltung der Gruppe gesichert war.

Hat *Australopithecus* schon Werkzeuge hergestellt? Diese Frage konnte man in Südafrika nicht überzeugend lösen. Ihre Beantwortung gelang erst nach dem Zweiten Weltkrieg. Damals rückte ein weiteres Fundgebiet fossiler Menschenformen ins Blickfeld: die tiefe Oldoway-Schlucht in der Serengetisteppe Ostafrikas. Die in der Schlucht entblößten Schichten liefern einen fast lückenlosen Bericht über die Evolution des Menschen vom Ende des Pliozäns bis zur unmittelbaren Gegenwart. Ihr Erforscher und Deuter war der Engländer LOUIS S. B. LEAKEY, der 1931 erstmals zu einer Oldoway-Expedition aufbrach.

L. S. B. LEAKEY fand sowohl den schwer gebauten *Australopithecus* (*Zinjanthropus*) als auch zierlichere Vertreter. Die frühere vulkanische Tätigkeit in Ostafrika gestattete zudem absolute Altersbestimmungen. Die zeitlich ältesten zierlichen Hominiden-Funde sollen 2,5 Millionen Jahre alt sein. Die jüngsten Funde – es handelt sich um die robuste Form – sind etwa 600 000 Jahre alt. *Australopithecus robustus* (BROOM) wird als steriler Seitenzweig beurteilt. Ob *Australopithecus africanus* DART als direkter Vorfahr der jüngeren Hominiden zu gelten hat, darüber wird gegenwärtig diskutiert.

Ganz besonders wichtig ist, daß L.S.B. LEAKEY (1960) nachweisen konnte, daß neben den menschlichen Resten primitive Artefakte vorkommen. Offenbar haben die Australopithecinen, was R. DART seit 1955 behauptete, nicht nur Werkzeuge verwendet. Das verstehen nämlich auch die Menschenaffen. Die Australopithecinen stellten bewußt Geräte für einen bestimmten Zweck her. Das ist eine menschliche Leistung. Dagegen kannten sie den Gebrauch des Feuers nicht. Es ist dies eine Errungenschaft des mittelpleistozänen Menschen, der Pithecanthropinen.

Im Gebiet östlich des Rudolfsees führt R. E. F. LEAKEY jun. seit 1968 Grabungskampagnen durch, die neue Skelettreste von Australopithecinen lieferten. Daneben fanden sich auch Reste, die von den australopithecinen Formen abweichen und welche die Frage eines gleichzeitig lebenden «fortgeschritteneren» Typus aufrollen. Es ist zu hoffen, daß weitere Funde und sorgfältige Analysen Klärung bringen werden (R. E. F. LEAKEY, 1973).

b) Die Pithecanthropinen

ERNST HAECKEL, der Vorkämpfer CH. DARWINS in Deutschland, hielt in unzutreffender Weise den Gibbon für einen besonders nahen menschlichen Verwandten. Deshalb glaubte er, die Menschenwerdung hätte sich in Südostasien, insbesondere auf dem malaiischen Archipel vollzogen. Er gab diesem hypothetischen Ahnen den Namen *Pithecanthropus*, was «Affenmensch» heißt. Tief beeindruckt von dieser Vermutung, ließ sich der Holländer EUGÈNE DUBOIS (1858 bis 1940) 1887 für acht Jahre als Militärarzt nach Niederländisch-Indien versetzen, um dort diese missing-links zu suchen. Er hatte das unerhörte Glück, 1891 beim Dorf Trinil auf Java zunächst eine niedrige Schädelkalotte mit einem Überaugendach und dann einen Oberschenkelknochen nebst einem Backenzahn zu finden. E. DUBOIS nannte sei-

nen Fund *Pithecanthropus erectus*, der «aufgerichtete Affenmensch». Der Oberschenkel zeigt durch seine menschliche Form, daß sein Träger aufrecht ging. Der Fund entfesselte einen jahrelangen Streit. Der autoritäre einflußreiche R. VIRCHOW hielt den Schädelrest für denjenigen eines Affen. Den Oberschenkel schrieb er einem syphilitisch erkrankten Menschen zu. Heute ist es sicher, daß die Reste von einem Menschen stammen, weshalb man ihn *Homo erectus* (DUBOIS) nennt. Dies bewiesen eine Reihe weiterer javanischer Funde, die man G. H. R. VON KÖNIGSWALD verdankt. Mit den menschlichen Resten findet sich eine Waldfauna mit Flußformen, wie sie, wenn auch artenärmer, heute noch auf Java in ökologisch vergleichbaren Formen vorkommt. Der Lebensraum des «*Pithecanthropus*» waren die Waldlichtungen, die Flußufer und der Fluß, der ihm Schutz vor Feinden bot.

Das Verbreitungsgebiet der *Pithecanthropus*-Gruppe erstreckte sich weit über den malaiischen Archipel hinaus. Besonders ergiebig erwies sich eine Höhle bei Choukoutien, südwestlich von Peking, die seit 1920 untersucht wird. Erst fand man dort nur wenige menschliche Zähne. Zuletzt besaß man 14 Schädelreste und 11 Unterkiefer. Der Zweite Weltkrieg hat grausam in die Erforschung der Peking-Funde eingegriffen. Beim Versuch, sie 1941 vor dem Zugriff der Japaner zu retten, verschwanden sie auf rätselhafte Weise und sind seither verschollen.

Der Chinamensch oder *Homo erectus pekinensis* wie er heute heißt, ist mit einem Alter von ca. 450 000 Jahren etwas jünger als die Funde von Java, die ein Alter von ca. 500 000 Jahren besitzen sollen. Die rein morphologischen Unterschiede zwischen *Homo erectus erectus* und *Homo erectus pekinensis* sind gering. Charakteristisch ist die Kombination eines relativ kleinen Gehirns von 900–1200 cm³ mit einem relativ großen Kauapparat. Der niedrige Hirnschädel besitzt eine fliehende Stirn mit einem visierähnlichen Überaugendach. Die schwere Kieferpartie springt schnauzenartig vor. Ein eigentliches Kinn fehlt. Nach den wenigen postcranialen Skelettresten zu schließen, waren sie im Körperbau den Jetztmenschen sehr ähnlich. Weitere Funde dieses Frühmenschen kennt man aus Algerien und Marokko. Die Zähne des Heidelberger Unterkiefers sind viel menschlicher als bei den *Pithecanthropinen*, zu denen er früher gestellt wurde.

Pithecanthropus kannte und gebrauchte das Feuer. Seine Werkzeuge sind besser bearbeitet, als diejenigen von *Australopithecus*. Ein gewaltiges Knochenmaterial, TEILHARD DE CHARDIN spricht von 150 Kisten, beweist, daß der Peking-Mensch ein Jäger war. Sein Lebensraum war eine hügelige, offene Landschaft, die von Waldinseln durchsetzt war. Wald trat auch längs der Flußläufe auf. Das Klima war warm, gemäßigt und feuchter als gegenwärtig, die Gegend belebt von Wildpferden, Nashörnern, Wildschafen, Gazellen, Kamelen, Moschustieren, Rehen, Hirschen, Wasserbüffeln und Wisenten, Bären, Hyänen, Säbelzahnkatzen, Luchsen und zahlreichen Kleinsäufern.

c) Die spätpleistozänen Hominiden

Funde fossiler Menschenresten aus dem Spätpleistozän stammen vor allem aus Europa. Es ist dies das Resultat einer besonders intensiven Grabungs- und For-

schungstätigkeit. Doch liegt Europa nicht nur geographisch, sondern auch hinsichtlich der menschlichen Evolution peripher. Erst viele neue außereuropäische Funde werden den Hiatus zwischen *Homo erectus* (DUBOIS) und *Homo sapiens* L. überbrücken können. Gegenwärtig zeichnet sich immer deutlicher ab, daß der sogenannte Neandertaler (*Homo sapiens neanderthalensis*) nicht in die direkte Linie gehört, die zum *Homo sapiens sapiens* führt. Denn schon vor dem Auftreten des klassischen Neandertalers treffen wir neben den sogenannten Prä-Neandertalern menschliche Dokumente, die man als «prae-sapiens»-Formen charakterisieren kann. Dazu ist vor allem der Steinheimer Schädel zu rechnen. Er stammt aus einer Schottergrube bei Steinheim an der Murr, rund 20 km nördlich von Stuttgart. Der Schädel wurde von KARL SIGRIST jun. 1933 entdeckt und von FRITZ BERCKHEMER geborgen. Die Fundumstände sprechen dafür, daß der Schädel aus einer Warmzeit stammt, aus dem Mindel-Riß-Interglazial (= Holstein-Interglazial). Mit einem Alter von 200 000 Jahren ist er älter als die Funde des Prä-sapiens und der Prä-Neandertaler. Der Steinheimer-Schädel wurde von W. GIESELER in Tübingen untersucht und soll wahrscheinlich in eine frühe Prä-sapiens-Sapienslinie gehören, die unabhängig vom Neandertalerzweig bestand.

α) Die Neandertaler (*Homo sapiens neanderthalensis*)

Im Jahre 1856 wurden im «Neanderthal» bei Düsseldorf beim Ausräumen von Höhlenlehm Teile eines Schädels und Gliedmaßenknochen eines menschenähnlichen Geschöpfes geborgen. Das Skelett war offenbar ursprünglich vollständig gewesen. Die Reste wurden von Dr. J. C. FUHLROTT (1803–1877), Lehrer der Mathematik und Naturwissenschaften in Elberfeld, gesammelt und beschrieben, wobei ihn der Anatom H. SCHAAFHAUSEN in Bonn unterstützte. Die Bedeutung des Fundes wurde jedoch von R. VIRCHOW (1872) nicht erkannt. Er bezeichnete den Schädel als pathologisch: «Das fragliche Individuum hat in seiner Kindheit an einem geringen Grad von Rachitis gelitten, hat dann eine längere Periode kräftiger Tätigkeit und wahrscheinlicher Gesundheit durchlebt, welche nur durch mehrere Schädelverletzungen, die aber glücklich abliefen, unterbrochen wurde, bis sich später Arthritis deformans mit anderen, dem hohen Alter angehörigen Veränderungen einstellten, insbesondere der linke Arm ganz steif wurde; trotzdem hat der Mann ein hohes Greisenalter erlebt. Es sind dies Umstände, die auf einen sicheren Familien- und Stammesverband schließen lassen, ja, die vielleicht auf Sesshaftigkeit hindeuten. Denn schwerlich dürfte in einem bloßen Nomaden- oder Jägervolk eine so vielgeprüfte Persönlichkeit bis zum hohen Greisenalter sich zu erhalten vermögen». TH. H. HUXLEY bestimmte den Schädel als menschlich, als dem affenähnlichsten, der je gefunden worden sei. R. VIRCHOW ließ sich jedoch auch später durch weitere ähnliche Funde von seiner Meinung nicht abbringen. Durch sein Urteil trat in Deutschland ein Stillstand in der Beschäftigung mit der menschlichen Vorgeschichte ein, der bis zur Jahrhundertwende dauern sollte.

Heute kennt man zahlreiche Reste dieses sogenannten «klassischen» Neandertalers, des *Homo sapiens neanderthalensis*. Unter diesem Begriff verstehen die

Anthropologen nur Funde aus der letzten Phase der Eiszeit, aus der Würm-Kaltzeit. Die Unterschiede zwischen dem Neandertaler und dem modernen Menschen sind eindrücklich. Der hohe Schädel des Neandertalers besitzt ein Volumen, das vielfach größer ist, als das Mittel heutiger Menschenrassen. Vor einer fliehenden Stirn fällt ein massives Überaugendach auf. Von vorn gesehen, erweckt der Gesichtsteil des Schädels den Eindruck eines «Spitzgesichtes». Das Gliedmaßenskelett ist massig, was auf eine kräftige Muskulatur schließen läßt. Die Körperhöhe mit durchschnittlich 155 bis 165 cm erscheint eher gering.

Der Neandertaler West- und Südeuropas lebte in einer steppen- bis tundraartigen Landschaft. Er war Höhlenbewohner, der im Sommer weite Jagdzüge nach Norden unternahm und vor allem dem Ren, Wildpferd, Steppenwisent, Höhlenbär, Mammut und wollhaarigen Nashorn nachstellte. Charakteristische Grundtypen seiner Werkzeugformen waren Handspitzen, Schaber und Faustkeile. Er konnte Feuer erzeugen und benützte es. Die Beigaben, die man in Gräbern fand, sprechen für einen Glauben an ein Weiterleben nach dem Tod. Die Neandertaler waren also keine Wilden, sondern Menschen, «aus deren Antlitz seit Anbeginn ein Hauch des Geistes weht» (J. KÄLIN, 1952). Absolut datiert finden sich die klassischen Neandertaler in der Zeit von 70 000 bis 35 000 Jahren vor Beginn unserer Zeitrechnung.

β) Die fossilen modernen Menschen (*Homo sapiens sapiens*)

Der moderne Mensch, *Homo sapiens sapiens*, erscheint im östlichen Mittelmeergebiet bereits während der beginnenden Würm-Kaltzeit. Im Verlauf der folgenden wärmeren Interstadials breitete er sich über ganz Europa aus und verdrängte oder sog den «klassischen» Neandertaler auf. Mit seinem Erscheinen wurde Europa von Steppenpflanzen und -tieren aus dem Osten überflutet, die bis an die atlantische Küste vordrangen. Zuerst gemäßigt, bekam diese Steppenfauna einen zunehmend arktischen Charakter. An Stelle der Saigaantilopen und der Wildesel traten Rentiere und Moschusochsen.

Wie beim modernen Menschen sind die Gliedmaßen dieser neuen Einwanderer relativ lang und schlank. Der Hirnschädel ist hochgewölbt; ein Überaugendach fehlt. Die schmale knöcherne Nase tritt meist stark aus dem Gesicht hervor. Der grazile Unterkiefer besitzt ein mehr oder weniger ausgeprägtes Kinn. Das Gehirnvolumen entspricht dem der heutigen Menschen.

Dieser Mensch war Träger eines «Höheren Jagdtums» und spezialisierte sich oftmals auf bestimmte, meist besonders individuenreiche Wildarten. So widmeten sich die mitteleuropäischen Jäger in der ausgehenden Würm-Kaltzeit, im Magdalénien, der Erbeutung des Wildrens, wobei sie daneben auch viele Schneehühner und Wildpferde erlegten. Da die Rentierherden sich in dauernder Bewegung befanden, war das häufige Verlegen der Lagerplätze notwendig. Alles ist auf die Jagd, alles auf das Wild konzentriert. Dieses enge Verhältnis des Menschen zum Tier spiegelt sich in seiner kultischen Kunst wider. Während des Magdalénien erreicht der Mensch, sowohl was gemalte und gravierte Darstellungen in Höhlen, als

auch, was Ritzzeichnungen und Skulpturen auf Stein und organischen Materialien betrifft, einen absoluten Höhepunkt.

Mit dem endgültigen Rückzug der Gletscher verschwanden die fremdartigen östlichen und nördlichen Tiergestalten in Europa. Im gleichen Maße wie der Wald und natürliche Wiesen sich ausbreiten, gewann eine Wald- und Weidefauna die Oberhand und schließlich den Alleinbesitz des Bodens. Ihr Charaktertier ist der Hirsch; die Zeit im Gegensatz zur Rentier- die Hirschzeit.

Eines der wichtigsten Ereignisse in der Geschichte der Menschheit ist sodann das Auftreten der neolithischen Kultur. Dieser Schritt war in erster Linie ein wirtschaftlicher. Das Neue bestand darin, daß der Mensch die völlige Abhängigkeit seiner Ernährung von der Natur zu überwinden vermochte. Er ging selber zur Produktion von Nahrungsmitteln über und zwar sowohl auf dem tierischen als auch auf dem pflanzlichen Sektor. Das sagt sich sehr einfach. Auf beiden Gebieten, bei der Viehzucht und bei dem Getreidebau, dauerte die Entwicklung jedoch sehr lange. Sicher hat sie nicht im peripheren Europa stattgefunden. Wenn wir C^{14} -Datierungen Glauben schenken können, so kam bereits im 7. Jahrtausend v. Chr. im Vorderen Orient Keramik auf. Es kann dies ein Anzeichen für eine Tendenz in bäuerlicher Richtung sein. Das Ergebnis ist vorerst echte Sesshaftigkeit und das Dorf mit einer größeren Einwohnerzahl. Damit war die Grundlage geschaffen, die zur Entstehung von Hochkulturen führen konnte. Mehr darüber zu sagen, erlaubt mir der zur Verfügung stehende Raum nicht.

γ) Was ist der Mensch?

«Was ist der Mensch»? Wie wird der Paläontologe diese Frage beantworten? Erinnern wir uns an den Aufstieg der Wirbeltiere im Laufe der Erdgeschichte. Er erfolgte in Stufen zunehmender Organisationshöhe. Diese stammesgeschichtliche Vervollkommnung haben wir Anagenese genannt. Um von einer Stufe zur nächst höheren zu gelangen, wurde jeweils ein Übergangsfeld von Mosaikformen durchlaufen. Unter diesen erreicht meist nur eine Linie alle die entscheidenden Neuerwerbungen, eine neue, leistungsfähigere Merkmalskombination, um sich nach kürzerer oder längerer Zeit explosionsartig auszubreiten. Damit setzt die Cladogenese ein, mit ihren Spezialisierungen und Anpassungen an möglichst viele Lebensräume und ökologische Nischen.

Auch der Mensch ging diesen Weg. Auch er begann mit klassischen Mosaikformen, den Australopithecinen. Konservativ ist ihr relativ kleines Gehirn und der affische Schädelbau, progressiv ist ihr aufrechter Gang. Diese Zweibeinigkeit ist das Schlüsselmerkmal der menschlichen Evolution. Dank ihr sind die Hände frei und können in den Dienst einer höheren Lebensbetätigung treten. Die Hand wird zum «Kulturorgan» (J. KÄLIN). Nach diesem entscheidenden Schritt, der Änderungen des Beckens und der hinteren Gliedmaßen zur Folge hatte, setzte der Umbau des Schädels durch eine Verkleinerung des Gebißapparates und eine Vergrößerung des Gehirns ein. All dies erfolgte in kleinen und kleinsten Schritten. Noch sind wir weit davon entfernt, alle diese Etappen mit fossilen Dokumenten belegen zu kön-

nen und werden dies wohl auch in Zukunft nie vollständig tun können. Die bestehenden Lücken sind uns gegenwärtig allerdings nicht unwillkommen. Sie gestatten es, im menschlichen Fortpflanzungskontinuum Grenzen zu ziehen: Australopithecinen, Pithecanthropinen und *Homo sapiens* (Abb. 74). In Tat und Wahrheit gab es keine Lücken. Seit dem Auftauchen der Pithecanthropinen ist die Menschheit immer eine biologische Art geblieben. Von Anfang an war der Mensch ein Wanderer und Kolonisator. Gegen Ende des Pleistozäns ist er Kosmopolit, der nicht nur in Eurasien und Afrika auftrat, sondern auch Amerika und Australien erobert hatte.

Mit der Evolution der Wirbeltiere geht eine wachsende Unabhängigkeit gegenüber der Umwelt einher. Dank der Warmblütigkeit kennen Vögel und Säugetiere keine klimatischen Schranken mehr. Der nächst höhere Grad der Evolution besteht darin, daß ein Lebewesen die Außenwelt seinen Lebensansprüchen aktiv anpaßt. Diese Stufe ist jetzt vom Menschen erreicht. Mit Hilfe seiner geistigen Fä-

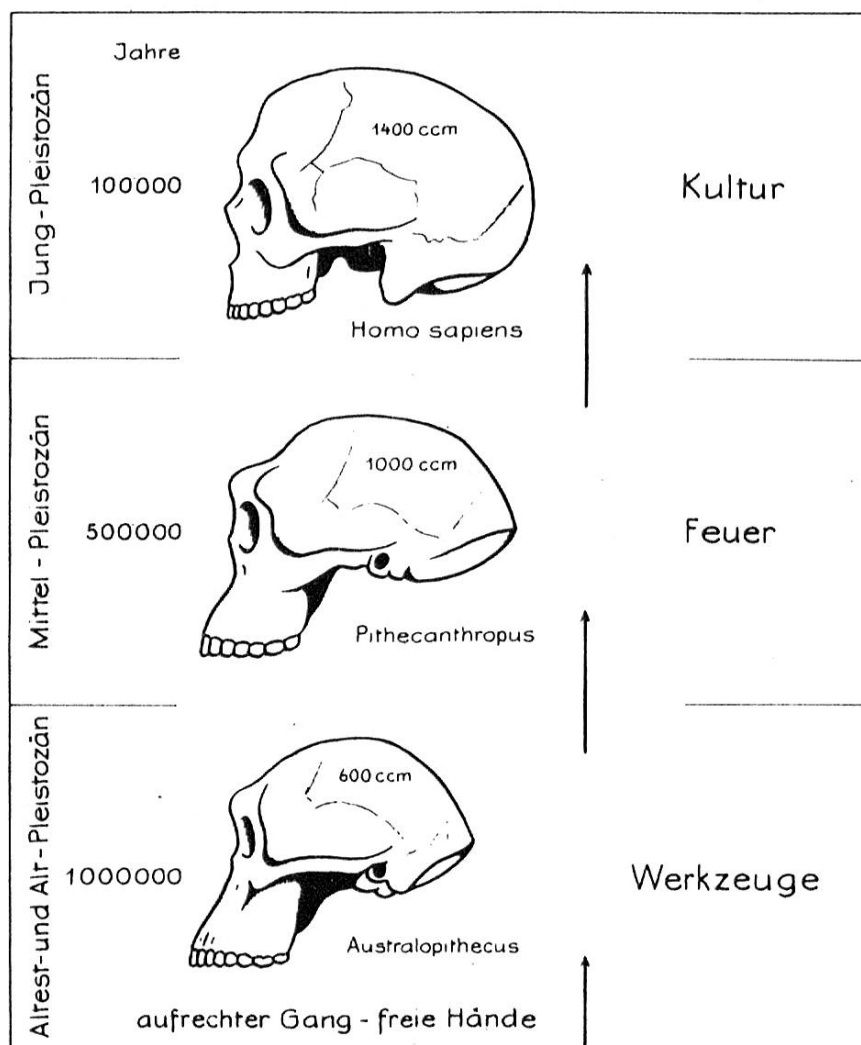


Abb. 74: Schema der körperlichen und kulturellen Menschwerdung.
Umgezeichnet nach J. BIEGERT (1962).

higkeiten und seiner sozialen Organisation ist es ihm möglich, die ökologischen Verhältnisse auf der Erde grundlegend zu ändern, und seine Sinnes- und Wirkwelt über die Erde hinaus zu erweitern. Gleichzeitig erfolgt eine gewaltige Bevölkerungsexplosion.

Die Evolution des Menschen ist eine typische Anagenese. Der Mensch ist aus der Klasse der Säugetiere emporgestiegen und hat eine höhere Organisationsstufe erreicht. Im Lichte dieser Betrachtung gehört ihm im System der Wirbeltiere eine eigene, die höchste Klasse.

Abgesehen vom Gehirn haben sich die anatomischen Merkmale des Menschen während seiner Evolution nur langsam und wenig geändert. Das Entscheidende war fraglos die starke Entwicklung und Differenzierung des Vorderhirns. Als wichtigste Neuerung entstand die motorische Sprachregion. Erst sie ermöglichte die ureigenste Leistung des Menschen, die Kultur-Evolution. Wir verstehen darunter Ideen, Erfindungen, Traditionen, die nicht vererbt, sondern durch Kommunikation weitergegeben werden.

Die höchste Entwicklungsstufe hat uns nicht nur eine der Tierwelt unbekannte Freiheit, sondern auch Verantwortung gebracht. Der Mensch weiß, daß er für sein Handeln verantwortlich ist. Er hat die Erkenntnis des Guten und Bösen erworben. Er besitzt zugleich die Mittel, mit deren Hilfe er in Frieden, Sicherheit und Wohlstand für unbegrenzte Zeiten leben könnte. Sein Hauptproblem ist, wie er dieses Ziel erreichen kann.

Die Evolution des Menschen steht nicht still. Geologisch gesehen, steht er erst am Anfang. Mit wesentlichen anatomischen Änderungen wird nicht mehr zu rechnen sein. Seine Zukunft wird von der Kultur-Evolution beherrscht werden. Dabei ist es zu bedenken, daß Kultur nicht erblich ist. Mit dem Abreißen der Tradition, mit dem Fehlen der Übermittlung kultureller Werte können wir jederzeit auf frühere Kulturstufen zurücksinken. Kultur kann jederzeit gemehrt, jedoch auch gemindert werden.

Die Evolution der Wirbeltiere lehrt uns noch ein weiteres. Es ist der Trend, durch bessere Fürsorge für die Jungen, die Geburtenzahl zu senken. Die freiwillige Anpassung der Geburtenrate aller sozialer Schichten der Menschheit an die Bedürfnisse der Gesellschaft ist die grundlegende Voraussetzung für jeden Versuch, die Evolution zu steuern.

Der Paläontologe kann bisher einige Etappen der Geschichte des Lebens auf der Erde verfolgen. Welche Ursachen hinter dieser Evolution stecken, welche rätselhafte Gestaltungskräfte im Spiele sind, ist noch völlig unbekannt. Die zahllosen noch offenen Fragen und Probleme sollten auch den hochgemutetsten Naturforscher zur Demut zwingen.

ZITIERTE LITERATUR

- BARGHOORN, E. S. and TYLER, St. A. (1965): Microorganisms from the Gunflint Chert. *Science*, 147, S. 563–577, 10 Fig., 1 Tab. Washington, D. C.
- & SCHOPF, J. W. (1966): Microorganisms Three Billion Years Old from the Precambrian of South Africa. *Science*, 152, S. 758–763, 12 Fig. Washington, D. C.
- DE BEER, Sir G. (1954): *Archaeopteryx* and Evolution. The Advancement of Sci., No. 42, S. 1–11. London.
- BIEGERT, J. (1960): Fortschritte in der Kenntnis der menschlichen Evolution. Vierteljahrsschr. Natf. Ges. in Zürich, 105, 2, S. 73–95, 11 Abb. Zürich.
- BOY, J. A. & BANDEL, K. (1973): *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. (Amphibia: Gephyrostegida) der erste Tetrapode aus dem rheinisch-westfälischen Karbon (Namur B; W.-Deutschland). *Palaontographica*, Abt. A, 145, S. 39–77, 19 Abb., 2 Taf. Stuttgart.
- BROOKS, J. and SHAW, G. (1973): Origin and Development of Living Systems. XI + 412 S., 218 Fig., 34 Tab. London and New York (Acad. Press).
- BROOM, R. (1910): A Comparison of the Permian Reptiles of North America with those of South Africa. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 28, 20, S. 197–234, 20 Fig. New York.
- CAVALIER-SMITH, T. (1975): The origin of nuclei and eukaryotic cells. *Nature*, 256, S. 463–468, 5 Fig. London.
- CARROLL, R. L. (1970): The ancestry of reptiles. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B*, 257, S. 267–308, 20 Fig., 2 Taf. 1 Diagr. London.
- CLARK, J. & CARROLL, R. L. (1973): Romerid Reptiles from the Lower Permian. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 144, 5, S. 353–407, 25 Fig., 2 Tab., 1 Taf. Cambridge, Mass.
- COLBERT, E. H. (1971): Tetrapods and Continents. *Qu. Rev. Biol.*, 46, S. 250–269, 8 Fig. Baltimore.
- (1973): Wandering Lands and Animals. XXI + 325 S., 99 Fig. New York (E. P. Dutton).
- CROMPTON, A. W. (1958): The Cranial Morphology of a new Genus and Species of Ictidosauran. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 130, 2, S. 183–216, 7 Fig. London.
- DOHRN, A. (1875): Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. *Geneologische Skizzen*. XV + 87 S. Leipzig (Engelmann).
- DU TOIT, A. L. (1937): Our Wandering Continents. XIII + 366 S., 48 Fig. Edinburgh (Oliver & Boyd).
- FINDLAY, G. H. (1972): Dr. Robert Broom, F.R.S. XV + 157 S., 32 Taf. Cape Town (Bal-kema).
- GRANT, V. (1963): The Origin of Adaptations. X + 606 S., 103 Fig., 18 Tab. New York and London (Columbia Univ. Press).
- HELLER, W. (1959): Ein dritter *Archaeopteryx*-Fund aus den Solnhofener Plattenkalken von Langenaltheim/Mfr. *Erlanger geol. Abh.*, 31, 25 S., 2 Abb., 15 Taf., 2 Tab. Erlangen.
- HOPSON, J. A. (1969): The origin and adaptive radiation of Mammallike Reptiles and Non-therian Mammals. *Ann. New York Acad. Sci.*, 167, 1, S. 199–216, 10 Fig. New York.
- JENKINS, F. A., Jr. (1970): Cynodont postcranial anatomy and the "Prototherian" level of mammalian organization. *Evolution*, 24, 1, S. 230–252, 3 Fig. Lancaster, Pa.
- KÄLIN, J. (1962): Die ältesten Menschenreste und ihre stammesgeschichtliche Deutung. *Historia mundi*, 1, S. 33–98, 525–529, 26 Abb., 4 Taf., 6 Tab. Bern (Francke).

- KAPLAN, R. W. (1972): Der Ursprung des Lebens. Biogenetik, ein Forschungsgebiet heutiger Naturwissenschaft. IX + 278 S., 43 Abb., 12 Tab. Stuttgart (G. Thieme).
- KREBS, B. (1975): Zur frühen Geschichte der Säugetiere. Natur und Museum, 105, 5, S. 147-155, 3 Abb. Frankfurt a. M.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1953): Geschichte der Wirbeltiere. 156 S., 69 Abb., 12 Taf. Basel (B. Schwabe).
- (1954): Der Ursprung der Säugetiere. Vierteljahrsschr. Natf.Ges. in Zürich, 99, S. 165-197, 16 Abb. Zürich.
- (1971): Die Evolution des Menschen in paläontologischer Sicht. Acta Teilhardiana. Supplementa II, S. 11-39, 5 Abb. München.
- (1974): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. Neujahrsbl. Natf.Ges. in Zürich, 176, 119 S., 85 Abb., 5 Tab. Zürich.
- (1974a): Die Saurier der Trias. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C, Nr. 1, S. 2-19, 16 Abb. Stuttgart.
- (1975): Louis Agassiz als Paläontologe. Denkschr. d.Schweiz. Natf.Ges., 89, S. 21-113, 27 Abb. Zürich.
- LEAKEY, L. S. B. (1960): Adam's Ancestors. 4th ed., XX + 235 S., 34 Fig., 20 Taf. London (Methuen).
- LEAKEY, R. E. F. (1973): Australopithecines and Hominines: A Summary on the Evidence from the Early Pleistocene of Eastern Africa. Symp. zool. Soc. Lond., No. 33, S. 53-69, 2 Fig. London.
- MARGULIS, L. (1970): Origin of Eukaryotic Cells. XXII + 349 S., 86 Fig., 49 Tab. New Haven and London (Yale Univ. Press).
- MAYR, F. X. (1973): Ein neuer *Archaeopteryx*-Fund. Paläont. Z., 47, 1/2, S. 17-24, 1 Taf. Stuttgart.
- MILES, R. S. (1973): Relationships of acanthodians. In P. H. GREENWOOD etc. (ed.): Interrelationships of Fishes, S. 63-103, 19 Fig., 7 Taf. Suppl. No. 1 to the Zool. J. Linnean Soc. London.
- OSBORN, H. F. (1903): The Reptilia Subclasses Diapsida and Synapsida and the Early History of the Diaptosauria. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., 1, 8, S. 451-507, 24 Textfig., 1 Taf. New York.
- OSTROM, J. H. (1973): Description of the *Archaeopteryx* Specimen in the Teyler Museum, Haarlem. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wet., B, 75, 4, S. 289-305, 1 Fig., 6 Taf., 2 Tab. Amsterdam.
- (1974): *Archaeopteryx* and the origin of flight. Qu. Rev. Biol., 49, S. 27-47, 10 Fig. New York.
- PATTERSON, C. (1973): Interrelationships of holosteans. In P. H. GREENWOOD etc. (ed.): Interrelationships of Fishes, S. 233-306, 27 Fig. Suppl. No. 1 to the Zool. J. Linnean Soc. London.
- PFLUG, H. D. (1974): Vor- und Frühgeschichte der Metazoen. N. Jb. Geol.Paläont.Abh., 145, 3, S. 328-374, 12 Abb., 3 Tab. Stuttgart.
- POMPECKJ, J. F. (1912): «Paläontologie». Handwörterb. d. Naturwiss., 7, S. 470-478. Jena (G. Fischer).
- RAUP, D. M. & STANLEY, ST. M. (1971): Principles of Palaeontology. X + 388 S., 189 Fig., 7 Tab. San Francisco (Freeman).
- ROMER, A. S. (1946): The Early Evolution of Fishes. Qu. Rev. Biol., 21, 1, S. 33-69, 31 Fig. Baltimore.
- SCHÄFFER, B. (1967): Comments on Elasmobranch Evolution. In W. GILBERT etc. (ed.): Sharks, Skates and Rays, S. 3-35, 10 Fig. Baltimore, Maryland (J. Hopkins Press).

- SCHOPF, J. W. (1968): Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, central Australia. Journ. Paleont., 42, S. 651-688, 6 Text-fig., 10 Taf., 5 Tab. Tulsa, Oklah.
- SIMPSON, G. G. (1936): Studies of the earliest mammalian dentitions. The Dental Cosmos, 78, S. 791-800, 2 Fig., 78, 9, S. 940-953, 8 Fig. Philadelphia.
- (1953): The Major Features of Evolution. XX + 434 S., 52 Fig., 28 Tab. New York (Columbia Univ. Press).
- (1960): The History of Life. In S. TAX (ed.): Evolution after Darwin, 1, S. 117-180, 14 Tab. Chicago (Chicago Univ. Press).
- STENSIÖ, E. A.:SON (1927): The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen. Part I. Family Cephalaspidae. Skr. om Svalbard og Nordishavet. Resultater av de norske Statsunderstøttede Spitsbergenekspeditioner, 12, XII + 391 S., 103 Fig., 112 Taf., 1 Karte. Oslo.
- WALKER, A. D. (1972): New Light on the Origin of Birds and Crocodiles. Nature, 237, S. 257-263, 9 Fig. New York, London, Amsterdam.
- WATSON, D. M. S. (1937): The Acanthodian Fishes. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 228, S. 49-146, 25 Fig., Taf. 5-14. London.
- (1952): Robert Broom (1866-1951): Obituary Notices of Fellows of the Royal Society, 8, S. 37-70, 2 Porträts. London (Mit vollständiger Bibliographie).
- WELLNHOFER, P. (1974): Das fünfte Skelettexemplar von *Archaeopteryx*. Palaeontographica, Abt. A, 147, 4-6 S. 169-216, 13 Abb., 2 Tab., 4 Taf. Stuttgart.
- WHITTAKER, R. H. (1969): New Concepts of Kingdoms of Organisms. Science, 163, S. 150-160, Fig. 3. Washington D. C.
- WILD, R. (1974): *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) (Neue Ergebnisse). In E. KUHN-SCHNYDER & PEYER †: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. Schweiz. Paläont. Abh., 95, 162 S., 101 Abb., 20 Taf., 9 Tab. Basel.