59.6

FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

DIE WIRBELTIERE

Eine Übersicht
über die fossilen und lebenden Formen

von

Dr. Otto Jaekel

Professor an der Universität Greifswald

Mit 281 Abbildungen im Text

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12 a

1911

1. *o'z o'z boirona*

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright, 1911, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin.

Vorwort

Eine fernere Trennung der Wissenschaften der fossilen und der lebenden Tiere ist mit unseren Anschauungen über die Entwicklung des organischen Lebens nicht mehr in Einklang zu bringen. Die Notwendigkeit, die Ergebnisse der bisher getrennten Wissenschaften miteinander vergleichen und vereinen zu können, heischt auch im System eine Lösung. Wenn ich einen Versuch, die traditionelle Mauer zu übersteigen und einen Überblick über das ganze Gebiet zu erlangen, mit dem großen und formenreichen Stamm der Wirbeltiere begann, so hoffe ich damit einerseits einem hier besonders zutage getretenen Bedürfnis entgegenzukommen, andererseits aber bei der Größe dieses Gebietes und der vielseitigen Komplikationen seines fast unübersehbaren Inhaltes auf eine nachsichtige Aufnahme des Buches hoffen zu dürfen.

Besonderen Wert habe ich auf die Abbildungen gelegt. Eine klare Abbildung besagt mehr als zehn Seiten Text, und das Buch soll in erster Linie einen bequemen Überblick schaffen. Ich habe mich besonders bemüht, das paläontologische Material durch neue Zeichnungen so klar zu stellen, daß es für den Zoologen und Anatomen wünschenswerte Aufschlüsse zum Vergleich mit den lebenden Formen und zur Klärung stammesgeschichtlicher Fragen liefert und eine Auswahl von Nachbildungen anderer Darstellungen wesentlich von diesem Gesichtspunkt getroffen. Von den lebenden Wirbeltieren sind zwar gute Abbildungen leichter zu beschaffen, aber auch wohl den meisten Forschern, namentlich aber dem weiteren Kreise von Interessenten nicht so leicht zugänglich, daß ihre reichliche Darbietung nicht willkommen sein dürfte. Den Herren Prof. Matschie und Dr. Pappenheim am Berliner zoologischen Museum bin ich für freundliche Hilfe bei der Auswahl von Figuren lebender Säugetiere und Knochenfische zu besonderem Danke verpflichtet. Der Verlagsbuchhandlung aber wird der Leser mit mir dankbar sein, daß sie die Mittel für die Herstellung der zahlreichen Figuren uneingeschränkt zur Verfügung stellte.

Inhalt.^{*)}

	Seite
Vorwort	III
Einleitung	1
Umfang des Wirbeltierstammes	8
Zurechnung der Tunicaten	
Einteilung der typischen Wirbeltiere	
Die geologischen Zeiträume	16
 1. Unterstamm Protetrapoda	17—24
Klasse Tunicata	17
Ordnung Appendiculati	19
„ Ascidii	20
„ Salpi	22
 2. Unterstamm Eotetrapoda	25—99
I. Klasse Malacostomata	29
1. Unterklasse Palaeostraci	31
Ordnung Heterostraci	32
„ Goniaspidi	33
„ Anaspidi	37
„ Pterichthyi	37
2. Unterklasse Cyclostomata	38
Ordnung Palaeospondyli	39
„ Hypospondyli	39
„ Myxini	40
„ Petromyzontes	40
3. Unterklasse Leptocardia	41
II. Klasse Hypostomata	43
1. Unterklasse Placodermata	44
Ordnung Ptychostei	46
„ Coccostei	47
2. Unterklasse Chondrostei	49
Ordnung Sturioni	51
„ Polyodonti	51

^{*)} Um diese Inhaltsangabe übersichtlich zu erhalten, sind Unterordnungen nicht aufgeführt und die phylogenetischen Bezeichnungszusätze wie „Neben“-klasse, „Haupt“-ordnung usw. fortgelassen. Klassen sind also hier ebenso wie Ordnungen nur als solche bezeichnet.

	Seite
3. Unterklasse Placodea	51
Ordnung Holocephali	52
„ Selachii	55
III. Klasse Teleostomata	66
1. Unterklasse Proostea	70
2. Unterklasse Holostea	73
Ordnung Cyclolepidoti	75
„ Dipnoi	77
„ Osteolepidoti	79
„ Polypteri	80
„ Heterocerci	80
„ Platysomi	81
„ Lepidostei	82
„ Pycnodonti	83
„ Belonostomi	84
„ Amii	84
„ Eugnathi	85
„ Belonorhynchi	86
3. Unterklasse Teleostea	87
Ordnung Malacopteri	88
„ Ostariophysii	89
„ Apodes	91
„ Symbranchii	91
„ Haplomi	92
„ Heteromi	92
„ Catosteomi	93
„ Anacanthini	95
„ Acanthopteri	95
„ Opisthomi	98
„ Pedicnlati	98
„ Plectognathi	98
3. Unterstamm Tetrapoda	100—245
I. Klasse Hemispondyla	106
Ordnung Branchiosanri	109
„ Plagiosterni	109
„ Sclerocephali	110
„ Acanthostomi	114
„ Trematocephali	114
II. Klasse Miosauria	115
1. Unterklasse Microsauria	117
Ordnung Haplosanri	118
„ Urosauri	118
„ Aistopodi	119
„ Nectridei	119
2. Unterklasse Cotylosauria	121
Ordnung Pareiasauri	122
„ Datheosauri	124

	Seite
III. Klasse Amphibia	126
? Ordnung Lysorophi	127
Ordnung Gymnophioni	128
„ Urodeli	129
„ Anuri	130
IV. Klasse Reptilia	131
1. Unterklasse Archaeosauria	136
Ordnung Gephyrostegi	137
„ Procolophonii	138
„ Mesosauri	139
„ Ichthyosauri	140
2. Unterklasse Holosauria	141
Ordnung Protosauri	142
„ Rhynchosauri	146
„ Champsosauri	147
„ Sauropterygii	147
„ Placodonti	150
„ Lyognathi	152
3. Unterklasse Hyperosauria	155
Ordnung Dinosauri	157
„ Loricati	162
„ Pterosauri	165
V. Klasse Aves	167
1. Unterklasse Archornithes	170
2. Unterklasse Neornithes	170
Ordnung Odontolcae	174
„ Alecromorphae	175
„ Ratitae	175
„ Pelargomorphae	177
„ Colymbomorphae	178
„ Coraciomorphae	179
VI. Klasse Paratheria	180
Ordnung Therapsidi	182
„ Testudinati	183
„ Anomodonti	189
„ Theriodonti	193
„ Monotremati	195
VII. Klasse Mammalia	197
1. Unterklasse Miotheria	204
Ordnung Haplodonti	204
„ Multituberculati	207
„ Diprotodonti	209
2. Unterklasse Mesotheria	209
Ordnung Insectivori	209
„ Chiropteri	211
„ Galeopithecii	213
„ Prosimiae	213
„ Simiae	216

	Seite
Ordnung Bimani	218
" Rodentii	221
" Tillodonti	223
" Xenarthri	224
" Pholidoti	226
3. Unterklasse Holotheria	227
Ordnung Carnivori	227
" Cetacei	230
" Diungulati	232
" Tubulidentati	237
" Ungulati	237
" Sirenii	245

Das System ist uns heute nicht mehr wie zu Linnés Zeiten das Endziel naturwissenschaftlicher Forschung, sondern ein notwendiges Übel, ein praktisches Bedürfnis vor allem für das Gedächtnis, das sich für die Einzelheiten in der Menge Kategorien schaffen muß, um den Überblick nicht zu verlieren. Was uns heute in seiner ganzen Bedeutung zum Bewußtsein gekommen ist, und alles andere in der Wissenschaft nur als Mittel zum Zweck erscheinen läßt, ist die Klarlegung der stammesgeschichtlichen Entwicklung. In ihr ist alles enthalten, für sie ist jedes Einzelne bedentsam, aus ihren Problemen ergibt sich die leitende Fragestellung für die Behandlungsweise jedes biontologischen Stoffes. Das System ist eine Ausdrucksform der Stammesgeschichte, und manche meinen wohl heute noch Stammesgeschichte und System so in Einklang bringen zu können, daß aus ihrer Kongruenz ein „natürliches System“ resultiere. Aber ein System kann nicht natürlich sein, da die natürlichen Fäden der Verwandtschaft keine präzisen Abgrenzungen erlauben. In der sogenannten Logik des Systems liegt seine Unnatur.

Das Ideal des Systems ist eine kurze Definition der Abteilungen, eine scharfe Gegenüberstellung der Unterabteilungen, und dem formalen Schönheitsbedürfnis des Systems entspricht eine möglichst gleichmäßige Abwägung des Inhaltes der gegensätzlichen Abteile. Mit dem letzten Postulat hat man zuerst gebrochen. Indem Haeckel z. B. *Amphioxus*, die einzelne Form, als „*Aerania*“ allen übrigen Wirbeltieren, den „*Craniota*“ gleichwertig gegenüberstellte, stieß er zwar die Systematiker vom alten Schlage arg vor den Kopf, aber er glaubte wenigstens damit den natürlichen Entwicklungswegen gerecht geworden zu sein. Auch andere haben sich nicht gescheut, dem morphologischen Prinzip jede andere Rücksicht zu opfern. Indem z. B. Edw. Cope innerhalb der *Cranioten* dem Besitz oder Mangel eines Unterkiefers die größte Bedeutung zumaß, stellte er die *Cyclostomen* und einige fossile Fische als „*Agnatha*“ allen übrigen als „*Gnathostomata*“ gegenüber. Das waren

Übertreibungen des Wertes anatomischer Auffassungen, die sich mit dem System nicht vertrugen und die schließlich einen geradezu chaotischen Zustand des Systems eingeleitet haben. Die ältere Auffassung, daß die *Cyclostomen* von Hause aus keinen Unterkiefer besaßen, ist unhaltbar geworden, er ist bei ihnen nur verkümmert; bei alten Fischformen, denen Bashford Dean noch kürzlich den Unterkiefer absprach, ist er ohne Frage nachweisbar. Es war also mindestens sehr voreilig, auf eine morphologische Auffassung eine systematische Einheit aufzubauen, die nun wie ein Kartenhaus zerfällt. Davor sollte und muß ein System sicher gestellt sein. Wie man unreife Hypothesen nicht gleich einem breiten Publikum aufstischen soll, so darf man auch unklare stammesgeschichtliche Ideen nicht gleich in ein „System“ formen. Die Neigung vieler Phylogenetiker, jede entwicklungsgeschichtliche Auffassung durch eine Änderung des Systems zu besiegeln, hätte dem letzteren allein schon jeden festen Halt nehmen müssen, aber das Unheil ist dadurch noch wesentlich verschärft worden, daß sich diese neueren systematischen Versuche auf ganz verschiedenen Wegen selbständig nebeneinander her bewegten.

Die unselige Trennung der fossilen von den lebenden Organismen hat sich auch auf das System erstreckt, trotzdem dieses letztere nach der Auffassung aller auf der Stammesgeschichte beruhen soll. Aber dem Zoologen, dem Embryologen, dem Anatomen sind eben andere Momente maßgebend wie dem Paläontologen, und so macht jeder sein System, ohne auf das Arbeitsmaterial des anderen volle Rücksicht zu nehmen. Verschiedene Autoren wie Flower, Weber haben sich in ihren Systemen der Säugetiere bemüht, das fossile Material wenigstens nebenbei zu erwähnen oder gar systematisch zu berücksichtigen, dasselbe haben Cope, Zittel, W. K. Gregory u. a. vom paläontologischen Standpunkt in einzelnen Abteilungen versucht und ihre dabei gewonnenen Prinzipien auf das lebende Material auszudehnen gesucht, aber einheitliche gleichsinnige Bearbeitungen fossiler und lebender Formen gibt es noch kaum, ebenso wie, wenigstens in Europa, noch allgemein die lebenden Formen und ihre ausgestorbenen Vorfahren gewissenhaft auf verschiedene Museen verteilt werden: die lebenden Bären und Rhinozeronten in das eine, die diluvialen und tertiären in ein anderes, damit man nur ja nicht in Versuchung gerate, beide miteinander zu vergleichen und Beobachtungen an den einen zur Beurteilung der anderen zu verwerten! —

Es ist unlangbar, daß die fossilen Formen größtenteils nur mangelhaft bekannt sind, und daß es recht schwierig ist, sich ein eigenes Urteil über solche oft nur als Unika bekannte Formen zu bilden. Andererseits ist die Arbeit des Paläontologen an sich schon so unsag-

bar mühsam und zeitraubend, daß er sich mit der meist sehr großen Menge der lebenden Formen schwer abfinden kann und es daher selten wagt, auch über die rezenten Formen ein abschließendes Urteil zu fällen. Geschieht es aber wirklich hier und da, so pflegen sich die Zoologen und namentlich die Museumsbeamten als die Hauptvertreter der Systematik solchen Vorschlägen von paläontologischer Seite gegenüber schon deshalb ablehnend zu verhalten, weil die Repräsentanten der ausgestorbenen Abteilungen gar nicht in ihr Departement gehören.

So haben wir heute nebeneinander zoologische, auf sehr verschiedenen didaktischen, morphologischen oder embryologischen Gesichtspunkten aufgebaute Systeme und paläontologische, die nur nebenher das lebende Material berücksichtigen. Daß dies auf die Dauer ein unhaltbarer Zustand ist, wird allgemein empfunden, aber die Hindernisse und Schwierigkeiten seiner Abstellung haben uns bisher von einer einheitlichen Behandlung des unbestritten einheitlichen Stoffes abgehalten. Wenn ich den Versuch wage, gerade auf dem äußerst komplizierten Gebiet der Wirbeltierkunde eine gleichsinnige Übersicht über die lebenden und ausgestorbenen Klassen und Ordnungen zu geben, so liegt das zunächst daran, daß hier das Bedürfnis nach einer Klärung am meisten empfunden wird. Aber auch zufällige praktische Momente sprachen für einen solchen Entschluß. Die Absicht, in der von mir geplanten Stammesgeschichte der Tiere die Darstellung der Wirbeltiere durch eine allgemeine Besprechung ihrer Organisation einzuleiten, nötigt mich, die systematischen Namen, die ich darin anwenden muß, vorher zu erläutern. Würde ich nun ein solches System dem ersten Heft unserer Stammesgeschichte einfügen, so würde ich dadurch die anderen Mitarbeiter an diesem Teile und mich selbst für das ganze Werk auf dieses System und damit auch auf eine Stammesgeschichte im voraus festlegen. Das erscheint nicht angängig, und so entschloß ich mich im Einvernehmen mit der Verlagsbuchhandlung der „Stammesgeschichte“, eine kurz gefaßte Übersicht über die Klassen und Ordnungen der Wirbeltiere voranzuschicken. Hierauf kann ich mich dann berufen, ohne meine Mitarbeiter und mich selbst für die ganze Folge unserer stammesgeschichtlichen Darlegungen endgültig zu binden. Der vorliegende Versuch wird naturgemäß zunächst mangelhaft ausfallen, aber wie ich hoffe, viele Anregungen zu Verbesserungen hervorrufen und hierdurch unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete in rascherem Tempo erweitern, sodaß auch dadurch ständige Änderungen dieses Systems unausbleiblich werden. — Noch einige Worte über den Versuch der Durchführung.

Je mehr in unseren Kenntnissen die Stammesgeschichte an Zusammenhang gewinnt, umso aussichtsloser ist es, scharfe systematische Kategorien abzugrenzen. Das ist für die Stammesgeschichte höchst erfreulich, aber es wäre der Tod jedes Systems, wenn die historische Entwicklung immer gerade (orthogenetische oder besser „engenetische“) Wege ginge, und wenn nicht einige Umstände den systematischen Abgrenzungen zugute kämen.

Wenn Formen ihre Lebensweise durch äußere Momente bedingt änderten, oder wenn einzelne Spezialisierungsprozesse tiefgehende Spannungen in der Harmonie der Teile bewirkten, dann erfolgen aus Jugendstadien heraus Umschläge der Organisation, mehr oder weniger plötzliche Änderungen der Entwicklung, die ich als Metakinese bezeichne und begründe habe¹⁾. Solche Änderungen schaffen scharfe Grenzen. Auch da, wo sich die Umbildungen etwas langsamer und ungleichmäßig in großem Kreise vollzogen, sind die neu entstandenen Typen als Versuchsformen neuer Korrelationsverhältnisse arm an Individuen und Arten und deshalb auch äußerst selten fossil erhalten.

Neue, aus Jugendstadien entsprungene Formenkreise sind also in der Regel scharf gegen ihre Vorfahren abgegrenzt und deshalb systematisch gut zu sondernd. Wenn aber, wie es hier und da geschah, die Umbildungen ruckweise oder in mehreren Formenreihen nebeneinander erfolgten, so können solche Versuchs- und Übergangsformen erhalten sein. Sie sind dann meist sehr verschiedenartig, da die alte Korrelation in die Brüche ging, und neue Harmonien noch keine traditionelle Konstanz erlangten. Würde man nun solche in wesentlichen, später ganz konstanten Organisationsverhältnissen weit abgerieften Formen ebenso bewerten, wie die festen Rahmen der Organisation der großen Massen späterer Generationen, so würden wir weder ein klares Bild der Stammesgeschichte noch des Systems bekommen können. Eine rein formelle morphologische Verwendung solcher Typen im System ist also nicht angängig. Mit scharfen Grenzen und logischen Gegensätzen ist über solche Hindernisse nicht hinwegzukommen. Wenn aber das System einen lediglich praktischen Zweck verfolgt, und uns eine Übersicht über die großen Züge der Stammesgeschichte und den Grad der Verwandtschaft bieten soll, dann hindert uns doch nichts, jene Übergangsformen als solche auch im System gesondert zu behandeln, indem wir den systematischen Abteilungen solche Versuchs- oder Vorformen vorausschicken und durch einen Zusatz als extravagante Vertreter der Abteilung kennzeichnen.

¹⁾ Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. G. Fischer, Jena 1902.

Dasselbe gilt von den letzten Dekadenten. Auch ihre Organisation geht schließlich aus Rand und Band und keine Definition will mehr für sie passen. Sollen wir auch sie morphologisch den großen Abteilungen gleichstellen? Sollen wir wenigen Ausnahmen zu Liebe die wichtigsten Kennzeichen der großen Masse aus deren Definition fortlassen? Diese Dekadenten verhalten sich gegenüber dem Stamme wie einzelne pathologische Individuen innerhalb der Art. Wie wir auch diese im Artbegriff unberücksichtigt lassen, so können wir auch jene dekadenten und aberranten Typen dem System nebenbei ausschließen, ohne sie in der Definition und Gliederung der Stämme maßgeblich zu berücksichtigen. Es genügt den Definitionen ein „bei normaler Ausbildung“ oder dergleichen einzufügen, um jene Formen trotz ihrer Abweichungen ihren natürlichen Verwandtschaftskreisen einordnen zu können.

Schwieriger läßt sich in der Definition zum Ausdruck bringen, daß ein wichtiges Merkmal einer Abteilung sich erst innerhalb derselben ausbildet. Es kann schließlich zu dem wichtigsten Kennzeichen des ganzen Formentypus werden, und deswegen in dessen Definition nicht übergangen werden, aber es ist nicht ein festes, sondern ein flüssiges, ein werdendes Merkmal und muß auch sprachlich als solches vermerkt werden. Die systematische Verwertung solcher Eigenschaften wird in der Regel erschwert, weil sie sich oft in verschiedenen Abteilungen nebeneinander entwickeln, aber in den Formenreihen der einzelnen auf sehr verschiedener Ausbildungsstufe stehen.

Man tut am besten solche Eigenschaften als genetische besonders hervorzuheben, wie z. B. innerhalb der Klasse der Säugetiere eine fortschreitende Ausbildung des Lebendiggebärens und der Plazentalbildung, oder bei den Knochenfischen einer Verknöcherung der Wirbelkörper, bei den Ganoiden einer Regulierung der Schwanzflossenbildung, bei den Unpaarhufern die Vergrößerung der Mittelzehe. Was von den werdenden Merkmalen gesagt war, gilt ebenso von verschwindenden Eigenschaften, wie z. B. von der Existenz der 2. Gliedmaßenpaare der Wirbeltiere, die wohl hier und da verkümmern, aber deren Existenz trotzdem für den Typus der Wirbeltiere eines der wichtigsten Kennzeichen bleibt.

Unter solchen Konzessionen an die natürliche Stammesgeschichte leidet freilich die Präzision der Definitionen, aber diese sind doch nicht zum Auswendiglernen für Schulkinder, wie Linnés Zahl der Staubgefäße und Stempel, sondern sie sind Hilfsmittel für das Verständnis der für eine Abteilung und ihre Entwicklung wesentlichen Charakterzüge.

Was nun schließlich die Gegenüberstellungen im System betrifft, so ist die Schärfe logischer Gegensätze hier durchaus unnatürlich. Ich kann sagen, es gibt runde und es gibt nichtrunde Tische, wenn ich

aber die letzteren positiv charakterisieren will, z. B. als eckige Tische, so komme ich sofort in Konflikt mit den ovalen. So ist es auch in der Natur. Prinzipiell lassen sich natürlich Gegensätze auf ja und nein formen, aber die Natur spottet solcher Schablonen. Trotz alledem ist dies doch in der Praxis lange nicht so schlimm als es hiernach erscheinen könnte. Die Natur und die Lebensbedingungen sind allerdings so mannigfaltig, daß man meinen könnte, daß die Organismen darauf in der mannigfaltigsten Weise reagieren könnten, aber offenbar stehen einer bestimmten Organisation, wie sie doch in jedem Typus vorliegt, in jedem Falle nur wenige Wege zur Anpassung und Spezialisierung offen. Wie wir in unsern praktischen Utensilien und Maschinen wie z. B. den Luftschiffen oder Dampfern sehr bald auf wenige meist nur einen oder zwei, selten mehrere Typen abkommen, weil eben unter gegebenen Verhältnisse nur wenige Lösungen des Problems gangbar sind, so führen von jedem Punkte doch meist nur einer oder zwei Wege nach Rom. Das ist unser Vorteil auch im System der Organismen. Jede Abteilung zerfällt, abgesehen von etwa vorhandenen Versuchsformen, in der Regel nur in wenige Unterabteilungen, sodaß praktisch in der Regel das zu erreichen ist, was die Systematiker von jeher als Rahmen des Systems wünschten. Die **Richtungen der Entwicklung** charakterisieren sich in der Regel sowohl morphologisch wie auch nach der Menge ihrer Vertreter in eine Hauptreihe und eine oder wenige Nebenreihen. Bringen wir, wo es klar vorliegt, auch diese Momente im System zum Ausdruck, bezeichnen wir also beispielsweise in einer Klasse oder Unterklasse die eine Ordnung als Hauptordnung, die andere als Nebenordnung bezw. als erste oder zweite Nebenordnung, so wird dadurch das System als solches nicht beeinträchtigt, aber der natürlichen Entwicklung in sehr zweckmäßig klärender Weise Rechnung getragen.

Der Gegensatz zwischen Phylogenie und System prägte sich vor allem darin aus, daß die gleichwertigen Abteilungen im System in eine Reihe geordnet wurden, während im Stammbaum eine heterotome Verzweigung als Norm herrschte. Indem wir nun die seitwärts vom Hauptstamme abzweigenden Abteilungen aus der Hauptreihe als Nebenklasse, Nebenordnung usw. herausrücken, und in der serialen Aneinanderreihung den phyletischen Zusammenhang durch fortlaufende Zahlen zum Ausdruck bringen, gelingt es uns, in einfachster Form eine klare Raumtiefe in das System hineinzutragen. Außerdem können wir Phasen der phyletischen Entwicklung als Stufen bezeichnen und damit unmittelbar der Stammesgeschichte Rechnung tragen. Gegebenenfalls können wir eine Vorstufe, Haupt- und Oberstufe unterscheiden. Wir haben nun beispielsweise in einer Klasse folgende Anordnung getroffen:

Erste Stufe eventuell als Unterklasse.

I. Hauptordnung

I α Nebenordnung

β_1 "

β_2 "

γ "

II. Hauptordnung

III. Hauptordnung

III α Nebenordnung

β_1 "

β_2 "

β_3 "

Zweite Stufe als Unterklasse.

IV. Hauptordnung

IV α Nebenordnung

β "

γ "

Dritte Stufe als Unterklasse.

V. Hauptordnung

V α Nebenordnung

VI. Hauptordnung

VI α_1 Nebenordnung

α_2 "

β "

Bei der Einschachtelung der Abteilungen ineinander hat es natürlich keinen Zweck, leere Schachteln zu verwenden, also beispielsweise zu sagen, eine Klasse besteht nur aus einer Unterklasse, diese aus einer Ordnung, diese wieder aus einer Unterordnung, wenn alle diese nur durch eine Familie oder eine noch kleinere Einheit tatsächlich repräsentiert sind. Warum sollen wir nicht unter Umständen eine Familie oder gar einen einzelnen Typus einem groß gewordenen Formenkreise gleichwertig gegenüberstellen, aber dann auch kurz sagen Unterklasse, Gattung usw. Dadurch vereinfacht sich das System doch in durchaus zwangloser und zweckmäßiger Weise.

Die vorher aufgestellten Prinzipien der Kombination systematischer Anordnungen mit der natürlichen Entwicklungsgeschichte habe ich zuerst praktisch ausprobiert bei den *Pelmatozoen*, deren Stammesgeschichte mir jetzt so klar vorzuliegen scheint, daß ich für die obigen Gesichtspunkte einen zuverlässigen Maßstab zu haben glaube. Aus der noch äußerst lückenhaften und vielfach sehr unsicheren Phylogenie der Wirbeltiere hätten sich diese Prinzipien kaum gewinnen lassen. Ich erwähne

das nur, weil ich noch nicht in der Lage war, die Stammesgeschichte der *Pelmatozoen*¹⁾ zu Ende zu führen und meine Bestimmtheit in jenen theoretischen Fragen aus der Stammesgeschichte der Wirbeltiere allein kaum rechtfertigen könnte.

Das System habe ich bis zu den Ordnungen und Unterordnungen durchgeführt und, wo ich neue Gruppierungen vornahm oder neue Abteilungen einführte, gelegentlich auch Familien oder Gattungen angeführt. Eine kurz gefaßte Übersicht über das Ganze kann natürlich nicht erschöpfend für Spezialisten werden. Unsichere paläontologische Funde habe ich im allgemeinen gar nicht berücksichtigt, um den Wert des sicheren Materiales nicht herabzudrücken. Durch Beigabe vieler Abbildungen, namentlich der weniger bekannten Formen der Vorzeit, hoffe ich, im Verein mit der Verlagsbuchhandlung allen Lesern nützlich zu sein. Der Wunsch, durch die Verschiedenheit der Abbildungen innerhalb der einzelnen Typen ein Gesamtbild ihrer Organisation zu bieten, ließ sich leider auf dem engen Raum nicht durchführen. So bemühte ich mich, wenigstens von den Haupttypen die äußere Form und die phylogenetisch und systematisch wichtigsten Skeletteile zur Darstellung zu bringen. Wo nicht Bezug auf andere Autoren genommen ist, sind die Figuren von mir gezeichnet oder photographiert.

Der Umfang des Wirbeltierstammes

a) Die Zurechnung der *Tunicaten*

Nachdem die Feststellungen Kowalewskys²⁾ über die Embryonalentwicklung der *Ascidien* allgemein Anerkennung erfuhren, können wir uns nicht mehr länger gegen die Tatsache sträuben, daß die *Tunicaten* mit den Wirbeltieren verwandt sein müssen. Da man ziemlich allgemein nur mit aufsteigenden Entwicklungsprozessen rechnete, so glaubten freilich viele, daß uns die Niedrigkeit der Organisation der *Tunicaten* dann auch nötige, sie als Urformen des Wirbeltierstammes anzusehen. Das ist aber durchaus unnötig und wäre jedenfalls im höchsten Maße unwahrscheinlich.

Neben den in mehr oder weniger gerader Linie fortschreitenden Entwicklungsprozessen, die ich früher im Anschluß an einen Ausdruck

¹⁾ Verlag von Jul. Springer, Berlin, Band I, 1899.

²⁾ A. Kowalewsky: Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. (Mém.) Acad. St. Pétersbourg (7). Tom. X 1866.

Eimers als orthogenetisch bezeichnete und die ich nun wegen verschiedener Mißverständnisse, die die Erweiterung des Eimerschen Begriffs mit sich brachte, als engengetische Prozesse bezeichnen möchte, finden sich unverkennbare Neuerungsvorgänge der phyletischen Entwicklung derart, daß die Deszendenten unter die Entwicklungshöhe ihrer Vorfahren in ganzen oder in einzelnen Organen heruntersinken. Solche auf einer „Epistase“, einem Stillstand oder einem fortlaufenden Rückschritt beruhenden Entwicklungserscheinungen möchte ich als miogenetische bezeichnen. Sie gehen natürlich im einzelnen Individuum von dessen Jugend oder Embryonalstadium aus und können um so tiefere Rückschritte bewirken, je früher die hemmenden Momente auf den Organismus einwirken. Engengetische und miogenetische Prozesse gehen im einzelnen Organismus gewöhnlich nebeneinander her, so daß in jedem Typus die Organe auf sehr verschiedener Entwicklungshöhe stehen.

Spannungen in der individuellen Ausbildung der einzelnen Organe können nun in frühen Entwicklungsphasen zu plötzlichen Umgestaltungen führen. Korschinsky verwandte für solche bei Pflanzen von ihm zuerst beobachtete Erscheinungen den leider bereits in der Zoologie verbrauchten Ausdruck Heterogenesis. de Vries schlug für ähnliche Ausschläge die ebenfalls und zwar in der Paläontologie verbrauchte Bezeichnung Mutationen vor. So sah ich mich zu einer neuen Bezeichnung für diese Fälle genötigt und nannte alle diese aus der Ontogenie abzuleitenden Umschläge der individuellen Entwicklung „Metakinesen“. Um nun eine Einheitlichkeit in der Bezeichnung dieser Entwicklungsvorgänge durchzuführen, schlage ich vor, solche durchgreifenden Umformungen gegenüber den in ihrer bisherigen Richtung fortschreitenden Prozessen als paragenetische zu bezeichnen. Der Reiz zu solchen Umgestaltungen kann von inneren Momenten (Funktions- und Reizstärkungen, Korrelationsverschiebungen, Störungen einzelner Organe) ausgehen oder in äußeren Umständen eine entscheidende Anregung gefunden haben. Da nun solche Umformungen im Gebiet der Pathologie und der Mißbildungen tatsächlich vorkommen, wie sie von de Vries u. a. auch normal gezüchtet sind, so kommen wir ohne ihre Annahme auch in der Phylogenie nicht mehr aus, wie ich namentlich an der Stammesgeschichte der *Pelmatozoen* zu erweisen suchte, und auch an der Phylogenie der *Tunicaten* exemplizierte. (V. internat. Zool. Kongr. Berlin 1901 Verhandl. S. 1058.) Paragenesen können aufwärts oder abwärts führen, je nachdem ihr Ergebnis dem Organismus als Ganzem Fortschritte sichert oder nicht.

Durch eine dekadente Paragenese schien mir nunmehr die phylogenetische Beziehung der *Tunicaten* zu den Wirbeltieren ihre naheliegende Erklärung zu finden. Wie verschiedene *Arthropoden*-Typen

durch Sessilität tief von ihrer Organisationshöhe heruntersanken und durchgreifende Umformungen erfuhren, so wird vermutlich auch die Sessilität an der Degeneration der *Ascidien* bedeutenden Anteil gehabt haben. Dadurch werden bei ihnen einerseits Organe auf miogenetischem Wege zu atavistisch niederen Stufen zurückgeführt sein, so daß uns ihre Träger jetzt „primitiver“ erscheinen als ihre vertebraten Vorfahren und andererseits wird die Miogenese anderen funktionell wichtigen Organen neue Spezialisierungsprozesse ermöglicht haben. Die Vorfahren, der *Ascidien* müssen schon allein wegen ihrer embryonalen Wirbelsäulen-Anlage echte Wirbeltiere gewesen sein, und deshalb müssen wir die *Tunicaten* auch als einen Seitenstamm der Wirbeltiere auffassen.

Bei den sogenannten „*Hemichordata*“, dem wurmartigen *Balanoglossus* und seinen enteropneusten Verwandten, ferner *Cephalodiscus* und *Phoronis* scheinen uns noch zu wenig Gründe für eine direkte Beziehung zu dem Wirbeltierstamm zu sprechen, als daß wir hier von denselben mehr als eine Notiz nehmen könnten. Sie scheinen uns zunächst nur für die Frage nach den Vorfahren der Wirbeltiere beachtenswert und werden vielleicht noch eine wichtige Rolle spielen, wenn wir einmal das verwandtschaftliche Verhältnis der episomatiden Vorfahren zu den von dort aus metakinetisch veränderten *Echinodermen* klarer stellen können. Die letzteren haben sich wohl in ähnlicher Weise von den Vorfahren der Wirbeltiere seitlich abgezweigt, wie die *Tunicaten* von deren frühen, aber bereits vertebraat ausgeprägten Entwicklungsphasen. Hier scheiden wir also die letzterwähnten Typen aus.

b) Die Einteilung der typischen Wirbeltiere

Die bisher übliche Einteilung der echten Wirbeltiere in die fünf gleichwertigen Klassen der Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere verband sich mit der Vorstellung, daß alle etwa in gleichem Verhältnis verwandt und die Fische die Vorfahren aller übrigen seien. Nun ist wohl unleugbar, daß die vierfüßigen Landwirbeltiere, die *Tetrapoden*, eine genetische Einheit bilden, aber die Beziehungen der Fische zu den *Tetrapoden* sind trotz aller darauf gerichteten Bemühungen noch durchaus unklar geblieben.

Wie ich schon in einer älteren Schrift¹⁾ zu begründen suchte, stößt die bisher übliche Auffassung der Fische als Stammformen der *Tetrapoden* auf sehr große Schwierigkeiten. Die Zahl, Form und Stellung der paarigen Gliedmaßen bleibt unverständlich, wenn wir sie von dem

¹⁾ Über die Stammformen der Wirbeltiere. (Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1896 S. 116.)

Typus der Fische herleiten sollen¹⁾. Die Schwimmblase der Fische kann nur ein Rudiment aber nicht der primäre Ausgangspunkt der paarigen Lungen sein²⁾. Der Schultergürtel sehr primitiver Fischtypen wie *Acanthodes* zeigt einen Bau, der nur als modifizierter Tetrapoden-Schultergürtel verständlich ist³⁾. Die Existenz einer wohl ausgebildeten Beckenanlage bei sehr alten Fischformen (*Coccosteidae*) deutet unmittelbar auf eine frühere Ausbildung der hinteren Extremitäten als tragende Gliedmaßen. Die Sonderung einer Halsregion, die nur aus dem Landleben zu verstehen ist, findet sich bei älteren Fischtypen und verschwindet bei den jüngeren mit deren steigender Anpassung an das Wasserleben. Aus diesen und anderen Gründen erscheint es richtiger, die unmittelbaren Vorfahren der Fische in Landwirbeltieren zu suchen, wenn auch keineswegs geleugnet werden soll, daß deren Vorfahren einmal Wasserbewohner waren. Unter einer solchen Voraussetzung erklären sich viele Eigentümlichkeiten niederer Organisation bei den Fischen als frühe und deshalb tiefe Rückschläge zu den Vorfahren des ganzen Wirbeltierstammes.

Daß uns die damit supponierten älteren landbewohnenden Wirbeltiere, wirkliche „*Eotetrapoda*“ noch nicht überliefert sind, findet sein Analogon in der äußerst mangelhaften Erhaltung oder dem vollständigen Fehlen anderer sicher voranzusetzender Landbewohner wie silurischer Insekten und Landpflanzen. Auch sie treten uns wie die *Tetrapoden* erst im Karbon und zwar hier sofort in großer Mannigfaltigkeit entgegen.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß verschiedene in ihrer Entwicklung verschieden hoch stehende *Eotetrapoda* zum Wasserleben übergingen, ebenso wie dies später mit zahlreichen Vertretern der Reptilien, Vögel und Säugetiere der Fall war. Würde sich eine solche Möglichkeit begründen lassen, so würde man den Begriff der Fische als stammesgeschichtlicher und systematischer Einheit fallen lassen müssen, wie dies ja auch hier und da schon bezüglich des *Amphioxus* und der *Cyclostomen* angenommen wurde. Zu einer solchen Auffassung scheint mir indes das vorliegende stammesgeschichtliche Material nicht ausreichend. Es scheint vielmehr zweckmäßig, die Fische zunächst weiter als Einheit zu behalten, da ihre Vertreter zum mindesten in den meisten Organisations-

¹⁾ O. Jaekel: Über Bau und Entstehung der paarigen Extremitäten. Sitz.-Ber. der Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin 1909 S. 719.

²⁾ Neue Funde von Placoderm im Devon von Wildungen bestätigen diese Auffassung. Bei zwei neuen *Coccosteiden* finde ich Schwimmblasen erhalten, deren innerer Bau dem der *Dipnoer* ähnelt und daher für ihre Funktion als Lunge spricht.

³⁾ Über die Gliederung des primären Schultergürtels von *Acanthodes*. Congrès zoolog. internat. Berlin 1901. G. Fischer. 1902. S. 610.

verhältnissen wesentlich unter den *Tetrapoden* stehen und sich vermutlich von deren Vorfahren abgezweigt haben, lange bevor dieser die Organisationshöhe der *Tetrapoden* erreichten. Andererseits sind unleugbare Beziehungen zwischen verschiedenen Klassen der Fische nachweisbar, Beziehungen, denen man eine phylogenetische Bedeutung nicht wohl absprechen kann.

Im System erweist sich jedenfalls die Zusammenfassung, der Fische aus praktischen Gründen als zweckmäßig und unerläßlich, zumal der habituelle Typus der Fische so viele Kennzeichen gegenüber den *Tetrapoden* bietet, daß deren beiderseitige Definitionen dadurch sehr erleichtert werden.

Die bisherigen Klassen von *Tetrapoden* sind unzweifelhaft phylogenetisch eng miteinander verknüpft, so daß wir sie als einen Unterstamm der Wirbeltiere auffassen und den Fischen als Einheit gegenüberstellen müssen. Die dritte Einheit gegenüber *Tetrapoden* und Fischen bilden dann die *Tunicaten*.

Nach dem Gesagten scheint mir also folgende erste Zerlegung des Wirbeltierstammes angebracht.

A	B	C
<i>Tunicata</i>	<i>Pisces</i>	<i>Tetrapoda</i>

Die einer solchen Einteilung zugrunde liegenden phylogenetischen Verhältnisse sind nicht ganz einfach darzulegen. Ich möchte zunächst mit der Aneinanderreihung einiger Stufen versuchen, den Entwicklungsgang des Wirbeltierstammes auf Grund seiner historischen Daten in folgender Weise zum Ausdruck zu bringen.

Vorstufe: Bilaterale Episomatiden mit vorständigem Mund, einheitlichem Darmtraktus, mit einem ösophagealen, segmentierten Atemraum, mit paarigen schizopoden Gliedmaßen, einem metameren Nervenlängsstamm und einer mehrteiligen, im Anschluß an die vorderen Sinnesorgane erfolgten, metameren Gehirnbildung. Hiervon gehen aus die

Vertebrata,

und zwar als **erste Stufe:** Weiche nicht erhaltungsfähige und deshalb fossil kaum auffindbare Urformen mit den Eigenschaften der Vorstufe, mit der Reduktion der Gliedmaßen auf zwei Paare. Vergrößerung und Konzentration der vorderen Ganglienpaare zu einem geschlossenen Gehirn, Verlegung des Mundes auf die dem Gehirn abgewendete Seite, die nun zur Ventralseite wird, während Rückenmark und Wirbelsäule, die z. T. zu dessen Schutze dient, dorsal zu liegen kommen. Die auch embryonal

noch seitlich angelegten Gliedmaßen rücken an die untere ventrale Seite. Der Rücken stärkt sich und bildet im Anschluß an den Schutz des Rückenmarks und die Bildung der Myotome und Rippen eine innere Längsstütze als Wirbelsäule.

Von den Etappen dieses normalen und jedenfalls sehr langen Entwicklungsprozesses in der Hauptreihe zweigten sich Wasserformen ab, von denen wohl die überwiegende Mehrzahl spurlos zugrunde gegangen ist. Vermutlich haben sich die *Tunicaten* schon von solchen Typen abgezweigt, indem sie sessil wurden und damit vor allem die Grundlagen der Episomatiden-Organisation aufgaben. Es blieben ihnen aus der „Vorstufe“ vor allem der ösophageale metamere Atemraum, der Darmtraktus und die Fortpflanzung in bilateral metamer gebauten Embryonen. Aus der ersten Stufe behielten sie das vertikal regulierte Lageverhältnis der inneren Längsorgane zueinander und die embryonal in Chordaform erfolgende Anlage der Wirbelsäule.

Eine **zweite Stufe** der Hauptrichtung der Wirbeltierentwicklung würde die Organisationen gefestigt haben, die uns schon innerhalb der Fische als primitive Kennzeichen aller Wirbeltiere entgegentreten, also vor allem der knorpeligen Embryonalanlage der inneren Skeletteile, die Ausbildung einer vermutlich in 8 Metameren erfolgten Gehirnkapsel, die Konsolidierung der paarigen Sinnesorgane am Kopf, Nasen, Augen, Ohren, die Verschmelzung des hinteren Kopfabschnittes zur Occipitalregion, die Ausbildung eines Schulter- und Beckengerüstes, die typische Gliederung der Gliedmaßen in einen einheitlichen Oberteil, einen zweiteilig gestützten Mittelteil und einen handförmig gegabelten in den Radien gegliederten Unterteil, der Umbildung metamerer peripherer Stützleisten zu Rippen, der homologen Stücke des hinteren occipitalen Kopfabschnittes zu vierteilig gegliederten Kiemenbögen. Auch die Anlage der Weichteile und inneren Organe muß sich zu dem Typus der Wirbeltiere konsolidiert haben, so vor allem die Umbildung der metameren Muskulatur in die neuen am Organismus entstandenen Funktionsbezirke, so namentlich an den paarigen Gliedmaßen, ferner die Konzentration der urogenitalen Organe in der abdominalen Region. Schließlich muß sich auch die Haut außen in schnappenartige Bezirke metamere und dorsoventral gesondert haben.

Das sind naturgemäß aus der unerschöpflichen Fülle der mannigfaltigen Organisationsverhältnisse des Wirbeltiertypus nur wenige Punkte, die aber für unsere morphologische Beurteilung des Stammes besondere Bedeutung erlangt haben. Es kommt mir nur darauf an, anzudeuten, daß die Wirbeltiere ihren Typus in dieser sehr langen, fossil auch noch nicht kontrollierbaren Stufe so weit konsolidiert hatten, daß die in das Wasser zurückgegangenen Fische denselben zwar in vielen auffälligen

Punkten modifizieren und gelegentlich sogar abschwächen konnten, daß sich aber in seiner Richtung die Hauptentwicklung der Wirbeltiere bewegte, und zu einer dritten, der *Tetrapoden*stufe, überleitete. Von jener zweiten Stufe nun haben sich seitlich abgezweigt und durch Übergang ins Wasser zu Fischen umgebildet drei große Formenkreise, deren direkter genetischer Konnex nicht nachweisbar ist. Es ist nicht nur möglich, sondern wahrscheinlich, daß die Fische keine genetische Einheit bilden, sondern daß sich ihre Klassen selbständig von jenen *Eotetrapoden* der zweiten Stufen abgezweigt haben.

Die dritte Stufe der Wirbeltierentwicklung enthält die höchstentwickelten Typen, die wir als *Tetrapoden* zu bezeichnen pflegen. Es sind das in der älteren Auffassung die Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Nicht alle sind wirkliche *Tetrapoden*, d. h. vierfüßige Landbewohner. Viele Typen — mehr als ein Dutzend — sind zum Wasserleben übergegangen, sodaß sie zu Schwimmtieren, zu „*Pterygopoden*“ oder „*Neopoden*“ wurden, und zwei von diesen haben in ihrem ganzen Habitus vollkommen den Charakter von Fischen angenommen. Es sind das unter den Reptilien die *Ichthyosauria* und unter den Säugetieren die Wale. Aber trotzdem betrachten wir sie nicht als Fische, weil sie ihre Herkunft von „*Tetrapoden*“ nicht verleugnen können und weil die Fische eben einer älteren primitiveren Entwicklungsphase der Wirbeltiere entstammten. *Tetrapoden* ist also ein Stufenbegriff, ebenso wie Fische. Während wir aber unter Fischen nur Schwimmtiere verstehen, haben wir den Begriff der *Tetrapoden* erweitert, sodaß er auch Fischtypen einschließt. Darin liegt eine Dissonanz, die wir im systematischen Teile berücksichtigen müssen.

Die dritte Stufe der Wirbeltierentwicklung, die wir also als Tetrapoden bezeichnen, läßt sich etwa in folgender Weise charakterisieren: Tetrapoden sind Lungenatmer mit deutlich abgesondertem Kopf, Hals und Rumpf mit schizopoden in der Regel fünfzehigen Gliedmaßen, mit durchgehenden Nasengängen (Choanen), paarigen Augen und echten Ohren, knöchernem Innenskelett, festem Hinterhauptsgelenk, mit der Epiphyse in der Parietalregion. Schultergürtel verknöchert, Becken mehrteilig, primär an der Wirbelsäule (Sacrum) befestigt. Wirbelsäule deutlich in Wirbel gegliedert; jeder derselben aus oberen Bögen und Wirbelkörper bestehend. Rippen einfach, meist zweiköpfig. Der Blutkreislauf steht auf einer wesentlich höheren Stufe als bei den niederen Formen. Ein Herz und ein komplizierter Blutkreislauf ist immer ausgebildet. Auch das Gehirn ist scharf von dem Rückenmark gesondert. Das Branchialskelett bleibt dem Kopf untergeordnet.

Diese dritte Wirbeltierstufe läßt uns die Entwicklung des Stammes in der Hauptreihe ziemlich klar übersehen. Die *Microsaurier*, die

Paratheria und die Säugetiere stellen diese Hauptentwicklungsphasen dar, die sich in direkter Linie aneinander reihten. Freilich geschah dies nicht so, wie das öfters selbst noch von modernen Phylogenetikern aufgefaßt wurde, daß die höheren Klassen an das Ende, sondern daß sie in der Regel an den Ausgangspunkt der vorhergehenden Klasse anknüpften, daß also eine Stufe nicht mit ihrem ganzen Inhalt in den Entwicklungsgang einzuziehen ist, sondern nur wie die Äste eines Stammes mit ihren Ansatzpunkten. Die Reptilien betrachte ich ebenso wie die Hemispondyla und Amphibia als Nebenreihe, von der wieder die Vögel ihren Ausgang nahmen.

Phylogenetisch würde sich hiernach die Entfaltung des Wirbeltierstammes in folgenden Etappen vollzogen haben:

Vorstufe <i>Episomatida</i>	
<i>Vertebrata</i>	
Hauptrichtung	Nebenrichtungen
I. Stufe <i>Protetrapoda</i>	
fossil noch unbekannt	<i>Tunicata</i>
II. Stufe <i>Eotetrapoda</i>	
fossil noch unbekannte	<i>Malacostomata</i>
Landwirbeltiere	<i>Hypostomata</i>
	<i>Teleostomata</i> } <i>Pisces</i>
III. Stufe <i>Tetrapoda</i>	
	<i>Hemispondyla</i>
<i>Microsauria</i>	<i>Amphibia</i>
<i>Paratheria</i>	<i>Reptilia</i>
<i>Mammalia</i>	<i>Aves</i>

Die Zeiträume, in denen Wirbeltiere die erste und zweite Stufe durchliefen, dürften sehr lang gewesen sein, an Dauer wahrscheinlich den Zeitraum der dritten Stufe noch überschritten haben, einfach deshalb, weil die Veränderungen der Organisation in diesen Stufen ein sehr hohes Maß erreichten. Wenn für die Entwicklung dieser zwei Stufen nur die beiden ersten Formationen das Kambrium und Silur zeitlich zur Verfügung standen, so dürfen wir doch nicht übersehen, daß diese ältesten Formationen sehr viel größere geologische Zeiträume umspannten als die später folgenden. Die Maximalmächtigkeit kambrischer Erdschichten wird auf 3000 Meter geschätzt, die des Silur auf 6000 Meter, d. h. ebensoviel wie für alle mesozoischen und neozoischen Formationen zusammengenommen. Dieses Zeitverhältnis entspräche etwa dem Maß der morphologischen Wandlungen in den genannten Stufen.

Die geologischen Zeiträume, in denen die Entwicklung der Wirbeltiere erfolgte, sind in Kürze folgende:

Neozoikum	Quartär	{ Alluvium
		{ Diluvium
	Tertiär	{ Pliozän
		{ Miozän
		{ Oligozän
		{ Eozän
Mesozoikum	Kreide	{ Senon
		{ Turon
		{ Cenomen
		{ Gault
		{ Neokom
	Jura	{ Malin
		{ Dogger
		{ Lias
	Trias	{ Keuper
		{ Muschelkalk
		{ Buntsandstein
Paläozoikum	Perm	{ Zechstein
		{ Rotliegendes
	Karbon	{ Produktives Karbon
		{ Unterkarbon
	Devon	{ oberes
		{ mittleres
		{ unteres
	Silur	{ oberes
		{ unteres
	Kambrium	{ oberes
		{ mittleres
		{ unteres

A. Tunicata, Manteltiere, Lam. 1816

Nebenklasse der ersten Wirbeltierstufe

Wie schon oben angedeutet wurde, müssen wir Vorfahren der bisher bekannten Wirbeltiere voraussetzen, die gegenüber wirbellosen Episomatiden nur durch die elementarsten Eigenschaften des Wirbeltierstammes charakterisiert sein mochten. Es sind das außer der Gliederung eines metameren axialen Körpers mit vorn gelegnem Mund, hinten ventral gelegnem After mit einem dorsalen, metamer gebauten Nervenlängsstamm vor allem folgende Eigenschaften gewesen: Eine Konzentration paariger Sinnesorgane und entsprechender Ganglienpaare im Kopf, die Ausbildung des vordersten Darmabschnittes (Oesophagus) als Atemraum, die Ausbildung einer das Rückenmark dorsal und ventral umfassenden Skelettbildung, die zur Bildung eines inneren bindegewebigen Axenskelettes führte. Dazu dürfte getreten sein die Konzentration der ursprünglich metamer angelegten Sekretionsorgane, besonders der Fortpflanzungsorgane.

Ob sich bei solchen Urformen die segmentale Skelettbildung schon soweit erhärtet hatte, daß sie Kalksalze ausschied und die Formen damit fossil erhaltbar machte, erscheint fraglich. Jedenfalls kennen wir noch keinen Vertreter eines solchen einfachsten Wirbeltiertypus, und werden seine Erhaltung um so weniger erhoffen können, als die Stammformen vermutlich auf dem Lande entstanden waren. Am Anfang neuer Klassen steht, wie ich früher erläuterte, vor allem ein durchgreifender Wechsel der Lebensbedingungen. Da wir nun die Vorfahren der Wirbeltiere schon wegen ihrer vielfach vortretenden Kiemenatmung im Wasser suchen müssen, so ist wahrscheinlich, daß sie ihre neuen Eigenschaften, wie die Konstanz ihrer zwei Beinpaare durch den Übergang zum Landleben erwarben. Daß von einem solchen eine Rückkehr zum Wasserleben umso leichter war, je früher sie stammesgeschichtlich erfolgte, bedarf keiner Begründung, ebenso wenig wie das, daß solche Formen auch die neu erworbenen Landtiereigenschaften vollständiger abstreifen, als dies bei späteren Nachfolgern der Fall war.

Die einzigen Formen, die wir von dieser Stufe ableiten könnten, sind die Tunicaten. Ob diese sich aber schon hier oder erst von Dekadenten einer höheren Wirbeltierstufe abgezweigt haben, bleibt fraglich. Die Wahrscheinlichkeit spricht wohl aber dafür, daß sie sich hier abzweigten, da ihre Organisation so tief unter der der Fische, den Dekadenten der zweiten Stufe, steht.

Die vorgenannten supponierten Anlagen finden wir, wenn auch in verschiedenem Grade degeneriert, bei den Tunicaten wieder, wo sie allerdings größtenteils in Jugendstadien zurückgedrängt sind. Die Sessilität dieser Formen erklärt wohl ausreichend die tiefe Dekadenz und Umbildung dieses Typus, vor allem die Aufgabe der Symmetrieverhältnisse, die durch die freie und axiale Bewegung des Episomatidenkörpers bedingt waren. Dementsprechend blieben auch von den Sinnesorganen, die auf die Voranstellung des Mundes eingerichtet waren, nur fragliche Rudimente übrig, während der bilateral gebaute Schwanz wenigstens bei den Jugendformen als Lokomotionsorgan im Gebrauch blieb. Als ganz aberrante Dekadenten aufgefaßt, stören nun die Tunicaten weder das phylogenetische noch das systematische Bild dieser ersten Entwicklungsstufe. Im System prägen wir diese Auffassung durch den Begriff der „Nebenklasse“ aus.

Definition: Degenerierte kleine freischwimmende oder sessile, einzelne oder zu Kolonien vereinigte Meeresbewohner, deren Körper mit einem vorübergehenden oder dauernden Mantel aus Cellulose (Tunicia) umhüllt ist. Ein Mund dient als passive Einfuhröffnung für Meerwasser, das ein mit Wimpern ausgestatteter Branchialraum des Oesophagus einsaugt, und das nach Passage eines Darmtrakts durch einen After wieder ausgestoßen wird. Der Atemraum ist mit einer wimpernden Hypobranchialrinne versehen. Die Nerven bilden ein sogenanntes Cerebralganglion, an das unpaare Sinnesorgane angeschlossen werden. Ein Herz sorgt für die Blutzirkulation.

Die Fortpflanzung erfolgt hermaphroditisch durch Eier oder Sprossen oder Embryoketten, die z. T. einen Generationswechsel verursachen.

Die Jugendformen enden meist in einen Schwanz, der einen Axialstrang (Urochorda), einen axialen Ansläufer des Zentralnervensystems, und Andeutungen metamerer Muskelanlagen enthält und auch im Lageverhältnis der Organe dem Organisationsplan der Wirbeltiere entspricht.

In wieweit sich in einzelnen Organisationsverhältnissen engere Beziehungen zu den Wirbeltieren ergeben werden, steht noch dahin. Jedenfalls wird man die Mantelbildung und die damit im Zusammenhang

stehende Bildung eines Peribranchialraumes bei einem Vergleich mit dem Wirbeltierkörper außer acht lassen müssen, denn sie scheint eine Neubildung, die durch die Sessilität veranlaßt war, und die den eigentlichen Vertebraten-Körper nur umhüllte, während ihre eigentümliche Fortpflanzung wohl als sekundäre Folge ihrer Koloniebildung anzusehen ist.

Die folgende systematische Übersicht stützt sich im wesentlichen auf W. A. Herdman's Bearbeitung der Tunicaten in dem Sammelwerk *The Cambridge Natural History*, dem auch die meisten Abbildungen für diese Klasse entnommen sind.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 1. Embryo von *Ascidia mammillata*, Längsschnitt, Seitenansicht (nach Kowalewsky, aus Korschelt u. Heider, *Entwicklungsgeschichte*).

Au Auge, *ch* Chorda, *cl* Cloakenbläschen, *d* Darmkanal, *en* Entodermisack, *F* Flimmergrube, *h* Haftpapillen, *i* Mund, *ot* Otolith, *r* Rumpf, *s* Schwanzabschnitt des Rückenmarkes, *Sb* Sinnesblase, *sc* subchordaler Entodermstrang.

Fig. 2. Embryom von *Distaplia*, Fig. 3 von *Diplosomoides* (2 und 3 nach Herdman).

Hauptordnung Appendiculati.

Sehr kleine geschwänzte, frei schwimmende Tunicaten, mit schnell entwickelter, leicht abgestoßener und ergänzter Kapsel als Mantelbildung. Der branchiale Teil des Oesophagus mit zwei ventralen Kiemenpalten. An ein großes dorsales (cerebrales) Ganglion schließt sich ein

Nervenstrang, der im Schwanz begleitet wird von einer axialen Skelettanlage, der Urochorda. Die Muskeln des Schwanzes mit Andeutungen metamerer Gliederung. Anus an der Ventralseite. Fortpflanzung durch einzelne Keimzellen. An das cerebrale Ganglion sind ein Bewegungen empfindender „Otocyst“ und ein Pigmentfleck als Sinnesorgane angeschlossen. Die Ordnung enthält nur zwei kleine Formenkreise winziger, meist pelagisch lebender Formen, deren Größe einige Millimeter nicht übersteigt. Sie sind der wenigst degenerierte, der Wirbeltierorganisation noch am nächsten stehende Typus der Tunicaten, an den sich deren übrige Formenkreise wenigstens mit ihren Jugendformen anschließen. Vielleicht sind aber die Appendiculati selbst nur persistente Jugendformen spezialisierterer Tunicaten.

Fig. 4. Appendicularia. Jugendform im Längsschnitt mit dem Mund und dem daran angeschlossenen Branchialraum des Oesophagus. Darüber die Otocyste. Im hinteren Teil des Rumpfes Querschnitte durch den Darm. (Nach R. Goldschmidt in Kennas Referat.)

Nebenordnung I **Ascidii**

Größere meist sessile Tunicaten, die nur in der Jugend noch eine Schwanz- und Chordabildung besitzen und im erwachsenen Zustande ganz von einem typischen Cellulose-Mantel umhüllt sind. Ihr Branchialsack kommuniziert durch zahlreiche Spältchen mit einem Peribranchialraum, der sich in das Atrium und den Mund öffnet.

Dieser Formenkreis bildet mit seiner charakteristischen Mantel- und Branchialbildung den Typus der Klasse und umschließt einerseits sessile Formen, die einfach oder zusammengesetzt sein können, und koloniale freilebende Formen, die den Übergang zu der zweiten Nebenordnung den Salpen bilden.

Man teilt sie ein in

1. Unterordnung **Monascidii**

einfache sessile Individuen, die ganz isoliert sind und sich einzeln fortpflanzen oder durch eine Art Wurzelgeflecht miteinander verbunden sind und sich dann durch Sprossen vermehren.

Die sehr formenreiche Unterordnung umfaßt mehr als 500 Arten. Hierhin gehören die einfachen ganz isolierten Ascidien, die Cynthien, die Molguliden und die durch Wurzelkanäle verbundenen Clavelliniden.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 8.

Fig. 7.

Fig. 5. *Ascidia canina*, Mittelmeer, $\frac{1}{2}$ nat. Größe (nach Kupffer).

Fig. 6. *Clavellina lepadiformis*, Nordsee (nach Herdman) $\frac{2}{3}$ nat. Größe.

Fig. 7. *Hypobythius calycodes* Moseley im Nord-Pazifik.

Fig. 8. *Chelyosoma macleayanum* (nach Herdman) mit eigentümlicher Deckelbildung.

2. Unterordnung Synascidii

Sessile durch Sprossung fortpflanzende Asciden, die zu Kolonien vereinigt und durch eine gemeinsame Schalenmasse umhüllt sind. Sie

Fig. 9. Eine Kolonie mit zwei Individuen von *Botryllus violaceus* (nach Milne Edwards).

Fig. 10. *Goodsiria placenta* Herdm., links ein ganzer Stock mit zahlreichen Individuen, B Querschnitt durch den Stock (nach Herdman) $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

umfassen die „merosomen“ Distomatidae, Coelocormidae, Diplosomatidae, Polyclinidae und die „holosomen“ Botryllidae, Polystyelidae.

Fig. 11. Schnitt durch eine Kolonie von *Diplosoma*, mit 5 Einzeltieren und gemeinsamer Kloake (c.cl), br Branchialöffnungen (nach Herdman).

3. Unterordnung Centrascidii nom. nov. (Luciae Herdman).

Freischwimmende, pelagisch lebende Kolonien von zylindrischer Vasenform, in denen die Einzeltiere ihren Branchialsack nach außen und ihr Atrium in einen gemeinsamen Innenraum öffnen. Den Typus dieser zentralisierten Kolonien bilden die Pyrosomen, die durch ihr Phosphoreszieren ausgezeichnet sind, und dadurch die Benennung *Luciae* veranlaßten. Die Kolonien werden bis 4 m lang.

Fig. 12. Darstellung einer Kolonie von *Pyrosoma*. A von der Seite, B von dem gemeinsamen Atrium aus, C im Längsschnitt (nach Herdman).

Nebenordnung II Salpi (Thaliaceae, Salpen).

Kleine, frei schwimmende, einzelne oder koloniale, pelagische Tunicaten, deren gerundeter Einzelkörper ganz von einem dauernden durchsichtigen Mantel umhüllt ist, dessen muskulöse Kontraktionen Wasser ausstoßen und dadurch eine Lokomotion bewirken. Ein Peribranchialraum ist vorhanden, mit dem der Branchialsack durch Spalten kommuniziert, und in

den auch der Anus mündet. Die Fortpflanzung erfolgt durch sogenannte Stolonen, die einen schon von dem Dichter Chamisso beobachteten Generationswechsel veranlassen. Aus den Stolonen der Einzelindividuen entstehen die Salpenketten, die wieder in Einzelindividuen zerfallen. Auf Grund ihrer Muskelbildung lassen sich zwei Etappen der Spezialisierung unterscheiden, die erste charakterisiert durch die weniger vollkommene Ringmuskulatur von *Salpa*, die andere durch die Bildung vollständiger Muskelringe bei *Doliolum* und seinen Verwandten. Die Träger der ersteren erscheinen danach und in ihrer einfacheren Fortpflanzung als die primitiveren, während sie in der Larvenentwicklung ohne Schwanzbildung und der Koloniebildung spezialisiert sind.

Unterordnung Cyclomyarii

mit vollständigen Ringmuskeln, selbständigem Branchial- und Peribranchialraum, ohne Koloniebildung der erwachsenen Formen. Der Körper ist tonnenförmig und weist in der Jugend noch eine Schwanzbildung auf.

Fig. 13. Jugendstadien von *Doliolum* (nach Uljanin und Barrois aus Herdman). *At* Atrium, *Br* Branchialöffnung, *ng* Ganglion; *Ot* Otozyst, *en* endostyl, *Dp* Dorsalfortsatz, *ht* Herz, *st* Stolo prolifer, *b* Embryonen.

Fig. 14. *Salpa maxima*, junges Kettenindividuum (nach K. Heider). *Eb* Elaeoblast, *n* Nucleus, *h* Herz, *f* Eifollikel, *od* Oviduct, *ig* Ingestionsöffnung, *eg* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, darüber die Muskelbänder.

Unterordnung Hemimyarii

mit unvollständigen Ringmuskeln, Branchial- und Peribranchialraum einheitlich, an den Enden des Tieres im Mund und After mündend. Aus dem Stolo bilden sich dauernde Kolonien, deren Einzeltiere ihre Embryonen zeitweise durch eine Placenta ernähren.

Hierher gehört nur die Gattung *Salpa* (s. Fig. 14).

Fossile Tunicaten sind uns bisher noch unbekannt. Da sie keine erhaltungsfähigen Hartgebilde besitzen, ist höchstens durch gelegentliche Abformung eine Erhaltung wenigstens ihrer äußeren Form denkbar.

Aus dem Perm von Sicilien liegen mir einige becherförmige Kalkausgüsse vor, deren kolbig verdickte Oberseite dieselbe sonderbare Färbung zeigt wie die Deckelbildung des Fig. 8 abgebildeten *Chelyosoma macleayanum*. Trotz der auffallenden Ähnlichkeit mit dieser Form trage ich doch Bedenken, jene fossilen Reste als Ascidien anzusehen, da sich solche äußeren Formverhältnisse auch anderwärts wiederholen könnten, und die genannte lebende Form gerade in dieser Deckelbildung einen ganz isolierten und aberranten Typus darstellt. Daß G. Steinmann die Ascidien von fossilen Bivalven und die Salpen von fossilen Brachiopoden herleitete, braucht wohl nur noch als Kuriosum erwähnt zu werden, nachdem er uns die indiskutablen „Grundlagen“ seiner absonderlichen Ideen in extenso enthüllt hat.

B. Pisces, Fische

als Nebenstamm der zweiten Wirbeltierstufe

Würden wir das System rein auf stammesgeschichtlichen Grundsätzen aufführen, so würden, wie oben bemerkt wurde, die Fische in einer zweiten Stufe der Wirbeltierentwicklung nur die ins Wasser übergegangenen Typen umschließen und bei deren fraglicher Zusammengehörigkeit als systematischer Begriff hinfällig sein. Er würde stammesgeschichtlich ebensowenig Wert haben, wie etwa eine systematische Zusammenfassung der Ichthyosaurier und Wale innerhalb der Tetrapodenstufe oder aller Flugwirbeltiere in eine Einheit.

Übertrüge man nun aber eine solche stammesgeschichtliche Vorstellung der „Fische“ auf das System, so wären wir genötigt, für die verschiedenen Typen oder Klassen dieser Stufe einen Namen in Anwendung zu bringen, der für seine bisher allein bekannten Repräsentanten gar nicht passen würde. Der stammesgeschichtlich nächst liegende Name Eotetrapoda wäre auf Landtiere basiert, die tatsächlich noch nicht gefunden sind, die es also für uns noch nicht gibt. Derartige irrealen Größen, wie sie E. Haeckel in seinen Systemen vielfach verwendete, haben sich bisher nirgends eingebürgert. Das System will konkret sein. Wir behalten also den alten Namen Fische so lange, bis deren vierfüßige Vorfahren gefunden werden, und begnügen uns damit, ihn als zweiten Nebenstamm zu bezeichnen und ihn dadurch in einen gewissen Unterschied gegen den „Hauptstamm“ der Tetrapoden zu bringen.

Die Lückenhaftigkeit der stammesgeschichtlichen Überlieferung hegt zumeist darin, daß viele Organismen überhaupt keine erhaltungsfähigen Teile besaßen, andererseits darin, daß die Kadaver auch der erhaltungsfähigen Organismen durch reichlichen Luft- und Bakterienzutritt spurlos verwesten. Bei den typischen Wirbeltieren mit ihren erhaltungsfähigen äußeren oder inneren Skeletteilen kommt nur das letztgenannte Moment in Betracht und verursacht, daß die Landtiere in viel größerem Maße spurlos verschwanden als die Wasserbewohner, und die weitaus größte Zahl aller fossilen Wirbeltiere aquatile Typen sind. Mit den Insekten

und den Pflanzen ergeht es uns ganz analog; auch sie treten uns wie die Landwirbeltiere häufig erst in der Steinkohlenformation, und zwar hier bereits in großer Organisationshöhe und Mannigfaltigkeit entgegen. Ihre Wurzeln müssen also in älteren Erdschichten gesucht werden, und daß Fische nicht die Stammformen der Tetrapoden sein können, wurde auch hier wieder hervorgehoben.

Die älteren Fischformen sind allem Anschein nach anfangs Süßwasser- und Uferbewohner gewesen. Das gilt sogar noch von den ältesten Haiformen. Wo sich ihre Reste in marinen Ablagerungen fanden, sind sie — von einigen Ausnahmen abgesehen — nicht mehr im normalen Zusammenhang ihres Körpers enthalten, sondern in einzelne Skeletteile zerstreut. Sie sind dort nicht in situ eingebettet, sondern ins Meer verschleppt durch fließendes Wasser und die Flutströmungen, oder durch andere Organismen, die sie zerlegten und in Teilen davontrugen. Die Fundstätten der älteren Fischreste sind sogenannte Bonebeds, d. h. Uferbänke mit abgerollten Wirbeltierknochen, dann die sogenannten „Oldred“-Sandsteine, die zunächst noch reine Uferablagerungen sind. Im Salzwasser wurden die Fische erst später heimisch: das wunderbar reiche Fischlager im Oberdevon von Wildungen scheint eine erste antochthone marine Fauna von Placodermen zu bieten. Andere Fische sind hier nur vereinzelt eingeschleppt. Marine holocephalenartige Formen erschienen bisher erst im Unterkarbon, marine Selachier ebenfalls. Auch die Teleostomen waren zunächst Uferbewohner, und zwar wahrscheinlich in Flüssen und Landseen, erst im Oberdevon scheinen sie das Meer erobert zu haben: in die großen Tiefen der Ozeane sind sie nachweislich wohl erst in der Kreideformation eingedrungen.

Verfolgt man die Eigenschaften der Fische rückwärts in deren stammesgeschichtlicher Entwicklung, so ergeben sich viele, unserer bisherigen Auffassung diametral gegenüberstehende Tatsachen. Ich muß mich in dieser Hinsicht hier auf wenige Andeutungen beschränken.

Als älteste Fischformen erscheinen Typen, die den Eindruck persistierter, fußloser Kaulquabben machen, die sich bei ihrer Anpassung an das Wasserleben zunächst durch eine sehr verschiedenartig spezialisierte Panzerbildung schützten. In dem Maße, wie sie im Wasser heimisch wurden und zur Offensive übergehen konnten, mußten sie mit zunehmender Beweglichkeit den nun hinderlich gewordenen Panzer in zweckmäßig gelagerte Teilstücke zerlegen. Diese Zerlegung erfolgte zunächst in sehr mannigfaltiger Weise. Indem aber dann die Teilstücke in engeren Konnex mit dem Muskelsystem traten, wurden sie durch dessen im ganzen gleichartige Anlage in ähnlicher Weise geordnet, so daß sich schließlich auf sehr verschiedenem Wege ähnliche Gliederungen

auch im Hautskelett ergeben und dieses der Organisation der Tetrapoden näher rücken.

Diese uns vorliegenden Übereinstimmungen im Hautskelett beruhen also auf Analogien, nicht auf Homologien, wohl aber auf einer gewissen Einheitlichkeit des ursprünglichen Wirbeltiertypus, den wir in dieser Stufe als Eotetrapodentypus bezeichneten.

Die Skelettbildungen, die bei älteren Vertretern einzelner Klassen noch typische Knochenstruktur besitzen, verlieren dessen Charakter und bleiben entweder in einem knorpeligen Embryonalzustand (Placoidei oder Knorpelfische) oder nehmen wie bei Teleostiern einen chondroiden Charakter an.

Die paarigen Gliedmaßen sind bei den ältesten Typen (auch noch bei den lebenden Dipnoern) axial gebaut, bei den jüngeren Typen actinal. Bei alten Fischtypen finden sich große Beckenanlagen, die auf eine frühere Stützfunktion der hinteren Gliedmaßen weisen. Die Kiemen sind ursprünglich wie bei den Tetrapoden dem Kopf untergeordnet und in geringer Zahl (4) vorhanden. Erst später rücken sie in die Halsregion und vermehren sich. Die hintere Schädelgrenze verliert erst allmählich an Schärfe, die Skelettstruktur des Schwanzes rückt allmählich nach vorn vor und verwischt die hintere Rumpfgrenze, die Rippen treten dann gegenüber den unteren Bögen zurück. Alle älteren Fische waren wahrscheinlich Lungenfische. Die Schwimmblase entstand aus verkümmerten Lungen. Aus dem Devon liegen jetzt einige Placodermen vor, deren Schwimmblase die vielen Einfaltungen der Wand zeigt, wie sie für die Lunge der Dipnoer charakteristisch ist. Die Bezahlung der Haifische erscheint nicht primitiv, sondern als Resultat einer allmählichen Zerlegung plattiger Kieferknochen, die zur Gebißfunktion spezialisiert waren.

Die Fische sind bisher nur nach den Kennzeichen der lebenden geordnet worden. Formenreihen sind bisher nur in sehr geringem Maße aufgestellt, und die genetischen Beziehungen der größeren Abteilungen zueinander erscheinen überaus unklar und unsicher. Seit Artdi gewannen allmählich einzelne natürliche Gruppen feste Gestalt. Bei ihm erscheinen zuerst die Acanthopterygier und Malacopterygier unter den sogenannten Knochenfischen. Cuvier und Valenciennes sondern Knorpel- und Knochenfische. Bei Joh. Müller tauchen die Leptocardier, Cyclostomen und Dipnoer auf neben den Ganoiden und Teleostostiern, die schon vorher den Charakter von Einheiten angenommen hatten. Von paläontologischer Seite werden dann neue Gruppen hinzugefügt, so namentlich die Placodermen und später die

uralten Ostracodermen, die kleine aber merkwürdige Gruppe der Acanthodier u. a. Schließlich sind folgende Formenkreise als selbständige Einheiten anerkannt worden:

- die Leptocardier oder Acranier,
- die Marsipobrachier oder Cyclostomen,
- die Ostracodermen,
- die Placodermen,
- die Selachier und Holocephalen, die als Placoidei, Elasmobranchier oder Plagiostomen zusammengefaßt wurden,
- die Ganoiden,
- die Teleostier,
- die Dipnoer.

Über die gegenseitigen Beziehungen dieser Gruppen gingen die Meinungen sehr weit auseinander. Einige wie Amphioxus als „Acranier“, die Cyclostomen als „Agnatha“ wurden von einzelnen Autoren allen übrigen Wirbeltieren, andere wie die Dipnoer allen übrigen Fischen als gleichwertig gegenübergestellt. Auch über kleinere Gruppen wie die Acanthodier gingen die systematischen Ansichten weit auseinander, während andere wie die Störe trotz auffälliger Unterschiede gegenüber den Ganoiden allgemein bei diesen belassen wurden.

Ob die Fische überhaupt eine geschlossene phyletische Einheit bilden wie die Unterstämme der Tetrapoden und Tunicaten, ist wie gesagt fraglich. Wie ich seit 1896 in verschiedenen Schriften zu begründen suchte, kann ich die Fische nicht für primitive Wirbeltiere, keinesfalls aber als Stammformen der Tetrapoden ansehen. Ihre Organisation, namentlich die ihrer ältesten Vertreter und die Entwicklungstendenzen ihrer jüngeren Verwandten werden nur verständlich unter der Annahme, daß sie von Landwirbeltieren abstammen und die Fischform ebenso sekundär als Anpassung an das Schwimmleben erwarben, wie später die Ichthyosaurier, Wale und andere Wasserbewohner. Die Niedrigkeit ihrer Organisation beruht einerseits auf miogenetischen (epistatischen) Rückbildungen, andererseits darauf, daß sie eben von Landwirbeltieren abstammen, die primitiver waren als die, die wir bisher kennen. Beide Momente sind jetzt nach so langer Verkettung in endlosen Formenreihen kaum mehr auseinanderzulegen. Bei dieser Auffassung liegt natürlich die Schlußfolgerung nahe, daß der Übergang solcher Ur-tetrapoden ins Wasser wiederholt und auf selbständigen Wegen erfolgte, ebenso wie die Ichthyosaurier und Cetaceen unverkennbar selbständige Typen darstellen. Die Konvergenz mußte dabei umso gründlicher in die Erscheinung treten, je älter und primitiver die betreffenden Typen waren; und je weniger gefestigt demgemäß der Typus der Wirbeltiere in der betreffenden Zeit war.

Wenn danach auch die Einheit der Fische als Unterstamm der Wirbeltiere durchaus fraglich erscheint, so werden wir ihn im praktischen System doch weiter als Einheit behandeln müssen, da wir zu seiner stammesgeschichtlichen Zerlegung kaum ausreichende Grundlagen finden werden. Daß wir sie in einer ersten Stufe der Wirbeltiere nur als Nebenklasse ansehen können, wurde schon vorher S. 11 begründet. In systematischer Hinsicht läßt sich eine „Einheit“ der Fische auf folgende Merkmale stützen.

Definition: Kiemenatmende kaltblütige Wirbeltiere ohne deutliche Abgrenzung einer Hals- und Schwanzregion, mit flossenförmigen paraxial gegliederten Gliedmaßen, in der Regel mit medialem Flossenbesatz. Nasen vorn gelegen, meist ohne Gannengang. Ohren zu statischen Organen umgebildet. Großhirn klein, Epiphyse nach vorn gerichtet, Epiphyse [wenn vorhanden] in den Frontalien gelegen. Beckengürtel verkümmert, in oder an Stelle der Wirbelsäule häufig eine persistierende Chorda. Rumpfmuskulatur metamer gegliedert. Meist schnuppiges oder plattiges Hautskelett.

Außerdem zeigen die lebenden Fische noch eine Anzahl gemeinsamer Merkmale in ihren Weichteilen, wie einfachen Bau des Herzens, einfacheren Verlauf des Gefäßsystemes usw., über deren Vorhandensein bei fossilen Formen kein sicheres Urteil abzugeben ist. Die Umbildung der Lungen zur Schwimmblase trifft nur für einen Teil der Formen zu.

Die Fische finden sich vom Untersilur bis zur Gegenwart. Viele Gruppen sind ausgestorben.

Folgende Abteilungen scheinen mir einen hohen Grad von Selbständigkeit zu beanspruchen und sind deshalb zum Range von Klassen erhoben. An den Copeschen Namen der Teleostomata anknüpfend habe ich sie als I. Malacostomata, II. Hypostomata und III. Teleostomata bezeichnet. Sie bilden drei Stufen des Organisationsfortschrittes. Die beiden ersten können phyletisch verbunden sein. für die dritte Klasse scheint mir dies unwahrscheinlich.

I. Klasse **Malacostomata** m., Weichmäuler

Definition: Niederste Fischtypen, für die anscheinend eine weiche, wahrscheinlich zahnlose und saugartige Ausbildung des Mundes das auffälligste Kennzeichen bildet. Die paarigen Gliedmaßen sind ganz oder teilweise rückgebildet, die medialen Flossen stehen auf sehr niedriger Stufe. Der Kiemendarm erlangt in seitlichen runden Öffnungen eine

Kommunikation mit der Außenwelt. Ihre Lebensweise wurde z. T. parasitisch und hat dann zu starker Rückbildung ihrer gesamten Organisation geführt.

Die hier zusammengefaßten Fischtypen scheinen auf den ersten Blick ziemlich heterogen zu sein und sind auch deshalb schwer unter einen Hut zu bringen, weil von den fossilen meist nur ein stark entwickeltes Hautskelett bekannt ist, bei den lebenden aber ein schwach ausgebildetes Innenskelett vorliegt. Trotzdem sind beide Typen nicht nur durch die Niedrigkeit ihrer Organisation einander nahe gebracht, sondern auch durch eine Anzahl positiver Merkmale miteinander verknüpft. Zu ersteren rechne ich die Persistenz ihres embryonalen Knorpelskelettes, die Erhaltung einer Epiphysenöffnung („Epidyse“) und die geringe Entfaltung ihrer unpaaren Flossen, zu letzteren die zahnlose, saugartige Ausbildung ihres Mundes, die Mündung der Kiemen in seitlichen, kleinen, runden Löchern, die Unterdrückung der paarigen Gliedmaßen und die Existenz eines vor den Augen gelegenen unpaaren Sinnesorganes, das von Kupffer bei Cyclostomen als Riechplakode bezeichnet wurde. Wenn diese Eigenschaften auch nicht für alle Vertreter der Klasse bezeichnend sind, so zeigen sie doch durch ihr Erscheinen bei Vertretern der beiderlei Typen, daß zwischen diesen direkte verwandtschaftliche Beziehungen bestehen mußten. Ob diese durch die gleichwertige Zusammenstellung der drei Typen, der uralten Palaeostraci, der Cyclostomen und des Amphioxus richtig wiedergegeben sind, wird kaum anzunehmen sein, aber bestimmte Klarheit werden wir hierüber kaum gewinnen können und uns mit der Zusammenstellung des Ähnlichen begnügen müssen. Fossile Cyclostomen sind seit dem Devon bekannt, aber in nachpalaeozoischen Schichten nicht mehr erhalten, offenbar weil ihr Skelett auf immer tieferer Stufe zurückblieb. Von der dritten Unterklasse, den Acraniern oder Leptocardiern, sind nach ihrem ganzen Körperzustand fossile Reste nicht bekannt und auch kaum zu erhoffen.

Auch den Mangel der paarigen Gliedmaßen bei den ältesten und verschiedenen jüngeren Palaeostraken kann ich nicht für primär halten, ebensowenig wie bei den Cyclostomen und Leptocardiern, und glaube für die sekundäre Unterdrückung derselben gerade in der umfassenden ungliederten Skeletthülle der Palaeostraken eine Erklärung zu finden. Die von Patten diesen ältesten Formen in den willkürlichsten Kombinationen rekonstruierten Gliedmaßen sind von keiner Seite bestätigt worden und wohl ohne Frage abzulehnen.

Die Skelettbildung selbst erfolgt bei den Heterostraci noch ohne selbständige Knochenzellen, die erst bei den jüngeren Formen (Cephalaspiden) in das Knochengewebe aufgenommen werden. Bei den Heter-

ostraci erfolgt die Skelettbildung unter Bildung langer feiner Faltungen der Epidermis (Fig. 15) und zerlegt sich bei ihren jüngeren Nachkommen (Fig. 16) in gefaltete schnuppenartige Felder. Bei anderen (Fig. 20) sind gröbere Falten auf einem Rückenschilde angelegt und anscheinend von Anfang an in einzelnen Ossifikationszentren erhärtet, in denen sich dann nach hinten eine segmentale Gliederung bemerkbar macht, die die Schnuppensegmentation des Hinterleibes anbahnt. Wieder bei anderen, den Coelolepiden oder Thelodonten, ist die Skelettbildung auf die Ausbildung einzelner Plättchen oder Dornen (Lanarkia) beschränkt. Ich möchte glauben, daß auch diese auf kleine Einzelfaltungen der Epidermis zurückzuführen sind, und daß diese sowohl ihre Rautenstellung zueinander wie auch ihre Sockelbildung erst sekundär erworben haben. Die Malacostomata umfassen hiernach drei Ordnungen, eine fossile, die die ältesten Wirbeltiere enthält, und zwei, die noch lebende Vertreter aufweisen.

I. Stufe als Unterklasse † **Palaeostraci** m.

Bilaterale Fische, deren Kopf und vorderer Teil der Rumpfregeion einheitlich gepanzert ist, deren Hinterleib plattig bis schnuppenartig skelettiert ist und z. T. eine Rückenflosse ausbildet. Die paarigen Gliedmaßen fehlen ganz, bei einigen sind die vorderen in Form gepanzerter Paddeln ausgebildet. Die Augen sind klein, seitlich gelegen oder bei Bodenformen dorsal zusammengedrückt. Mundteile unverknöchert, bei den ältesten Formen wohl vorstülzbar als Saugmund wie bei Amphibienlarven. Untersilur bis Oberdevon.

Die Palaeostraci zeigen in ihrer äußeren Erscheinung — wie ein Blick auf die folgenden Figuren lehrt — so auffallende Unterschiede, daß man über ihre engere Verwandtschaft in Zweifel kommen kann. Andererseits zeigen sich aber doch wieder Zwischenformen zwischen den sehr ungleichen Extremen, wie z. B. Tremataspis zwischen den Cyathaspiden und den Cephalaspiden, daß man ihre Verwandtschaft kaum bezweifeln kann. Wir werden kaum annehmen dürfen, daß die bisher bekannten Formen die Mannigfaltigkeit dieser ältesten Typen irgendwie erschöpfen, und eine Klärung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen erst von weiteren Funden erhoffen dürfen.

Die Skelettbildung umschließt bei den ältesten Formen alle Organe bis an den Mund und die Augen. Auch die Epiphyse ist bei diesen Formen durch einen dünnen, besonders skulpturierten Buckel des einheitlichen Rückenschildes abgeschlossen. Bei den jüngeren Formen, den Tremataspidi und Goniaspidi, ist eine Epiphyse wieder hergestellt. Dasselbe gilt auch von anderen Organen, so namentlich von einer vorderen unpaaren Riechplacode, den paarigen kleinen Ohröffnungen, die wohl

mit den sogenannten Spritzlöchern der Selachier zu identifizieren sind, einer vermutlich respiratorischen Öffnung über der Rantengrube des Gehirns (Fig. 19), und den seitlichen Kiemenöffnungen, die bei den ältesten Formen fehlen, bei den jüngeren aber ähnlich wie bei den Cyclostomen als Serien kleiner seitlicher Öffnungen erkennbar sind. Bei den Heterostraci glaubte ich früher für die Kiemen, von deren Stützen bogige Eindrücke bei *Palaeaspis* an der Innenfläche des Rückenschildes zu beobachten sind, seitliche Öffnungen unter der schmalen Seitenplatte annehmen zu sollen. Es scheint mir aber jetzt wahrscheinlicher, daß die Kiementaschen dieser Formen blinde seitliche Ausstülpungen des Oesophagus waren, und daß sie also ein Entwicklungsstadium repräsentierten, wie es bisher bei Wirbeltieren noch nicht beobachtet ist, wie es aber in der Embryonalanlage des Schlundes auch der höheren Wirbeltiere noch als Ausgangsstadium anzunehmen ist.

1. Hauptordnung † **Heterostraci** Lankester

Kaulquabbenförmige kleine Fische mit walzenrundem oder flachem „Cephalothorax“, aus großem Rückenschild, schmalen Seitenschildern und Bauchschild, mit seitlichen Augen, ohne äußere Kiemenlöcher, ohne paarige Gliedmaßen.

Typus *Palaeaspis*, ferner *Cyathaspis*, *Tolypaspis* aus dem mittleren baltischen Obersilur, *Pteraspis* aus dem unteren Devon. Diese gruppieren sich in zwei Unterordnungen.

Fig. 15. Rückenpanzer von *Palaeaspis* integer Kunth, aus dem schwedischen Obersilur. Vergrößert $\frac{3}{2}$.

Fig. 16. Dasselbe Panzerstück von *Tolypaspis* Schmidt Rohon. Obersilur von Oesel. Größe $\frac{3}{2}$.

1. Unterordnung †Palaeaspidi

mit einfachem, nicht gegliedertem, vorn abgestumpften, bei der ältesten Form (*Palaeaspis*) walzenrunden Vorderkörper, ohne Rostralbildung und ohne Rückenstachel, mit langen feinen Längsleisten auf den großen Panzerplatten (Fig. 15), die dann zu schuppenartigen Bezirken zerlegt werden (Fig. 16). Über der Epiphyse bildet die Schale einen hügeligen Bezirk.

Fig. 17. *Palaeaspis integer* Kunth sp. Rekonstruktion. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

2. Unterordnung †Pteraspidi.

Der Rückenpanzer abgeflacht und in 5 Felder zerlegt, vorn zu einem Rostrum verlängert, hinten in einen Rückenstachel ausgezogen. Skulptur-Längsstreifen sehr fein und durchlaufend. Schuppige Plättchen des Hinterleibes klein quadratisch. Im Unterdevon weit verbreitet.

Fig. 18. Rekonstruktion von *Pteraspis* aus dem untersten Devon von Nordeuropa. $\frac{1}{2}$ nat. Größe. *R* Rostrum, *E* Lage der Epiphyse, *St* Nackenstachel, *A* Auge, *M* Mund.

II. Ordnung †Goniaspidi.

Bodenfische mit flachem Vorderkörper, der in einen einheitlichen, oder in Platten oder Dornen zerlegten Panzer gehüllt ist. Dieser ist durch seitlich und rückwärts vorspringende Ecken charakterisiert. 4—5 paarige Kiemenlöcher an der Unterseite. Augen meist dorsal brillenartig zusammengedrückt. Vordere Gliedmaßen nur vereinzelt als gepanzerte dicke Paddeln ausgebildet. Rückenlinie mit Dachschuppen, Rückenflosse und Schwanzflosse öfters nachgewiesen. Hierher gehören die obersilurischen Tremataspiden (Fig. 19), die Cephalaspiden, die Ateleaspiden, die Psammosteiden, Drepanaspiden und die Thelodonten, deren Panzer in Dornen aufgelöst ist.

Bei den devonischen Cephalaspiden sind vordere Gliedmaßen als dicke, schuppenbedeckte Paddeln erkennbar (Fig. 21).

Die Goniaspiden bilden eine formenreiche Gruppe, die sich in vier Unterordnungen zerlegen läßt.

1. Unterordnung †Tremataspidi.

Rücken- und Brustpanzer flach und glatt. Augen dorsal brillenartig zusammengedrückt, mit zwischen ihnen gelegener Epiphyse, davor gelegener Riechplacode, dahinter gelegener Rautengrube, die wohl zum direkten Gasaustausch des Gehirns diente, paarigen kleinen Ohröffnungen. Die physiologische Bedeutung seitlicher Gruben ist noch nicht aufgeklärt. Auf der Unterseite kleine postorale Platten, dahinter ein großes Schild, vor demselben jederseits eine schräge Reihe von Kiemenlöchern. Hinterleib mit kleinen, rektangulären, schuppenähnlichen Hautplatten. Obersilur.

Fig. 19. Tremataspis Schrenki F. Schmidt aus dem Obersilur von Oesel. Dopp. Größe. Vorn median die unpaare Riechgrube, dahinter die Augen, zwischen ihnen in der Brücke das kleine Epiphyse Loch. Dahinter median die ovale respiratorische Rautengrube, dahinter beiderseits die feinen Ohröffnungen. Beiderseits am Rande zwei Gruben, die vielleicht zur Aufnahme von Tentakeln dienten. (Nach Jaekel.)

2. Unterordnung †Cephalaspidi.

Wie vorige, aber Rückenpanzer breit, mit Seitenrändern, die hinten eckig auslaufen („Cornua“), in einzelne kleine schuppenähnliche Bezirke gegliedert. Die Unterseite mit kleinen Plättchen vorn und zwei paarigen größeren dahinter. Vor denselben die Kiemenlöcher. Eine Rückenflosse. Schwanzende aufgebogen mit ventralem Flossenbesatz. Obersilur und Unterdevon.

Fig. 20. Rückenschild von *Thyestes verrucosus* F. Schmidt. Obersilur Oesel.
5-fache Vergrößerung, vergl. Erklärung zu Fig. 19.

Fig. 21. Rekonstruktion von *Cephalaspis Murchisoni* Ag. Unterdevon von England.
 $\frac{1}{2}$ nat. GröÙe.

3. Unterordnung †Drepanaspidi.

Ähnlich den vorigen, aber mit großen medialen Platten auf der Ober- und Unterseite des Kopfrumpspanzers. Öffnungen der Sinnesorgane unklar. Paarflossen fehlen. Unterdevon, Rheinland.

Hierher gehören wohl auch die Psammosteiden des russischen Devons, deren Vorderkörper bei einigen Formen in einen großen walzenrunden, bei anderen in einen flacheren Panzer gehüllt war, der auch die charakteristischen Seitenecken der Goniaspiden aufweist.

Fig. 22. *Drepanaspis gemündenensis* Schlüter. Unteres Devon, Rheinland (nach Traquair) $\frac{1}{4}$ nat. Größe.

4. Unterordnung †Thelodonti.

Vorderkörper verbreitert und seitlich in Hinterecken ausgezogen. Der Hinterleib fischförmig mit epicerker Endflosse. Die Haut mit einzelnen isolierten Dornen (*Lanarkia* im obersten Silur) oder mit breiteren eng gestellten, mit einem Sockel versehenen Dornschüppchen besetzt (*Thelodus*, *Coelolepis*).

Fig. 23. *Thelodus scoticus* Traquair. Oberstes Silur von Schottland (nach Traquair).

13. Ordnung † **Anaspidi** Traquair.

Die durch *Birkenia* und wahrscheinlich auch *Lasanius* im obersten Silur Schottlands repräsentierte Gruppe ist noch unvollständig bekannt und anscheinend von ihrem Beschreiber R. H. Traquair verkehrt gestellt, derart daß Rücken und Bauchseite miteinander vertauscht sind. So gestellt war die Stellung der Kiemenlöcher und die Lage der großen medialen Dornenplatten zu schwer verständlich.

Körper fischförmig mit (?) hypocerker Endflosse, mit walzenförmigem Vorderleib. Kopf mit skulpturierten Platten bedeckt. Augen seitlich. Kiemenlöcher jederseits in einer nach der ventralen Mittellinie konvergierenden Reihe. Rumpf und Hinterleib mit spindelförmigen Plättchen bedeckt.

Fig. 24. *Birkenia elegans* Traquair. Oberstes Silur, Schottland. Restauriert.
Vergrößert $\frac{3}{2}$.

Nebenordnung † **Pterichthyi**.

Die gewöhnlich mit den Coccosteiden und anderen panzertragenden Fischen des Devons als Placodermata vereinigten Asterolepiden oder Pterichthyer bilden einen der originellsten Wirbeltiertypen, dessen systematische Beurteilung daher auch die mannigfaltigsten Ansichten hervorrief. Es sind knöchern gepanzerte Malacostomen mit kleinem Kopf, brillenartig zusammengedrückten Augen, breitem gebißlosem Mundspalt, großem aus dorsalen seitlichen und ventralen Platten gebildeten Rumpfpanzer, an dessen Vorderrand seitliche Eckstacheln vortreten und z. T. zu beweglichen „Ruderorganen“ spezialisiert sind. Paarige Gliedmaßen fehlen; der Hinterleib ist mit eckigen Plättchen bedeckt, und mit unpaaren Flossen versehen. Kiemenlöcher fehlen. Wahrscheinlich lagen die Kiemen unter dem Kopfschild und öffneten sich in den Spalt des Skelettes vor dem Halspanzer. Der Hinterleib ist nicht, wie dies bisher dargestellt wurde, mit echten Deckschnppen, sondern mit breiten Plättchen bedeckt, die sich z. T. in einen steilen Dorn erhoben.

Der wesentliche Punkt in der Beurteilung dieses Typus war die Klarstellung, daß die sogenannten Ruderorgane nicht den „Armen“ bzw. vorderen Gliedmaßen anderer Wirbeltiere entsprechen, sondern den seitlichen Panzerecken der Goniaspiden homolog sind. Es sind also abgegliederte, passiv beweglich gewordene Seitenstacheln des Panzers.

An eine starke aktive Beweglichkeit, etwa zur Nahrungsaufnahme, ist dabei nicht zu denken. Durch die Abgliederung des Kopfpanzers von dem Rumpfpanzer entfernen sich die Pterichthyi von allen übrigen Palaeostraken und bilden dadurch einen Übergang zu den Coccosteiden unter den Hypostomen. Die gleichartige Gliederung ihres Bauchpanzers mit dem der Coccostei (Fig. 33) wäre als reine Analogie schwer verständlich.

Fig. 25. *Pterichthys Milleri* Ag. aus dem Mitteldevon von Schottland.
Restauriert in $\frac{2}{3}$ nat. Größe.

Hierhin gehören als weniger spezialisierte Formen die

Unterordnung †Acanthaspidi

mit großen, aber noch unbeweglichen Seitenstacheln, und die

Unterordnung †Asterolepidi

mit hohem Rumpfpanzer und beweglichen Seitenstacheln. *Pterichthys*, *Asterolepis*, *Microbrachium* und *Bothriolepis*, die in mittel- und oberdevonischen Schichten der nördlichen Hemisphäre verbreitet sind.

Unterklasse **Cyclostomata**, Rundmäuler.

(Marsipobranchia Joh. Müller, Monorhina Haeckel.)

Nackthäutige Malacostomen ohne paarige Flossen mit komprimiertem Ruderschwanz und wenig differenziertem medialen Flossensaum. Mund zum Saugen eingerichtet mit hornigen Lippen- und Zungenzähnen aber rückgebildeten Kiefern. Skelett bei den älteren Typen noch zusammenhängend verkalkt, dann mit prismatischer Kalkinkrustation, dann knorplig oder nur membranös. Kiemen bentelförmig, 6—14 seitliche runde Kiemenöffnungen, die bei endoparasitärer Lage des Vorderkörpers in eine hintere Öffnung zusammengezogen sein können (*Myxine*). Nasengrube einfach, dorsal, vor den Augen gelegen (*monorhin*), z. T. durch einen Gaumengang in die

Mundhöhle mündend (Hyperotreta), z. T. blind geschlossen (Hyperoartia). Die fossilen Formen lassen die Auffassung der Cyclostomen als Degenerationsreihe nicht im Zweifel.

1. Ordnung †Palaeospondyli.

Innenskelett verknöchert, am Mund mit fingerförmigen Fortsätzen versehen, dahinter mit verwachsenen kranialen Visceralbögen, Wirbelkörper gesondert, die oberen Bögen mit Dornfortsätzen versehen. Schwanz epicerk mit Flossenträgern in der niedrigen Schwanzflosse. Devon.

Fig. 26. *Palaeospondylus gunni* Traquair. Mitteldevon, Schottland.
 $\frac{3}{1}$ (nach Traquair).

2. Ordnung †Hypospondyli.

Skelett prismatisch inkrustiert, am Mundrande mit Lippenfortsätzen, mit drei Schädelregionen, deren vordere mit Mundbögen, deren hintere mit einer geringen Zahl — anscheinend vier — Kiemenbögen versehen ist. Wirbelkörper in paarigen Hypocentren verkalkt. Obere Bögen in paarige

Hälften zerlegt, die sechs (?) vorderen dem Kopf zugewandt. Dorsale und ventrale Flossensäume durch Flossenträger gestützt. Bisher nur eine Form, die ich als neue Gattung einführe (Fig. 27).

Fig. 27. *Hypospondylus bohemicus* n. g. n. sp. Gaskohle Nürschan, Böhmen.
 $\frac{3}{2}$. Rekonstruierte Seitenansicht.

3. Ordnung **Myxini**.

Die Nasengrube durch einen Gang mit der Mundhöhle verbunden („Hyperotreta“). Vier Paare von Mundtentakeln. Infolge parasitischer Einbohrung des Vorderkörpers in andere Fische sind die äußeren Kiemenlöcher in eine rückwärts geschobene Öffnung vereinigt, nach innen münden die Kiementaschen direkt in den Oesophagus. Augen rudimentär. Ohr mit einem Bogengang. Hierher die lebenden Gattungen *Myxine*, *Homea* (= *Bdellostoma*) und *Macrophthalmia*.

Fig. 28. *Myxine glutinosa*, lebend, Nordsee (nach Boulenger). *ulp* seitliche Öffnung der Schleimsäckchen, *v* After, *B* der Mund von unten gesehen.

4. Ordnung **Petromyzontes**, Lampreten, Neunaugen.

Aalförmig, z. T. ziemlich groß, mit geschlossener Nasengrube („Hyperoartia“), einem Kranz von Cirren am Mundrand und zahlreichen Hornzähnen im Mund und auf der Zunge. Sieben Kiemenöffnungen

Fig. 29. *Petromyzon marinus*, lebend. Atlantic. $\frac{1}{3}$ (nach Jordan u. Evermann).

jederseits. Innen jederseits ein gemeinsamer Kiemenkanal, der in die Ohrhöhle mündet. Mund mit zwei halbkreisförmigen Kanälen. Augen normal entwickelt.

Hierher die fast überall verbreitete Gattung *Petromyzon*.

Unterklasse **Leptocardia** Joh. Müller.

(Acrania Haeckel, Cephalochordata Boul.)

Kleine nackthäntige, fischförmige, marine Malacostomen ohne deutlich differenzierte Flossen, ohne paarige Augen und Ohren, ohne deutlich differenzierten Gehirnabschnitt des Rückenmarkes, ohne Wirbelbildung an der Chorda, ohne Herz, mit weichem, cirrenbesetztem Mund, mit metameren Urnieren und Genitalorganen, mit paarigen, einzeln nach den Seiten geöffneten Kiementaschen am Oesophagus, mit einfacher Leber am Darm, mit pulsierender ventraler Aorta, mit linksseitig gelegenem After. Außerdem ist vom Ectoderm ein Peribranchialraum gebildet, dessen Atrium die Urnieren- und Genitalkanäle aufnimmt und in einem hinteren Atrioporus geöffnet ist. Der definitive Mund ist nach von Vijhe nicht der der Wirbeltiere, sondern entspricht deren linker Ohrspalte. Die Chorda ist bis zur Spitze des Rostrums verlängert.

Fig. 30. *Branchiostoma (Amphioxus) lanceolatum* Pallas, lebend Mittelmeer.
 $\frac{2}{1}$ (nach Jordan u. Evermann).

Amphioxus bzw. die beiden Gattungen *Branchiostoma* (Costa) und *Asymmetron* (Andrews) sind unzweifelhaft die niederst organisierten Wirbeltiere und bieten in einer Menge von Organisationsverhältnissen äußerst einfache Zustände, die schon an sich für die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere von größter theoretischer Bedeutung sind. Die Metamerie ihrer Urnieren- und Genitalorgane knüpft noch an die episomatiden Vorfahren der Wirbeltiere an, die Ansbildung ihres Schlundes als Atemraum, die pulsierende Tätigkeit der ventralen Aorta sind vielleicht unmittelbar aus niederen Urzuständen hervorgegangen. Andere Verhältnisse können dagegen unmöglich primitiv sein. Die besonders im Jugendstadium stärker hervortretende Unsymmetrie der beiden Körperhälften, die spätere Verlagerung der Kiemen, des Mundes und Afters beweisen unmittelbar, daß die Vorfahren von *Amphioxus* lange Zeit unter ganz

absonderlichen Lebensverhältnissen existiert haben müssen. Die Unsymmetrie und die Verlagerung wichtiger Organe sprechen entschieden für eine Anheftung, die in der Sessilität der Tunicaten ihr Analogon fände. Durch eine Anheftung würde sich auch das Fehlen der paarigen Kopfsinnesorgane erklären und die geringe Entfaltung des Gehirns durch Verkümmern jener Sinnesorgane und der freien Mundfunktionen verständlich werden. Die alleinige Entwicklung einer Chorda und den Mangel von Ossifikationen kann ich ebenfalls nicht mehr als primitiv ansehen. Die Chorda ist mir ebenso nur ein ontogenetisches Hilfsmittel der Wirbelbildung wie der Knorpel für das sonstige Innenskelett. Ihre Existenz setzt demnach eine vorherige feste Skelettbildung voraus. Ihr Unterbleiben in der Ontogenie würde sich ebenfalls durch eine sessile oder parasitische Lebensweise am einfachsten erklären.

Auch die Neubildung des Peribranchialraumes, der an die entsprechenden Bildungen bei Tunicaten erinnert, ist mit einer freien, für die Stammformen der Wirbeltiere als einzig möglicher Weg zu höherer Entwicklung zu supponierenden, freien Bewegungsweise nicht in Einklang zu bringen. Daß die Chorda bis an die Spitze des Rostrums vorgewachsen ist, beweist, daß die bei allen Wirbeltieren seiner Ausdehnung nach vorn hinderliche Hypophyse umgangen sein muß, und ist also auch ein Beweis für die paramorphe Verlagerung der Kopforgane.

Die Bedeutung, die von zoologischer und anatomischer Seite *Amphioxus* in stammesgeschichtlicher Hinsicht beigemessen wurde, scheint hiernach, wie ich schon seit vielen Jahren betont habe, nicht gerechtfertigt. Erst hätte die Urgeschichte von *Amphioxus* in physiologischer Beziehung klarer gestellt werden müssen, ehe man die Niedrigkeit seiner Organisationsverhältnisse für primitiv erklärte; diese Vorbedingung ist aber in keiner Weise erfüllt worden. Die Beantwortung der diesbezüglichen Fragen kann nur dahin führen, daß die *Leptocardier* vor allem in vielen Verhältnissen auf niedrigste Stufen zurückgesunken sind, daß ihnen aber die Folgen einer paragenetischen Ausbildung ihrer Vorfahren überall in den Gliedern stecken.

Indem wir nun die *Leptocardier* als degenerierteste Malacostomen auffassen und sie stammesgeschichtlich durch cyclostomenartige Stadien von älteren normal gebauten bilateralen Vorfahren ableiten, schließen wir sie einerseits an die ältesten und niedersten Wirbeltiertypen an, und tragen andererseits ihrer Aberranz in vielen Organen Rechnung.

II. Klasse **Hypostomata** n. nom.

Fische mit plattigem oder dornigem Hautskelett oder nackter Haut, deren Mund an der Unterseite des Kopfes gelegen und mit Zahnbildungen versehen ist, die entweder Deckknochen sind oder frei dem Knorpel aufsitzen. Kiemen durch Bogen gestützt unter dem Kopf gelegen oder sekundär in die Halsregion gerückt, mit gemeinsamen oder gesonderten Kiemenpalten. Beide Gliedmaßenpaare wohl ausgebildet, die hinteren z. T. noch größer als die vorderen, mit knorpligem Innenskelett. Unpaare Flossen mannigfaltig ausgebildet. Schwanz epicerk. Gehirn und Sinnesorgane wohl entwickelt. Epiphyse verwachsen. Wirbelsäule normal gegliedert, aber mit persistierender Chorda. Innenskelett knorplig, z. T. zusammenhängend oder prismatisch verkalkt. Vom Devon bis jetzt.

Die Herkunft der Hypostomen, die durch ihren bezahnten, stets an der Unterseite gelegenen Mund und durch den Mangel echter Schuppen in erster Linie charakterisiert sind, ist noch unsicher. Sie können aus primitiven Malacostomen hervorgegangen sein, wobei nicht ganz ausgeschlossen ist, daß die Placodermata und die Selachier aus verschiedenen Formenkreisen der Malacostomen entstanden. Es ist aber auch möglich, daß die Hypostomen direkt von vierfüßigen Landwirbeltieren ausgegangen sind.

Die Zusammenfassung der hier vereinigten Fischtypen ist neu, scheint mir aber nach eingehenden über 20 Jahre zurückreichenden Forschungen stammesgeschichtlich noch am meisten gerechtfertigt zu sein. Über die systematische Bewertung des gegenseitigen Verhältnisses der einzelnen Gruppen kann man vollends verschiedener Meinung sein. Mir erscheint folgende Anordnung unseren tatsächlichen Kenntnissen und den praktischen Bedürfnissen eines „Systems“ am besten angepaßt.

1. Unterklasse Placodermata
 Ordnung Ptychostei
 „ Coccostei
2. Unterklasse Chondrostei Stöhr.
3. Unterklasse Placoidae Agassiz
 Ordnung Holocephala
 „ Selachia.

Unterklasse **Placodermata.**

Hypostomata mit dickem, knöchernem, plattig gegliedertem meist tuberkuliertem Kopf- und Halspanzer, dessen hinterer Ausschnitt zur Aufnahme der vorderen Paarflossen diente. Mund mit Kieferknochen, auf denen sich öfters stephanodonte Zähne ansbilden. Becken bisweilen wohl entwickelt. Kiemen unter dem Kopfskelett. Innenskelett knorplig, aber meist zusammenhängend oberflächlich verkalkt.

Die Besonderheiten ihrer Skelettbildung beruhen vor allem auf der festen Umhüllung des Kopfes und Halses durch echte Deckknochen, und auf der scharfen Sonderung dieser beiden Körperabschnitte. Diese ist nicht nur in diagnostischer Hinsicht bedeutsam gegenüber der zusammenhängenden Panzerung des Kopfes und Nackens bei den Palaeostraken, sondern auch stammesgeschichtlich wichtig, weil sich diese Sonderung einer Halsregion später bei den Fischen ganz verliert, und ihre Ausprägung bei so alten Fischformen auf eine frühere physiologische Selbständigkeit des Kopfes hinweist.

Die Gliederung des Kopfskelettes ist in ganz anderer Weise erfolgt als bei den Teleostomen und Tetrapoden. Im Schädeldach sind nur die Parietalia paarig, die übrigen medialen Schädeldachknochen unpaar. Das Occipitale superius ist besonders kräftig als Stützpunkt der Nackenmuskulatur, das Rostrum über Nase und Mund häufig weit verlängert.

Die Nasenlöcher sind klein, paarig unter dem Rostrum zusammengedrängt, wahrscheinlich noch mit der Mundhöhle in Verbindung. Die Bezeichnung ist stephanodont, d. h. auf eine Kerbung der Deckknochen beschränkt. In einigen Fällen sind diese Deckknochen zu einem Schneiderand zugeschärft (rhynchodont), in anderen sind sie als Kaulpolster spezialisiert.

Die Kiemen liegen in normaler Zahl d. h. vier zwischen gegliederten Knorpelbögen, unter der Schläfenregion des Kopfpanzers. Zur Beschreibung des diesbezüglichen Materiales bin ich leider noch nicht gekommen. Die Wasserausfuhr erfolgte wahrscheinlich einzeln aus den Kiemen durch einen Spalt, der beiderseits zwischen dem Kopfschild und dem Halspanzer nachweisbar ist. Ein eigentlicher Opercularapparat existiert noch nicht.

Die vorderen Gliedmaßen waren, soweit ich nach einem Coccosteiden urteilen kann, mit gegliederter, knorpeliger Hauptachse versehen und in diesem axialen Teile mit Schnuppen bedeckt. Eine tiefe, von hinten erfolgte Einbuchtung in den Halspanzer markiert aber überall die Stelle der vorderen Paarflossen. Dieser Halspanzer wird damit zum dermalen Schulterapparat, der aus einer größeren Zahl von Platten zusammen-

gesetzt und auf der Bauchseite weit nach hinten ausgedehnt ist. Die innere Beckenanlage, die sonst bei den Fischen größtenteils verkümmert ist, war hier z. T. noch groß und anscheinend an der Wirbelsäule angehängt. Diese starke Entwicklung des Beckens deutet darauf, daß bei den Vorfahren der Placodermen die hinteren Gliedmaßen eine stärkere Leistung ausübten. Da eine solche bei schwimmender Lebensweise ausgeschlossen ist, die hinteren Paarflossen auch bei Fischformen klein blieben, verkümmern oder weit nach vorn verschoben werden, so ist wohl als eine solche stärkere Funktion nur ein Tragen oder ein Schieben des Körpers d. h. eine tetrapode Bewegung desselben vorauszusetzen. Der Schwanz zeigt ventral eine innere Platte, die wohl als Stützpunkt einer Analflosse diente. Ein ventrales Caudalsegel und eine lange Dorsalis waren vorhanden, vermutlich davor auch eine kleine Nackenflosse hinter dem dorsale „Nuchale“, da dieses und eine innere Stützplatte die gleiche Ausbildung zeigen, wie die entsprechenden Teile von Holocephalen.

Fig. 31. Unterkieferast von *Pholidosteus Friedeli* Jaekel, aus dem Oberdevon von Wildungen. Außenseite. *Art* Das knorplig angelegte, perichondral verknöcherte Articulare. *Spl* Spleniale. *Ang* Angulare. (Nach Jaekel.) $\frac{2}{1}$.

Die morphologische und systematische Beurteilung der Placodermen war großen Schwankungen unterworfen. Zunächst wegen ihres Panzers für schildkrötenartige Wesen gehalten, wurden sie bald darauf als Fische erkannt, aber doch bis in die neueste Zeit sehr verschieden beurteilt. Meist mit den vorher besprochenen malacostomen Palaeostraken in engeren Konnex gebracht, wurden sie noch von A. Smith Woodward als nächste Verwandte der Dipnoer betrachtet, von Bashford Dean aber von allen übrigen Wirbeltieren abgesondert, weil ihm schien, daß sie eines Unterkiefers entbehrten. Diese Auffassung war irrig, wie der vorstehend abgebildete Unterkiefer beweist. Derselbe besitzt ein knorpliges, außen schwach verknöchertes Gelenkstück, das dem Meckelschen Knorpel bzw. dem Articulare anderer Wirbeltiere homolog ist. Unten und innen vorn sind diesem inneren Skelettstück, das das Kiefergelenk bildet, zwei Deckknochen angefügt, deren inneres vorderes als

Spleniale, deren hinteres dem Angulare verglichen werden kann. Der Besitz eines echten Unterkiefers befreit die Placodermen von dem Verdacht, in einem tieferen Gegensatz zu allen Wirbeltieren zu stehen. Ihre Fischnatur kommt nicht nur in ihrer äußeren Körperform, sondern auch in vielen Einzelheiten ihres Skelettbaues zum Ausdruck. Von ihrer Wirbelsäule verknöchern nur die oberen und unteren Bögen. Die unpaaren Flossen haben skelettierte Flossenträger, was bei Tetrapoden nie vorkommt, ihr Kiemenapparat weist normal entwickelte Kiemenbögen auf, ihre Epiphyse liegt in der Frontalregion. Ihre Lungen sind als sackförmige Schwimmblase ausgebildet. Das sind alles Eigenschaften, die wir bei anderen Wirbeltieren als den Fischen noch nicht kennen. Andererseits bilden sie innerhalb der Fische einen sehr eigenartigen Typus.

Die Mannigfaltigkeit der Formen bedarf noch weiterer Aufklärung. Zunächst lassen sich folgende Ordnungen einigermaßen sicherstellen.

† Ordnung **Ptychostei.**

Kleine, dünn und meist faltig skulpturierte Panzerfische mit gesondertem Kopfskelett, das dorsal und besonders in der Occipitalregion ziemlich lang ist, keine Rostralbildung aufweist und von den seitlich gelegenen Augenhöhlen unterbrochen ist. Wechselnde (bei den Coccostei fehlende) Platten in der Mitte des Kopfdaches.

† Unterordnung **Phlyctaenaspī**

mit zwei Paaren medialer Schädelplatten vor dem Supra-occipitale. Unterdevon.

† Unterordnung **Petalichthyi**

mit drei medialen Platten in der Mittelachse des Schädeldaches. Tremal-

Fig. 32. *Macropetalichthys prumiensis* Kayser. Mitteldevon. Eifel. $\frac{1}{3}$ nat. Größe.

kanäle durch Reihen von Sinnesgrübchen ersetzt. Macropetalichthys, Mesopetalichthys im Mitteldevon.

†Ordnung Coccostei.

Kopf ziemlich groß, Nasenlöcher unter dem Rostrum gelegen. Augen seitlich mit vierteiligem Scleroticalring. Unterkiefer mit großem zum Kauen benutzten Dentale, dem vomerale und palatinale Zahnplatten gegenüberstehen. Nacken mit einer großen Platte (Nuchale) bedeckt, die auf der Wirbelsäule reitet. Kehl-Brustpanzer aus vier seitlichen

Fig. 33. Brustpanzer von *Coccosteus decipiens* Ag. Mitteldevon. Schottland. Mit mehreren Paaren seitlicher und medialer Hautplatten. Etwas verkleinert. (Nach Jaekel.)

und zwei medianen Platten gebildet. 4 oder 5 Kiemenbögen unter der Wangenregion des Kopfes. Halspanzer mit vier seitlichen Platten, die jederseits eine Art von Schulterskelett bilden.

Hierhin gehören die z. T. sehr formenreichen, dem Mittel- und Oberdevon angehörigen Unterordnungen:

†Unterordnung Homostei.

Ziemlich stark anwachsende Formen mit flachem Schädeldach, dorsal gerichteten vom Seitenrand etwas abgerückten Augen und sehr langer Occipitalregion. *Homosteus* Assm. im Oberdevon. Nordeuropa.

†Unterordnung Coccostei.

Schädeldach mit seitlich gestellten Augen und mit mäßig langer

Occipitalregion. Halspanzer aus einem dorsalen Nuchale, vier Seitenplatten und zwei unteren Platten jederseits, oft mit seitlichem Eckstachel, zum Teil mit spitzer Rostralbildung. Gebiß aus einem kauenden Teil des Spleniale, des Vomer und der Palatina gebildet. Beckenanlage bisweilen noch ziemlich groß. Soweit bekannt, ist eine Dorsalflosse hinter dem Nuchale und eine Analflosse vorhanden. Der Schwanz ist lang, epicerk und mit einem durch Flossenträger gestützten Flossensaum versehen. Hierhin gehören zahlreiche Formenkreise im Mittel- und namentlich im Oberdevon. Der eine Fundort Wildungen bei Kassel hat allein mehr als 60 Arten geliefert, die sich auf 5 Familien verteilen. Die wichtigsten sind die Familien Coccosteidae, Dinichthyidae, Platyosteidae (inkl. Mylostoma), Leptosteidae, Auchenosteidae.

Fig. 34. *Coccosteus decipiens* Ag. Restaurierte Gesamtansicht. Mitteldevon. Schottland.

Fig. 35. *Pachyosteus bulla* Jkl.
Oberdevon von Wildungen. Schädeldach.
 $\frac{1}{2}$ nat. Größe. (Nach Jaekel.)

Fig. 36. *Rhinosteus Traquairi* Jkl.
Vorderansicht mit Nasen und Mund.
 $\frac{1}{2}$ nat. Größe. Restauriert.

3. Unterordnung †Heterostei m.

Große Formen mit breitem Schädel, kleinen seitlichen Augen und sehr verkürztem Halspanzer. *Heterosteus Assmus* im Oberdevon von Esthland bedarf noch sehr näherer Klärung.

Fig. 37. *Oxyosteus*, ein *Coccosteer* aus dem Oberdevon von Wildungen.
Seitenansicht des Panzers. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

Fig. 38. Gebiß von *Mylostoma variabilis* Newt. Unterkarbon. Ohio U. S. A. $\frac{1}{4}$.
(Nach Eastman).

II. Unterklasse **Chondrostei**, Störe.

Die bisher wegen ihres Knorpelskelettes zu den Ganoiden gestellten Störe schließen sich phylogenetisch im Devon unmittelbar an die Placodermen an. Auch ihre heute noch lebenden Formen lassen sich diesem Formenkreise am besten beordnen. Es sind normal geformte Schwimmer mit langem Kopf, actinal gebauten Paarflossen, epicerker Schwanzflosse, mit skulpturierten Plattenreihen in der Haut, mit zahnlosem Schneidegebiß, kleinem Kiemen- deckel, großem Schultergürtel mit ausgebreitetem, vorn eingebogenen dermalen Schulterskelett.

Die Störe schließen sich nicht nur in ihrem eigenartigen Platten- skelett an die Placodermen an, sondern auch in der Gliederung ihres Schultergürtels, der sich Platte für Platte auf den der Placodermen zurückführen läßt, ferner durch ihr Gebiß, das aus zugespitzten Deck- knochen der Mundbogenstücke besteht und durch die Gliederung ihres Schädeldaches, in dem wie bei Placodermen die unpaaren medialen Elemente überwiegen. Die Unterbringung ihrer Kiemen unter dem Kopfskelett ist wohl als primitiv aufzufassen, während sie in der Aus- bildung ihrer Schwimmblase, der actinalen Struktur ihrer Paarflossen

und einiger anderer Eigenschaften die Spezialisierungshöhe der Teleostomen erreichten. Demgegenüber bleiben sie in der epistatischen Erhaltung des Knorpels in ihrem Innenskelett, dem Mangel echter Schuppen, der Lage und Form ihres Mundes und dessen Bezahnung echte Hypostomen, entfernen sich aber von deren Mitgliedern durch die höhere Lage der Nasenlöcher, die hier nicht unter, sondern an der Seite des Rostrums gelegen sind. Die Pterygopodien der Placoiden fehlen. In zwei Beckenflossen eines devonischen Rhynchodonten ist aber die metapterygiale Skelettachse noch wesentlich stärker ausgebildet als bei den lebenden Stören. Im Schädel persistiert der Knorpel in weitem Umfange und läßt es nur zu einer schwachen Knochenbildung kommen. Während diese im hinteren Teil des Schädels noch dem Typus der Placodermen nahe steht, nimmt die knorpelige Ausbildung eines Rostrums größeren Umfang an, und läßt nur eine Verknöcherung in kleinen unregelmäßig gesonderten Bezirken zu. Vielleicht hängt mit dieser eigenartigen Rostralbildung, die bei den Polyodonten sehr spezialisiert ist, auch die gegenüber den anderen Hypostomen auffällige Verlagerung der Nasen zusammen.

Hierher gehören die devonischen Rhynchodonten, die bisher zu den Holocephalen gestellt wurden, aber im Gebiß und Schultergürtel eine typische Zwischenstellung zwischen Placodermen und jüngeren Stören einnehmen. Ferner gehört hierher als echter Stör *Chondrosteus* aus dem englischen Jura, aber meines Erachtens nicht *Belonorhynchus* und seine Verwandten, die von A. Smith Woodward ebenfalls hierher gerechnet wurden, dazu schließlich die jetzt verbreiteten z. T. recht groß gewordenen Nachkommen, die zumeist in Flüssen leben, *Acipenseriden* und *Polyodonten* oder *Löffelstöre*. Beide Typen weisen recht erhebliche Differenzen auf, so daß man sie wohl zum Range von Ordnungen erheben kann. Die Störe stellen nicht nur den älteren, sondern meines Erachtens auch den primitiven Typus dar. Die von Boulenger hervor-

Fig. 39. *Rhamphodus tetrodon* Jkl. Gebiß. Oberdevon von Wildungen. $\frac{1}{2}$. (Nach Jaekel.)
Pm obere praemaxillare, *Md* untere mandibulare Zahnplatte.

gehobene Annäherung der Polyodonten an den Typus der Selachier fasse ich lediglich als Degenerationserscheinung auf.

Hauptordnung **Sturii** Störe.

Rostrum zugespitzt, bei den lebenden unten mit Cirren versehen, Schädeldach geschlossen. Mund klein und vorstreckbar. Vor den Brustflossen ist eine Hautplatte (Spinale) zu einem Stachel umgeformt, der bei den lebenden beweglich eingelenkt ist. Haut mit Reihen isolierter gedornter Platten und kleineren unregelmäßigen Plättchen besetzt. Hierhin gehören die devonischen Rhynchodonten, wahrscheinlich ein triassischer Typus aus Spitzbergen, und die lebenden Acipenseriden.

Fig. 40. *Acipenser sturio* L. der Stör. Lebend. Südrußland. $\frac{1}{20}$. (Nach Nitsche.)

Nebenordnung **Polyodonti**, Löffelstöre.

Mit breitem löffelförmigem Rostrum ohne Cirren, mit großem Mund, rudimentärem Gebiß, unterbrochenem Schädeldach und stark reduziertem Hautskelett; Haut fast nackt. Brustflossenstacheln fehlen. Hierhin stelle ich die jurassischen Chondrosteiden und die lebenden Polyodonten mit *Polyodon* und *Psephurus*.

3. Unterklasse **Placoidea** Agassiz.

Hypostomata ohne äußere Kopfgrenze, ohne zusammenhängendes Plattenskelett, mit glatter oder dornenbesetzter Haut. Paarige Flossen stets vorhanden in normaler Stellung, die hinteren bei den Männchen immer mit den sogenannten Pterygopodien versehen. Unpaare Flossen meist wohl entwickelt, Flossen meist mit einem Saum von Hornfäden. Nasenkapseln getrennt, innen geschlossen. Oberkieferapparat zu einem Palatoquadratum verschmolzen. Dieses und die Mandibel mit Zahnplatten oder einzelnen Zähnen besetzt. 4—6 Kiemen mit äußeren Kiemenspalten. Schwimmblase fehlt. Spiralklappen im Enddarm.

Dieser die Holocephalen und Selachier umfassende Formenkreis deckt sich mit den Bezeichnungen Chondropterygier, Plagiostomen, Selachier und Elasmobranchier, soweit diese im weiteren Sinne gebraucht, d. h. auch auf die Holocephalen bezogen wurden. Da der Inhalt dieser Namen aber sehr wechselte und nun gegenüber den anderen Hypostomen keine spezifisch charakteristischen Eigenschaften betonte, glaubte ich, den

alten von Louis Agassiz gegebenen Namen Placoidei wieder aufnehmen zu sollen, wenn er auch keine besonders auffällige Eigenheit gegenüber den anderen Vertretern der Klasse hervorhebt.

Die Holocephalen stehen den Placodermen in vieler Beziehung nahe und dürften aus ihnen hervorgegangen sein. Ihr Gebiß, die Autostylie ihres Oberkiefers, die Zahl, Lage und Ausmündung ihrer Kiemen und viele andere Eigenschaften sind primitiv gegenüber den entsprechenden durch Dekadenz vereinfachten oder spezialisierten Verhältnissen der Selachier.

Hauptordnung **Holocephala**, Chimaeren.

Es sind zwar höchst wahrscheinlich alle bisher besprochenen Hypostomata „holocephal“ gewesen, insofern ihr Oberkieferapparat mit dem Schädel verwachsen war, aber da sich der darauf gegründete Name für diese Ordnung ganz fest eingebürgert hat, möchte ich ihn nicht aufgeben. Der Inhalt der Ordnung muß nicht unerheblich geändert werden. Einerseits gehören die bisher hierher gerechneten Rhynchodonten zweifellos zu den Chondrostei, wo sie nun hier ihren Platz gefunden haben. Andererseits sind verschiedene fossile Typen hier einzureihen, die früher zu den Selachiern gestellt wurden, und denen ich bisher eine Stellung zwischen beiden Ordnungen zugewiesen hatte, die Deltodonten und Cochliodonten. Soweit wir wissen, sind auch diese wie die jüngeren Chimären durch folgende Merkmale ausgezeichnet:

Definition: Bodenbewohnende Placoideen mit wenigen, nicht wechselnden „statodonten“, von innen nachwachsenden Zahnplatten, die aus Deckknochen der Kiefertile hervorgingen und wesentlich zum Zermahlen und Kauen von Weichtieren benutzt wurden. Ihr Palatoquadratum ist mit der Schädelkapsel fest verwachsen, nicht auf den Hyoidbogen gestützt. Kiemen hinter dem Kopf, in einen gemeinsamen Spalt ausmündend. Stachelbildungen am Kopf und auf dem Nacken. Die Wirbelsäule der Chimären zeigt ringförmige sekundär vermerkte Wirbelbildungen. Eine Analflosse fehlt, Schwanzflosse schwach ausgebildet. Die jüngeren Formen sind z. T. mit einem langen Rostrum versehen. Ihre Eikapseln, die sich seit dem Jura kaum verändert haben, sind mit einer auffällig gefalteten Seitenleiste versehen.

Vom Devon bis zur Gegenwart. Hauptverbreitung im Karbon.

† Unterordnung **Trachyacanthi** Jaekel.

Zahnplatten ohne spezialisierte Kaubuckel („tritoral areas“) mit gleichmäßiger Vasodentinstruktur („Palodentin“). Kopf ohne Rostralbildung, seitlich mit Stacheln und Platten bewehrt. Hierhin gehören

die Trachyacanthiden mit dreieckigen flachen Zahnplatten und Stacheln und Buckeln auf der Rückenseite und den Seitenflächen des Kopfes. Karbon und Perm (Fig. 41—45).

Fig. 41. *Menaspis armata* Ew. ob. Perm (Kupferschiefer) aus Thüringen, ein Vertreter der Trachyacanthiden. $\frac{2}{3}$.

Fig. 42. Obere und untere Gebißplatten von *Cochliodus contortus* Ag. Mariner Kohlenkalk, England. $\frac{1}{1}$.

Fig. 43. *Menaspis armata* Ewald. Kupferschiefer des Perm, Thüringen. Gebiß des Ober- und Unterkiefers. $\frac{2}{1}$.

Fig. 44. *Psammodus porosus* Ag.
Zahnplatten (kombiniert).
Kohlenkalk. England.

Fig. 45. Seitenstacheln eines Trachyacanthiden
(*Cladacanthus paradoxus* Ag.). Kohlenkalk, Ir-
land. (Nach Jaekel.)

Unterordnung Chimaeri.

Chimären im engeren Sinne mit strukturell differenzierten Kaulplatten, medialem Rostral- und Nackenstachel, öfters mit langem Rostrum versehen. Haut fast ganz nackt.

Hierhin gehören die jurassischen Myriacanthiden als Übergangstypus von Trachyacanthen zu Cyphodonten, mit mehreren Paaren muschelförmiger gewölbter Zahnplatten, großen medialen Stoßzähnen im Unterkiefer mit seitlichen Dütenplatten am Kopf. Rostral- und Nackenstachel. *Myriacanthus* und *Chimaeropsis*.

Weiter gehören hierher die durch starke Rostralbildung, langen Rostralstachel und große Ausbreitung der Pectorales ausgezeichneten Squalorajiden, sowie die bekannteren Familien der jüngeren mesozoischen, tertiären und lebenden Chimären, die durch zwei obere und ein unteres Paar von Zahnplatten, kleinen Rostralstachel, großen Nackenstachel und nackte Haut ausgezeichnet sind.

Fig. 46. Eikapsel von *Callorhynchus*. Lebend, ebenso schon in der Juraformation.

Fig. 47. Gebiß von *Ischyodus aelensis* (Qu)
Jura. Württemberg. $\frac{1}{2}$. (Nach Jaekel.)

Fig. 48.

Fig. 49.

Fig. 48—50. *Chimaera monstrosa*. Lebend, Atlantis. $50 \frac{1}{5}$ nat. Größe; 48 Unterkiefer $\frac{4}{3}$ mit den beiden Zahnplatten; 49 Brustflossenskelett.

Nebenordnung **Selachii** Cuv.

Placoidea, deren Zahnplatten in Einzelzähne zerlegt sind, die sich am Innenrande der Kiefer ersetzen und über den Kiefer rückend in der Regel die älteren verdrängen. Ihr Palatoquadratum ist nur lose mit dem Schädel verbunden und meist auf den Hyoidbogen gestützt. Kiemen ursprünglich von einem Kiemendeckel bedeckt, später direkt in

Spalten ausmündend, bei jüngeren degenerierten Typen auf 5 und 6 vermehrt, die letzte Kieme wird noch von einem 5, 6 oder 7 cm-Bogen gestützt. Stachelbildungen auf dorsale Flossenstacheln beschränkt, oder Dornen auf dem Schwanze zu Stacheln verlängert. Wirbelsäule vertebral gegliedert. Wirbelkörper mit intervertebralen Chordaresten, bei jüngeren Typen meist sanduhrförmig verkalkt. Haut meist mit rhombisch geordneten Dornen bedeckt, selten nackt oder mit Buckeln besetzt. Plattige Bildungen fehlen in der Haut vollständig, ebenso Knochenzellen in allen Skeletteilen, die meist mit prismatischen Kalkkörnern inkrustieren.

Vom Devon bis jetzt sehr verbreitet und formenreich.

Das Gebiß bildet auch für die fossilen Formen das beste Kennzeichen zur systematischen Gliederung, während die bisher für maßgebend gehaltene Körperform sich mehrfach konvergent wiederholt. Es gibt nicht weniger als vier verschiedene Rochentypen, die selbständig durch Anpassung an das Bodenleben entstanden.

†1. Unterordnung Statodonti m.

Plumpe, z. T. rochenförmige Bodenbewohner mit Kaugebiß, dessen Zähne z. T. noch nicht in regelmäßige Längsreihen auf den Kiefern geordnet sind. Die meist plattigen, aus Vasodentin gebildeten Zähne vermehren sich an der Innenfläche des Kiefers, fallen aber an deren Außenrand nicht aus, sodaß sie zeitlebens perennieren, d. h. statodont sind. Karbon und Perm.

Fig. 51. Bezahlungsform von *Psephodus magnus* Ag. aus dem englischen Karbon. Restauriert. Links die Symphyse mit den kleinen Vorderzähnen, rechts großen hinteren Kauzähnen. $\frac{2}{3}$.

Fig. 52. Medianschnitt durch das Gebiß von *Janassa* aus dem Perm. Die älteren kleineren Zähne dienen den jüngeren, größer nachgewachsenen als Unterlage. (Nach Jaekel.)

Hierhin gehören die Formen, die einen allmählichen Übergang von den Gebißformen der ältesten Holocephalen zu der typischen „lyodonten“ Bezahnung der jüngeren Selachier darbieten. Bei dem beistehend abgebildeten Psephodus ist der Hauptkauzahn noch über die ganze Breite des Kiefers ausgedehnt und wächst an dessen Innenrand dauernd nach, während die übrige Kaufläche in Einzelzähne zerlegt ist. Bei anderen reguliert sich die Gebißform derart, daß alle Zähne ersetzt werden und in Quer- und Längsreihen geordnet sind (Fig. 57). In einem Formenkreise spezialisiert sich der Ersatz ohne gleichzeitigen Zahnwechsel zu der sonderbarsten Gebißform, die wohl je existiert hat, indem die Zähne in der Symphysenreihe bei schnellem Ersatz aufeinander geschoben in spiraler Drehung aus dem Unterkiefer herausrücken (Edestidae).

Fig. 53. Zähne eines Petalodonten, Polyrhizodus, die vermutlich alle zu einer Gebißform gehören. Kohlenkalk, Irland. $\frac{2}{3}$.

2. Unterordnung Cestracionti.

Plumpe haiförmige Bodenbewohner ohne Rostrum, deren bohnenförmige meist bergig gekerbte Zähne in regelmäßige Quer- und Längs-

Fig. 54. Skelett von Polyacrodus aus dem Lias. Restauriert. (Nach Jaekel.)

Fig. 55. Heterodontus (= Cestracion) Philippi, Südsee.

reihen geordnet sind und am Außenrande ausfallen. Das Palatoquadratum ist in ganzer Länge mit der Schädelkapsel verbunden. An-

scheinend sind 2 Dorsalflossen mit Flossenstacheln und eine Analflosse typisch. Karbon bis jetzt.

Hierher gehören namentlich folgende besonders im Mesozoicum verbreiteten Formenkreise. Familie Orodontidae Karbon, Acrodon-

Fig. 56. *Bdellodus bollensis* Quenstedt. Unterkiefer-Gebiß. Ober-Lias. Württemberg. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

tidae, Perm bis Jura, Hybodontidae Carbon bis Kreide, Cestraciontidae Jura bis jetzt. Ferner die Ptychodontidae der Kreide mit ihrem breiteren Mahlgebiß und ihren sonderbar skulpturierten Zähnen.

3. Unterordnung Centrobati Jkl.

Rochenförmige Nachkommen der Cestracioniden ohne Rostrium, mit Stacheln auf dem peitschenförmigen Schwanz. Ihre sehr ausgebreiteten Brustflossen stoßen vor dem Kopf zusammen. Ihre Zähne sind aus Vasodentin.

Fig. 57. Gebißformen der Centrobatiden, *A* *Rhombodus* aus der obersten Kreide, *B* embryonale Bezahnung von *Myliobatis aquila*, *C* *Zygobatis* (Rhinoptera), *D* *Myliobatis*, *E* *Aetobatis narinari*.

Hierhin gehören die in der oberen Kreide einsetzenden Familien der Trygoniden und Myliobatiden, denen sich als Nachkommen der letzteren, die riesigen im Gebiß degenerierten Ceratopteriden anschließen. (Fig. 57 bis 59.)

Fig. 58. *Aetobatis narinari*. Lebend. (Nach Jordan u. Evermann.)

Fig. 59. Der vordere Zusammenschluß der Brustflossen, *a* bei Trygon, *b* bei Myliobatis. (Nach Jaekel.)

den Pterygopodien der Bauchflossen entsprechende metapterygiale Längsachsen und durch einen mehrkränzigen Skleroticalring. Bei den karbonischen und permischen Pleuracanthiden sind die Vorderflossen archipterygial, d. h. mit vorderen und hinteren Nebenstrahlen an einer Hauptachse, ein Kiemendeckel bedeckte die Kiemen, am Hinterkopf saß ein zweiseitig gedornter Stachel auf.

Fig. 62. *Chlamydoselache anguineus*. Lebend, Pacific. $\frac{1}{8}$ nat. Größe.

5. Unterordnung Rhinae.

Rochenförmige Bodenfische mit ausgebreiteten, aber nicht mit dem Kopf verwachsenen Schulterflossen, ohne Rostrum, mit einer äußeren Zahnschuppe auf einwärts ausgebreiteter Wurzel. Ohne Analflosse. Rückenflossen auf dem Schwanz, der mit steifer Endflosse versehen ist. Seit dem oberen Jura kaum verändert. *Rhina* (*Squatina*, Meerengel) bis zur Gegenwart.

Fig. 63. *Rhina squatina*, lebend, Nordsee. Nach der Natur gezeichnet. $\frac{1}{20}$.

6. Unterordnung Notidani.

Spindelförmige Haie mit 6 oder 7 Kiemenspalten vor den Schulterflossen, schwacher Rostralbildung, mit einer Rücken- und Analflosse. Zähne mehrspitzig, im Unterkiefer schneidend. Wirbelsäule schwach verkalkt.

Hierhin gehören zahlreiche fossile Formen seit dem Jura und die lebenden Gattungen *Hexanchus*, *Notorhynchus* (*Heptanchus*, *Notidannus*).

Fig. 64. Kiemengerüst von Notorhynchus (Heptanchus) von oben gesehen.
(Nach Gegenbaur.)

Fig. 65. Gebiß der rechten Kieferäste von Notorhynchus (Heptanchus) cinereus;
aus dem Atlantischen Ozean.

Fig. 66. Notorhynchus (Heptanchus, Notidanus) maculatus. Lebend. Pacific.

7. Unterordnung Spinacidi.

Spindelförmige Haie mit einfachem Rostrum, 5 Kiemenspalten, 2 Dorsales, die meist mit Flossenstacheln besetzt sind, ohne Analflosse. Gebiß mannigfaltig, im Unterkiefer schneidend, Zähne meist einspitzig.

Hierhin gehören die Spinacidae mit *Squalus acanthias*, die Echinorhinidae mit eigenartigen Stachelplättchen auf dem Rücken und mehrspitzigen Zähnen und die Pristiophoridae mit langem Rostrum, dessen Seitenränder mit verschieden großen Hautzähnen besetzt sind.

Fig. 67. Schädel des lebenden *Pristiophorus cirratus*. (Nach Jaekel.) Südsee.

8. Unterordnung Trirostri.

Haiförmig mit 5 Kiemenspalten, dreiteiligem Rostralknorpel. 2 Dorsales ohne Stacheln, Anals vorhanden, Schwanzflosse meist spezialisiert. Zähne mit scharfer innen aufragender Hauptspitze. Hoch entwickelte Raubfische. Jura bis jetzt. Familie Scyllidae, Scylliolamnidae, Lamnidae, Carcharidae, Mustelidae.

Diese durch ihre dreiteilige Rostralbildung charakterisierte Gruppe umfaßt die gegenwärtig sehr formenreichen typischen Haie, unter denen die Scylliden den ältesten, seit dem Jura bekannten Typus bilden. Ihr

Fig. 68. *Selache maxima*. Lebend, Cuv. Atlantik. $\frac{1}{120}$ nat. Größe.
(Nach einem Exempl. des Brit. Mus.) Arktische Meere.

Fig. 69. *Ginglymostoma cirratum* gm. L. sp. Lebend. $\frac{1}{6}$ nat. Größe. Atlantic.

unteres Schwanzsegel ist noch schwach, während es in den höher entwickelten Formen der Lamniden und Carchariden dem oberen Schwanzende gleichförmig wird (Fig. 68). Einen bemerkenswerten Typus bildet unter den Carchariden der Hammerhai (Fig. 70) mit seinem sonderbar verbreiterten Kopf.

Fig. 70. *Carcharias glaucus*, der Blauhai. Etwa $\frac{1}{30}$. (Nach Müller u. Henle.)

Fig. 71. Kopf des Hammerhai *Zygaena malleus* im Jugendstadium (A) und im erwachsenen Zustand (B). (Nach Boulenger.) Südliche Meere.

9. Unterordnung Rhinoraji Jkl.

Rochen mit 5 ventral gelegenen Kiemenlöchern mit weit ausgebreiteten, vorn durch ein löffelförmiges Rostrum getrennten Brustflossen; Zähne klein pulpodentinös, zweiwurzelig. 2 Rückenflossen auf dem Schwanz, keine Anale, Schwanzflosse anfangs wohl entwickelt, später oft rückgebildet. Oberer Jura bis jetzt.

Familie Rhinobatidae, Pristidae, Torpedinidae, Rajidae, Cyclobaedait.

Fig. 72. Belemnobatis, ein Rhinobatide mit Flossenstacheln an den kaudalen Rückenflossen. Aus dem oberen Jura von Cirin. (Nach Thiollière.)

Fig. 73. Skelett von Torpedo, deren Schulterflossen durch die elektrischen Organe weit auseinandergedrängt sind. (Nach Jaekel.)

Fig. 74. Die Schwimmbewegung einer lebenden Raja. Unter der wellig bewegten Brustflosse die 5 Kiemenspalten, an den Beckenflossen vorn der Lauffinger, hinten die genitalen Pterygopodien.

III. Stufe. Klasse **Teleostomata** Cope.

Die Teleostomata, unter denen Edward Cope die Ganoiden und Teleostier zusammenfaßte, sind wohl begründet durch den phylogenetischen Zusammenhang der genannten Abteilungen, deren Verwandtschaft schon in dem System Joh. Müllers hervortritt. Nicht nur die terminale Lage des Mundes, die ihren Namen veranlaßt hat, sondern eine ganze Summe anderer Eigenschaften unterscheidet diese Klasse von den vorher genannten Malacostomen und Hypostomen. In erster Linie scheint mir die Form typischer Schnuppen bemerkenswert, die mit ihrem Hinterrand wie die Ziegel eines Daches die beiden folgenden Schnuppen flach überlagern, mit denen sie in rhombischer Stellung ihrer Zentren alternieren. Dann ist ihre Verknöcherung in viel höherer Weise spezialisiert als bei den übrigen Fischen, aber die starken Wandlungen, die sie in der Phylogenie der verschiedenen Gruppen erfährt, schränken die systematische Verwertung dieses Momentes für die ganze Klasse erheblich ein. In einem Punkte aber liefert diese höhere Spezialisierung des Skelettes ein wichtiges Merkmal, nämlich in der acrodonten Bezahnung der Kieferknochen. Außerdem kommt es bei den Teleostomen zwar vielfach zu einer teilweisen miogenetischen Persistenz des Knorpels, aber niemals zu dessen eigenartigen Kalkinkrustationen, wie sie bei Cyclostomen und vor allem bei Selachiern auftraten. Wir müssen aber im Auge behalten, daß echte Verknöcherung sich sowohl bei älteren Malacostomen (z. B. *Cephalaspis*, *Pterichthys*) wie auch bei Hypostomen (*Placodermi*) fand, und daß sich ein knöchernes Innenskelett auch nicht erst später bei den Teleostiern entwickelte, sondern bereits bei devonischen Ganoiden vorhanden war, daß es vielmehr bei diesen mit der Zunahme ihrer Hautpanzerung verloren ging und dadurch einer Persistenz des Knorpels vielfach Platz machte.

Vier Kiemen sind von fünf Kiemenbögen gestützt und von einem Apparat beweglicher Kiemendeckel geschützt, die den Raum hinter und unter dem Kopf einnehmen. Dieses Verhältnis ist fest konsolidiert,

während bei älteren Typen die Kiemen aus dieser primären Lage in die Halsregion verschoben und dort in ihrer Zahl bisweilen erheblich vermehrt sind. In diesen und anderen Punkten besteht also keine direkte Beziehung der Teleostomen zu den älteren Fischtypen. Das spricht für eine selbständige Entstehung der Teleostomen aus Lauttieren, ebenso wie die Gliederung des Schädelskelettes, die vielmehr der der ältesten Tetrapoden als der der Placodermen ähnelt. Von einer engeren Homologie einzelner Elemente wird aber auch hier keine Rede sein können. Dagegen spricht nicht nur die Schwierigkeit, eine Homologie der einzelnen Elemente durchzuführen, sondern vor allem die diesbezügliche Verschiedenheit der ältesten Teleostomen-Typen untereinander.

Die Dipnoer sind wegen der lungenartigen Ausbildung ihrer Schwimmblase und wegen des axialen Baues ihrer Paarflossen zunächst für eine ganz eigenartige Gruppe von Fischen gehalten, ja sogar zwischen Fische und Tetrapoden als Übergangstypus gestellt worden. Diese Auffassung kann man jetzt, nachdem wir deren ältere Vorfahren kennen, und die Organisation der Ganoiden zum Vergleich heranziehen können, unbedenklich aufgeben. Die ältesten Dipnoer sind von primitivsten rundschuppigen Ganoiden kaum zu trennen, sie haben sich aber von diesen schnell selbständig abgezweigt und deren primitive Organisation in vielen Punkten bis zur Gegenwart erhalten. Eigenartig bleibt von Anfang an ihre breite Gaumenbezahnung, wenn auch typische Kiefferrandzähne älteren Dipnoern nicht fremd sind. In ihrer gesamten Organisation sind sie allerdings seit devonischer Zeit, wie zuerst L. Dollo zeigte, unter ihren Ganoidenzustand heruntergesunken. Wenn wir alles berücksichtigen, können wir nicht umhin, die Dipnoer in engsten Konnex mit den älteren rundschuppigen Ganoiden zu bringen, zumal auch deren älteste Typen wohl als Lungenfische im physiologischen Sinne aufzufassen sind.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bezüglich der sehr alten Gruppe der Acanthodier, die schon im Obersilur erscheinen, dort noch ganoidenartig aussehen und dann im Laufe des Paläozoikums in verschiedenen Punkten nahezu bis zur Organisationsstufe der Selachier degenerieren. Für sie ist ein unmittelbarer oder auch nur allgemeiner Anschluß an älteste Ganoiden historisch nicht mehr nachweisbar, immerhin führt uns die ganze Tendenz ihrer Entwicklung rückwärts zu Ganoiden und zu keinem anderen Typus der bisher bekannten Fische. So scheint es richtig, sie den Teleostomen einzuordnen, ihnen aber innerhalb dieser Klasse eine selbständige Nebenstellung anzuweisen. Sie mögen sich von unbekannten Ahnen der Teleostomen abgezweigt haben, so daß wir sie als primitive Nebenordnung einer präsumierten ersten Hauptordnung ansehen können. Bei jeder anderen Gliederung hätte man bei der

fehlenden Raamtiefe des alten Systems die Acanthodier den übrigen Teleostomen als gleichwertige Unterklasse gegenüberstellen müssen.

Die systematische Einteilung der typischen Teleostomen in Ganoiden und Teleostier ist manchen Bedenken begegnet, die z. T. auf noch unüberwindlichen Schwierigkeiten fußen. Verschiedene innere Merkmale, die man zur Trennung der lebenden Ganoiden und Teleostier verwandte, sind nicht nur stammesgeschichtlich an den fossilen gar nicht zu kontrollieren, sondern auch innerhalb der lebenden Formen nicht mehr durchführbar. Die spezifische Gliederung des Skelettbaues aber, die sich überall als der sicherste und allein branchbare Boden systematischer Gliederungen der Wirbeltiere erwiesen hat, läßt uns hier leider auch noch vielfach im Stich. Der Umstand, daß die Erhaltung der Gesamtform der fossilen Fischskelette deren ungefähre Vergleichung mit anderen und lebenden in der Regel leicht ermöglichte, und dadurch ihrer geologischen Verwendung als Leitfossilien Genüge leistete, hatte zur Folge, daß wir uns nur die Einzelheiten ihres Skelettbaues, namentlich ihrer Schädelanatomie, noch sehr wenig bekümmert haben. Einige Autoren, wie namentlich R. H. Traquair, O. M. Reis und A. Smith-Woodward haben in ihren Beschreibungen fossiler Fische einen Anfang damit gemacht, aber von einer befriedigenden Kenntnis kann nur erst bei sehr wenigen Formen gesprochen werden. So fehlt nun zumeist eine solide Grundlage für phylogenetische Konstruktionen. Dazu kommt die fast unübersehbare Menge lebender Teleostier, die fast 95% aller lebenden Fische ausmachen und sich seit der oberen Kreide bei der Eroberung des tieferen Meeres teilweise zu höchst absonderlichen Gestalten spezialisiert haben.

Verschiedene Faktoren komplizieren das Verhältnis der Ganoiden zu den Teleostiern. Daß die letzteren aus den ersteren hervorgingen, ist wohl niemandem mehr zweifelhaft, und daß die Rückbildung des Hautskelettes sowie die gleichzeitige Kräftigung des Innenskelettes für den Paläontologen das wesentliche Moment in diesem Umbildungsprozeß bedeutet, dürfte auch kaum zweifelhaft sein. Die Frage ist nur, ob dieser Übergang von Ganoiden zu Teleostiern nur an einer oder an mehreren Stellen erfolgte. Naturgemäß würden die letzteren nur dann eine phyletisch-systematische Einheit bilden, wenn der Übergang nur in einem Formenkreise erfolgte. Daß dieser Formenkreis Familien und vielleicht sogar eine ganze Ordnung umfassen könnte, würde die übliche Fassung des Begriffes monophyletischer Einheiten nicht alterieren, denn eine „Phyle“ läßt sich systematisch etwa als Ordnung auffassen. Gehen wir nun die Ordnungen der „Ganoiden“ durch, so kann von diesen wohl nur die Ordnung der actinopteren Eckschopper als Ausgangspunkt der Teleostier in Betracht kommen.

Die miogenetische Reduktion des Schuppenpanzers auf die ältere und einfachere Form dünner Rundschuppen ist anscheinend selbständig an mehreren Stellen erfolgt, ich erinnere an die Familie der Amiaden, Belonorhynchiden, an die Eugnathiden, Caturiden und an die Pholidophoriden und deren Beziehung zu den Oligopleuriden.

Nun scheint indes, daß sowohl die Belonorhynchiden wie auch die Amiaden ohne weitere Nachkommenschaft ausstarben, und daß es keine erheblichen Schwierigkeiten bereitet, ihre Formenreihen bei den Ganoiden zu belassen, obwohl sich ihre letzten Endglieder in der Richtung der Teleostier vom Typus der Ganoiden entfernten. Dann bleibt aber nur ein verhältnismäßig enger Kreis übrig, aus dem die ältesten Malacopterygier hervorgingen; es sind das die Familien der Pholidophoriden, Caturiden, Eugnathiden und Oligopleuriden, die mit der Rückbildung des Ganoidenpanzers die Verknöcherung der Wirbelsäule verbanden. Bei dieser Sachlage scheint mir aber die Aufrechterhaltung der alten Abteilungen der Teleostier als Unterklasse der Teleostomata gerechtfertigt.

Die bisherigen phylogenetischen Grundlagen der Entwicklung der Teleostomen würden dann etwa in folgendem System einen kurzen Ausdruck finden:

Klasse **Teleostomata** Cope.

I. Vorstufe. Unterklasse **Proostea** m.

Nebenordnung **Acanthodi**.

II. Hauptstufe. Unterklasse **Holostea** m.

(Vorphase **Crossopterygii** Huxley.)

1. Hauptordnung Cyclolepidi	Nebenordnung 1α Dipnoi
	„ 1β Coelacanthi
	„ 1γ Onychodonti
2. „ Osteolepidi	„ 2α Polypteri
(Hauptphase Actinopterygii Smith-Woodward.)	
3. Hauptordnung Heterocerci	Nebenordnung 3α Pycnodonti
	„ 3β Belonorhynchi
4. „ Lepidoti	„ 4α Aspidorhynchi
	„ 4β Lepidostei
5. „ Amii	„ 4γ Belonorhynchi

III. Oberstufe. Unterklasse **Teleostea** Joh. Müller.

1. Hauptordnung Malacopteri	Nebenordnung Ostariophysi
	„ Symbranchii
	„ Apodes

2. Hauptordnung	Haplomi	Nebenordnung	2 α Heteromi
		"	2 β Catosteomi
		"	2 γ Percesoci
3.	"	Acanthopterygii	3 α Opisthomi
		"	3 β Pediculati
		"	3 γ Plectognathi

Bei vorstehenden Gesichtspunkten ergibt sich folgende Definition der Teleostomen:

Fische mit echten dachziegelartig übergreifenden Schuppen, mit vorstündigem Mund, mit acrodonten Zähnen auf den Deckknochen der Kiefer. Innenskelett meist verknöchert. 4 Kiemen zwischen 5 Kiemenbögen, von einem Apparat von Kiemendeckeln bedeckt, unter diesen einzeln geöffnet. Beide Paarflossen meist wohl entwickelt, die hinteren öfters nach vorn verschoben oder rückgebildet. Flossenskelett ursprünglich mehr axial, später ganz actinal gebaut. Schädeldachknochen wohl gesondert, in der Regel paarig.

Vorstufe. Unterklasse **Proostea** m.

Die Acanthodier, die bisher den einzigen Bestandteil dieser Stufe bilden, lassen sich den höher organisierten Ganoiden nicht unterordnen. Ihre Organisation weicht fast in allen Verhältnissen nicht unwesentlich von der der höheren Teleostomen ab und steht namentlich auch in dem Mangel von Knochenzellen auf der tiefsten Stufe der Teleostomen. Darauf wurde ihr Name „Proostea“ basiert. Innerhalb einer solchen ersten oder Vorstufe erscheinen aber die Acanthodier nicht als primitiver Typus, von dem etwa die Ganoiden abgeleitet werden könnten, sondern als ein aberranter Seitenzweig, der auch in der Folge durch Degeneration so tief unter die Organisationsstufe der Klasse heruntersank, daß es nicht wunderbar ist, daß einzelne Autoren auf Grund des Studiums dieser letzten Dekadenten die ganze Ordnung mit den niedriger organisierten Selachiern in systematische Beziehung bringen wollten.

Die älteren Formen erweisen sich aber deutlich als ganoidenähnliche Teleostomen, vor allem durch ihr gesamtes Hautskelett und ihre Flossenbildung. In letzterer erreichten sie sogar schnell eine höhere Stufe als die älteren Ganoiden.

Bei dieser abseitigen Spezialisierung der Acanthodier ist es kaum möglich, die Vorstufe, aus der sie stammen, näher zu präzisieren, aber einige Organisationsverhältnisse möchte ich doch unter diesem Gesichtspunkt hervorheben.

Die paarigen Gliedmaßen sind als Flossen wohl ausgebildet. Bei einem Typus kommen aber seriale paarige Anhänge vor, die zwar nur durch ihr stachelartiges Dermal skelett den Paarflossen näherücken, aber doch als Rudimente bzw. epistatische Rückschläge zu der Anlage einer größeren Zahl metamerer Gliedmaßen aufgefaßt werden könnten. Der innere Schultergürtel von *Acanthodes* weist eine vierteilige Zusammensetzung auf, deren Teile man entsprechend denen der Tetrapoden als Suprascapulare, Scapulare, Coracoid und Praecoracoid bezeichnen kann. Die Form und manche Besonderheit dieser Teile erinnert durchaus an die primitiven Formen des Tetrapoden-Schultergürtels. Da der innere Schultergürtel bei den übrigen Fischen ganz andere Wege der Differenzierung einschlägt, ist die tetrapodenartige Ausbildung desselben bei

Fig. 75. Mundskelett von *Acanthodes Bronni* Goldfuß aus dem unteren Perm von Lebach b. Saarbrücken. Nat. Größe. (Nach Jaekel.) *a—d* die vier Stücke des primären Mundbogens, *G* das Gelenk an der Postorbitalecke, *Ntr* Nervenloch, *a₁* die primäre Unterlage des Maxillare und des Palatinums anderer Wirbeltiere, *Sp* ein rudimentäres Spleniale.

einem so niedrigen Teleostomentypus nicht zu unterschätzen. Zu einer planmäßigen histologischen Untersuchung des Skelettbaues der *Acanthodier* bin ich leider noch nicht gekommen und wage deshalb auch darüber noch kein Urteil abzugeben, ob der Mangel echter Knochenkörperchen bei den jüngsten *Acanthodiern* als primär anzusehen ist. Beachtenswert ist jedenfalls, daß bei den älteren Formen ein Hautskelett wohl entwickelt ist, auch die Schuppen wirkliche Deckschuppen sind, während sie später zu rhomboidischen Kleinschuppen reduziert sind. Die Mundbogenteile zeigen noch eine sehr primitive Ausbildung und namentlich eine vierteilige Gliederung des Mundbogens (Fig. 75), die den sekundären Charakter des sogenannten Palatoquadratum dokumentiert.

Nebenordnung **Acanthodi.**

Mäßig große kleinschnppige Teleostomen mit epicerkem Schwanz, langen, in der Regel längsgefurchten, Stacheln vor den Rumpfflossen, mit weiter Mundspalte, vierteiligem Mundbogen, teilweise mit acrodonten oder stephanodonten Zähnen, meist unbezahnt. Augen mit vierteiligem Scleroticalring, sonstige Deckknochen schwach entwickelt, bei den jüngeren Formen meist rückgebildet. Innerer Schultergürtel vierteilig, tetrapodenartig geformt. Zwei Seitenlinien am Rumpf, z. T. mit dorsalen Kommissuren.

Die meisten Eigenschaften dieser kleinen, aber sehr eigenartigen Gruppe ältester Fischtypen waren in degenerativer Wandlung begriffen, so daß sie kaum in eine feste Definition zu fassen sind. Die ältesten Acanthodier stehen alten Ganoiden relativ nahe, die jüngeren degenerieren so, daß sie schließlich in manchen Punkten Selachiern ähnlich werden. Die älteren sind Rundschnpper, die jüngeren Kleinschnpper. Bei älteren Formen mit echten Deckknochen finden sich auch acrodonte Zähne.

1. Unterordnung **Diplacanthi.**

2 Dorsalflossen. Schnppen relativ groß, gerundet, übergreifend. Stacheln vor allen Rumpfflossen. Schädeldeckknochen wohl entwickelt, zahlreich. Kiemenregion und Schultergürtel z. T. mit Deckknochen, z. T. stachelartige Bildungen an der Bauchseite in biserialer metamerer Anordnung. Obersilnr bis Devon. Fam. Ischnacanthidae, Diplacanthidae.

Fig. 76. *Diplacanthus striatus* Agassiz. Mitteldevon von Schottland. Nat. Größe.
(Nach Traquair.)

2. Unterordnung **Acanthodi.**

1 Dorsalflosse. Dermal skelett am Kopf und Schultergürtel größtenteils rückgebildet. Hierher gehören die Acanthodier mit *Chiracanthus* und *Acanthodes* (Fig. 75) und die Acanthodopsidae mit stephanodonte Bezahnung (*Acanthodopsis* im englischen Karbon).

II. Stufe. Unterklasse **Holostea** m.

Die zweite Stufe der Teleostomen-Entwicklung kann man, da sie eine ziemlich klare geschlossene Einheit bildet, auch als systematische Einheit auffassen. Sie deckt sich nicht ganz mit Joh. Müllers Begriff der Ganoiden, da einerseits die Grenzen gegen die Teleostier hier etwas anders gezogen sind, und andererseits die sogenannten Knorpelganoiden, die Störe, ganz von den Ganoiden getrennt wurden. Ihre Benennung *Holostea* steht in Einklang mit den Bezeichnungen der beiden anderen gleichwertigen Abteilungen, den *Proostea* und *Teleostea* und ist basiert auf das typische Kennzeichen der Unterklasse, der echten Verknöcherung, die ja bei den *Acanthodiern* fehlte, und bei den Teleostomen nachträglich elastischeren Formen der Skelettbildung wich.

Die Schuppen sind echte Deckschuppen, aber selten noch auf der primitiven Stufe dünner Rundschuppen, sondern meist verdickt, eckig geformt, durch Zapfen in vertikalen Reihen miteinander verbunden und außen mit Schmelz bedeckt. Derselbe ist typischer, scharf vom Dentin gesonderter prismatisch strukturierter Schmelz, der aber in mehreren, bisweilen zahlreichen Schichten abgelagert ist. Diese Schmelzbedeckung des Hautskelettes ist von allen Wirbeltieren allein für die *Holostea* typisch. Den früher zu den Ganoiden gestellten Stören fehlt dieselbe auf den sogenannten Schuppen. So wäre nach Ausscheidung der letzteren der Name Ganoiden für den Kreis in seinem jetzigen Umfang besonders typisch. Die Zähne sind aerodont und in der Regel auch noch wenigstens teilweise mit Schmelz überzogen. Allerdings setzt hierin ein Umbildungsprozeß ein, der bei den Teleostiern dann allgemeine Bedeutung erlangt zu haben scheint. Bei älteren *Holostea* findet sich sogar eine labyrinthoide Einfaltung des Zahnkegels, die auffällig an die entsprechende Ausbildung der Zähne von Labyrinthodonten erinnert. Man bezeichnet hier die ganz analoge, wenn nicht homologe Ausbildung als „dendrodont“.

Während für die Mehrzahl der *Holostei* die epicerke Ausbildung des Schwanzes, d. h. die Aufbiegung des Wirbelsäulenendes in ein oberes Schwanzsegel typisch ist, findet sich bei einigen Typen eine horizontale Streckung der Wirbelsäulenachse und eine gleichmäßige Entwicklung eines oberen und unteren Schwanzsegels an der zweckmäßigsten Druckstelle, nämlich etwas vor dem Schwanzende. Daraus entstehen dann Flossentypen, bei denen das Schwanzende median aus einer oben und unten symmetrischen Flossenbildung hinausragt und als „Pinselflosse“ bezeichnet wurde. Für derartige Typen dürfte der Name *Diplocerci* zutreffender sein. Aus einer Reduktion der Druckleistung des Schwanzendes und einer indifferenten Seitenbewegung des ganzen

Körpers auf schlaumigem Boden resultiert dann in mehreren Fällen ein amphicerker Schwanztypus, der den niedrigen Schwanzflossenbildungen schwimmender Tetrapoden ähnlich wird.

Als Ausdruck von Stufen der Entwicklung kann man namentlich die crossopterygiale und die actinopterygiale Ausbildung der Paarflossen und die heterocerke sowie die homocerke Ausbildung des Schwanzes betrachten. Die crossopterygiale Flossenbildung ist der natürliche Ausgangspunkt und das Anfangsstadium aller älteren Fischtypen und zwar nicht nur der „Crossopterygier“, wogegen sich die Verkürzung der Flossenachse auf verschiedenen leider historisch schwer kontrollierbaren Wegen vollzog. Die starke Heterocerkie permischer Ganoiden besitzt gegenüber triassischen und jurassischen Nachkommen nur eine graduelle und für die einzelnen Formenreihen verschiedene Bedeutung. Auch die Verknöcherung der Wirbelsäule bildet nicht so einfache Gegensätze, wie man früher annahm. Einerseits zeigen schon devonische Ganoiden verknöcherte Wirbelkörper, andererseits erhalten noch jurassische Typen die Chorda in weitem Umfange, obwohl sie in allen übrigen Verhältnissen zu Teleostiern geworden sind. Die Intensität der Verknöcherung der Wirbel hängt vor allem von der Energie der Bewegung ab, die allerdings durch die Gesamtform des Körpers in verschiedene Bahnen geleitet sein kann. Ein unmittelbarer Zusammenhang besteht dabei nicht zwischen der Kräftigung der Wirbelsäule und der Rückbildung des Hautskelettes. Das letztere kann wie bei den Caturiden reduziert sein, ohne daß die Verknöcherung der Wirbel eintrat, und ebenso kann umgekehrt der Hautpanzer noch kräftig ausgebildet sein, und doch gleichzeitig wie bei einigen Pholidophoriden die Wirbelsäule verknöchern.

Bei dieser Sachlage kommen wir in einzelnen Fällen in Konflikt, ob wir Formen noch den Ganoiden oder schon den Teleostiern zuzählen sollen. Es betrifft diese Frage namentlich die Pholidophoriden, Pachycormiden, Belonorhynchiden und Amiaden. Es scheint mir nun zweckmäßig, diejenigen Formenkreise bei den Ganoiden zu belassen, die sich zwar in ihren Endformen den Teleostiern nähern, aber keine weitere Entwicklung in deren Typus erfahren haben, also namentlich die Amiaden, Pholidophoriden, Belonorhynchiden. Andererseits stehen Formen wie die Pachycormiden und Caturiden den Teleostiern schon sehr nahe, wenn auch die Ausbildung ihrer Wirbelsäule, ihre Schwanzbildung und andere Merkmale die Entwicklungsstufe der Teleostier noch nicht klar zum Ausdruck bringen.

Bei dieser Einteilung würden die Teleostier mit zwei nahe verwandten Typen aus den Lepidoti hervorgehen, einerseits aus kräftigen Raubfischen, den Caturiden, andererseits mit harmloseren herdenförmig

lebenden Leptolepiden, die sich als „physostome“ Malacopterygii in die Familien der Clupeiden, Salmoniden und andere fortsetzen und zu besonderen Nebenordnungen der Ostariophysi, Symbranchii und Apodes spezialisieren. Innerhalb der einzelnen Formenreihen würde ich die Grenze da ziehen, wo der kräftige Panzer rhombischer Eckschuppen verloren geht und an seiner Stelle wieder die ältere und primitivere Form dünner Rundschuppen persistiert. Hiernach erhalten die Ganoiden eine leidlich scharfe Umgrenzung.

Hiernach sind die Holostea spindelförmige Teleostomen mit verkalkten meist schmelzbedeckten Schuppen, normal gestellten Paarfloßssn, mit breitem Mund, der fast immer mit maxillären Randzähnen besetzt ist. Schwanz in der Regel epicerk mit terminaler (selten praeterterminaler diplocerk) Endflosse. Wirbel vielfach unverknöchert. Bulbus arteriosus des Herzens mit wenigstens 3 Klappenreihen. Enddarm mit Spiralfalten. Schädel stegal, d. h. von einem geschlossenen Panzer von Hautknochen umhüllt. Nasen am Vorderrand. Augen anfangs weit vorn, meist ziemlich klein. Kiemendeckel meist wohl entwickelt, mäßig groß. Nasengruben in der Regel blind geschlossen, ohne Choanen nach der Mundhöhle.

I. Phase Crossopterygii, Quastenflosser, Huxley.

Als eine erste Stufe der Ganoidenorganisation hat man Formenkreise zusammengefaßt, für die von Huxley der Name Crossopterygier gegeben wurde. Er umfaßt Formen mit Quastenflossen, d. h. Flossen, in denen ein axialer, mit Schuppen bedeckter Teil deutlich markiert ist. Indem wir die Dipnoer wieder hier anschließen, gewinnt dieser Name und die auf ihn begründete Abteilung wenigstens als Phase wieder neue Berechtigung.

† 1. Hauptordnung **Cyclolepidi.**

Rundschuppige Ganoiden mit breitem Mund, spitzen meist dendro-donten Zähnen, axopterygialen Paarflossen, bauchständigen Beckenflossen, 2 Rückenflossen und einer Analflosse. Schwanz diplocerk oder epicerk. Im geschlossenen Schädeldach kleine Frontalia mit Epidyse, große Parietalia und ein einfaches Occipitale superius. 2 große Jugularplatten. Schulter skelett mit großen skulpturierten Cleithren. Devon bis Kreide.

† a) Unterordnung **Holoptychii**

mit langer Flossenachse, großen runzlig skulpturierten Schuppen, dendro-donten Zähnen und langer Schwanzachse. Oberdevon. Karbon. Fam. Holoptychidae, Gyroptychidae, Rhizodontidae.

Fig. 77. *Glyptolepis leptopterus* Ag. aus dem Mitteldevon von Schottland, schräg von unten gesehen. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

† b) Unterordnung Diplocerei

mit dorsaler und ventraler Flossenbildung vor dem amphicerk umrandeten Schwanzende. Flossenachse kurz und breit. Flossenstrahlen stärker entwickelt. Fam. Eusthenopteridae, Oberdevon. Fam. Coelacanthidae, Devon bis Kreide.

Fig. 78. *Eusthenopteron Foordi* Whiteaves. Oberdevon. Scaumenac Bay. Kanada. $\frac{1}{3}$. (Nach Whiteaves.)

Fig. 79. Skelett eines Coelacanthiden (*Undina*) aus dem oberen Jura von Solnhofen, Bayern. (Nach A. Smith-Woodward.)

† c) Unterordnung Onychodonti.

Unvollständig nur im Schädelskelett bekannte Formen mit großen

sichelförmig gekrümmten Zahnreihen auf den Praemaxillen und der Symphyse des Unterkiefers. Schuppen klein, ziemlich dünn. Devon.

1. Nebenordnung **Dipnoa**, Lungenfische.

Spindelförmige am Ende komprimierte Süßwasserbewohner mit stumpfem Kopf, ventral unter dem Vorderrand gelegenen Nasen, mit großen, runden Blattschuppen, axopterygialen Paarflossen, knorpligem, oberflächlich verkalktem Innenskelett. Der unpaare Flossensaum meist wenig differenziert, seine Strahlen reiten auf je einem Bogenstücke der diplocoelen Wirbel. Schwanzflosse heterocerk oder amphicerk (gephyrocerk, *Dollo*). Oberkiefer am Cranium angeschlossen. Gebiß selten noch aus einer Zahnreihe am Kiefernrand, meist mit einem Paar Vomerzähnen, immer mit je zwei breiten, radial gezahnten oder gefalteten Zahnplatten, die vegetarischer Nahrung angepaßt und vasodentinös strukturiert sind im Gaumen und Unterkiefer. Die Lunge noch nicht zu einer Schwimmblase vereinfacht und zeitweise in voller Atemfunktion. 4 Kiemen von einem großen Kiemendeckel bedeckt. Devon bis jetzt, immer selten, aber in Süßwasserschichten weit verbreitet.

Die älteren Formen stehen, wie zuerst Dollo betonte, in ihrer Flossenform und wohl auch in ihrer ganzen Organisation auf höherer Stufe als die jüngeren und besonders die lebenden Vertreter. Die Zahnplatten verlieren die Einzelhöcker, die ihnen ursprünglich aufsaßen und in die sie auch gelegentlich zerfallen, und spezialisieren dafür ihre Kaufläche durch korrespondierende Flächenwellung.

Fig. 80. *Dipterus valenciennesi* Sedg. u. Murch. Mitteldevon. Schottland.

Unterordnung Dipteri.

Schwanz heterocerk, von den beiden Dorsalflossen und der Analflosse scharf gesondert. Kopf vorn breit deprimiert, ganz mit Deckknochen bedeckt. Zahnplatten mit vielen Höckern. Biseriale Paarflossen mit langer beschuppter Achse. Devon. Fam. Dipteridae im Devon.

Nebenreihe Uronemi.

Kopf breit mit geschlossenem Schädeldach. Zahnplatten breit, in

irregulär gestellte Einzelhöcker zerlegt. Schwanz amphicerk. Uronemus, Karbon; *Conchopoma*, Perm.

Fig. 81. Schädeldach von *Conchopoma gadiforme* Kner. Unt. Perm. Lebach, Saarbrücken. $\frac{1}{1}$. Restauriert.

Fig. 82. Zahnplatten von *Ceratodus sturii* Teller. Obere Trias. Lunz, Österreich. $\frac{1}{2}$.

Unterordnung Ceratodonti.

Schwanz und Rückenflossen verwachsen. Zahnplatten groß, z. T. mit gekerbten Radialleisten. Kopfknochen an Zahl verringert. Paarflossen biserial. Fam. *Phaneropleuridae*, Devon. *Ctenodontidae*, *Sagenodontidae*, Karbon, Perm. *Ceratodontidae*, Trias bis jetzt.

Fig. 83. *Neoceratodus forsteri* Günther, sp. Australien. $\frac{1}{6}$. (Nach Boulenger.)

Unterordnung Protopteri.

Körper lang, walzenförmig. Paarflossen lang mit reduzierten Seitenstrahlen. Unpaare Flossen kontinuierlich, einen amphicerken Saum bildend. Schuppen klein und schwach. Kopf nicht breiter als hoch. Kopfknochen sehr verringert. Zahnplatten glatt mit wenigen tiefen Falten. *Lepidosirenidae*.

2. Hauptordnung **Osteolepidi.**

Ganoiden von normaler, gestreckter oder komprimierter Form, mit eckigen, durch Zapfen verbundenen Schuppen, die mit einer glatten, von Poren durchsetzten Schmelzlage bedeckt sind. Ihr Schwanz ist epicerk oder isocerk, ihre Paarflossen mit kurzer Achse. Ihr Kiemen-deckelapparat wohl entwickelt. Ihre zahlreichen Zähne zugespitzt, meist dendrodont. 2 große Juglaria. Parietalia lang. Frontalia mit Epidyse. Paarflossen mit kurzer beschuppter Achse. Flossenstrahlen aus kleinen Schuppenreihen gebildet. 2 Rückenflossen.

Fig. 84. Glyptopomus Kinnairdi. Oberdevon von Schottland. Wenig verkleinert.

Fig. 85. Kopf von Osteolepis. Nat. Größe. Mit den vorn gelegenen Nasen, den Augen und dem von einem „Scleroticalring“ geschützten Scheitellaug in den Frontalia (F).
(Nach Jaekel.)

Hierunter fasse ich nur paläozoische Formen zusammen, die im Devon und Karbon verbreitet sind. die Glyptopomiden, Osteolepiden, Megalichthyiden. Die sehr spezialisierten Polypteriden der Gegenwart scheidet ich aus.

Fig. 86. *Osteolepis macrolepidotus* Ag. Mittel-Devon von Schottland. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.
(Nach Traquair.)

Nebenordnung **Polypteri.**

Walzenförmig gestreckte Fische mit mäßig dicken Eckschuppen, kurzen Achsen in den Paarflossen, deren hinteres Paar verschwinden kann. Rückenflossen in eine Anzahl kleiner Segel aufgelöst, die durch große Fulcrä gestützt sind. Schwanzflosse äußerlich homocerk, hinten gerundet. Hierher die lebenden *Polypterus* und *Calamoichthys*.

Hauptordnung **Heterocerci** (= *Palaeoniscidae* Smith-Woodward).

Normal geformte Holostei mit langer epicerker Schwanzachse, mit eckigen gefalteten Schuppen, mit actinopterygialen Paarflossen, einer Dorsalis, einer Anals, meist mit Fulcrä vor den Flossen. Kiemen-deckel ziemlich klein, Deckknochen der Palatoquadratregeion zu einer Einheit verbunden. Schultergürtel mit Infraclavicularis. Zähne klein, in der Regel spitz. Mundspalte weit.

Die *Palaeonisciden* bilden einen Übergangstypus von *Osteolepis*-artigen Vorfahren zu den großen dickschuppigen Ganoiden des Mesozoikums. Sie scheinen eine formenreiche aber einheitliche Gruppe zu bilden, doch darf man nicht übersehen, daß ihre auffälligsten Eigenschaften wie namentlich ihre Heterocerkie nur eine typische Durchgangsstation, also eine Stufe auf dem Wege zur höheren Entwicklung der Ganoiden, aber keine selbständige Entwicklungsrichtung darstellt. Durch Einstellung in die Hauptreihe der Holostea suchte ich dieses Verhältnis zum Ausdruck zu bringen. Smith-Woodward hat die *Palaeonisciden* mit den Chondrostei (Stören) vereinigt. Nachdem wir die letzteren ganz von den Holostea (*Ganoidea*) getrennt haben, ist eine engere Beziehung zu den *Palaeonisciden* hier nicht diskutabel, und die Ähnlichkeit in ihrer äußeren Form lediglich als Parallelismus der Ent-

wicklung angesehen. Hierhin gehört als Unterordnung *Microlepidoti* die Gattung *Cheirolepis* (Fig. 87) mit winzigen rhombischen Schuppen. Durch die letzteren und ihre Körperform erinnert sie an die Acan-

Fig. 87. *Cheirolepis Trailli* Agassiz. Mittel-Devon. Schottland. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.
(Nach Traquair.)

thodier. Traquair hält es indes für ausgeschlossen, daß hier eine genetische Beziehung bestehen könnte. Die normale Unterordnung bilden die *Palaeonisci* des Karbon, Perm und der Trias, die alle durch

Fig. 88. *Palaeoniscus Freieslebeni* Ag. Oberes Perm. Deutschland. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.
(Nach Traquair.)

größere Eckschuppen ausgezeichnet sind. *Palaeoniscus* und *Amblypterus* sind mit zahlreichen anderen Gattungen die weit verbreiteten Vertreter im Perm Europas.

Nebenordnung † **Platysomi** Traquair.

Komprimierte im Umriß rhombische Formen mit vertikal verlängerten Falzschuppen, epicerkem Schwanz, langer Dorsalis und Anals mit kleinen Schulterflossen, kleinen oder rückgebildeten Beckenflossen. Kiemendeckel und Schädelbau wie bei *Palaeonisciden*. Zähne stumpf griffelförmig oder kuglig.

Diese im Karbon und Perm verbreiteten Deszendenten der *Palaeonisciden* sind wohl Tiefwasserbewohner gewesen. Sie umfassen zahlreiche Gattungen, die noch eine Sonderung in einzelne Formenkreise erlauben würden.

3. Hauptordnung **Lepidostei** Huxl.

Spindelförmige, selten komprimierte Ganoiden mit kräftigen rhombischen, in schrägen Vertikalreihen verfalteten Schmelzschuppen, mit kurzer, aus dem oberen Schwanzsegel größtenteils zurückgezogener

Fig. 89. *Lepidotus elvensis* Blainville. Oberer Lias. Holzmaden. Württ. $\frac{1}{5}$ nat. Größe.

Schwanzachse. Flossen actinopterygial, oft mit Fulcris besetzt. Bauchflossen klein, normal gestellt, eine Dorsal- und Analflosse. Gebiß mit griffelförmigen (stylodonten) oder stumpfen (sphärodonten) Zähnen.

Fig. 90. Schädeldach von *Lepidotus elvensis* Blainv. Oberer Lias. Holzmaden, Württ.

Operenlarapparat groß und normal ausgebildet. Das Auge von Circinno-orbitalplatten umgeben.

Lepidotus ist der stattlichste, verbreitetste und bestbekannte Vertreter eines großen Formenkreises mesozoischer und einiger jüngerer

Ganoiden, die durch ihre glänzenden schmelzbedeckten großen rhombischen Schuppen, die äußerlich fast homocerke Form ihrer Schwanzflosse gekennzeichnet sind. Ihr Gebiß ist verschiedenen Lebensweisen angepaßt, meist mit stumpfen, mit Tecodentin bedeckten Kauzähnen versehen.

Fig. 91. *Lepidosteus osseus*. Lebend in den Flüssen von Nordamerika. $\frac{1}{4}$.
(Nach Jordan u. Evermann.)

Zu den Lepidostei stellte ich außer den Catopteridae, Semionotidae, Lepidotidae (Fig. 89) auch die Pholidophoridae und die lebenden Lepidosteidae (Fig. 91). Bei den Pholidophoriden zeigen sich Übergänge einerseits zu den aberranten Aspidorhynchi, anderseits zu den Trissoptiden, die schon dem Kreise der Teleostier angehören.

Fig. 92. *Gyrodus hexagonus* Blainv. sp. Oberer Jura Solnhofen. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.
Ein Vertreter der Pycnodonten. (Nach P. Hennig.)

Nebenordnung † **Pycnodonti.**

Komprimierte, im Umriss ovale Eckschnpper mit dünnen, aber noch skulpturierten Schuppen, die in Vertikalreihen fest verfalzt sind. Brustflossen mit kurzer beschupppter Achse, Beckenflossen klein oder ganz rückgebildet. Die Dorsal- und Analflosse lang, die Schwanzflosse isocerk mit kurzer epicerker Schwanzachse. Gebiß aus schlanken Vorderzähnen und dicken Kauzähnen gebildet, die sich auf Vomer, Palatina und Dentale verteilen. Maxille unbezahnt. Die Parietalia durch das Occipitale snperius getrennt. Sub- und Interoperculum fehlen. Augenring zweiteilig. Wirbelsäule aus ca. 30 Wirbeln gebildet. Obere Bögen in der Symmetrieebene flächig verbreitet. Flossenträger doppelt so zahlreich als die oberen Bögen. Intestinalregion durch eine verknöcherte Scheidewand hinten abgeschlossen (wesentlich nach P. Hennig). Fam. Gyrodontidae (Fig. 92) Trias bis Kreide. Fam. Pycnodontidae Devon bis Tertiär.

Nebenordnung † **Belonostomi.**

Langgestreckte Fische mit langem, zugespitztem Rostrum, mit vertikal verlängerten Seitenschuppen und mehreren Reihen rhombischer Rücken- und Banchschuppen. Brust- und Banchflossen klein, actinopterygial. Analflosse und eine Rückenflosse. Schwanzflosse isocerk gespalten. Operenlum groß. Unterkiefer mit einem abgegliederten bezahnten Praedentale. Praemaxille mit großen, Maxille mit kleinen spitzen Zähnen. Parietalia verwachsen. Ringwirbel von der Chorda durchzogen. Dieser Kreis deckt sich mit den Rhynchodontidae Zittels, und den Aspidorhynchidae Smith-Woodwards. Der Name der verbreitetsten Form Belonostomus scheint mir die beste Benennung für den ganzen Formenkreis zu geben, der in Jura und Kreide bekannt ist.

Fig. 93. *Aspidorhynchus acutirostris* L. Ag. Oberer Jura. Solnhofen, Bayern.
 $\frac{1}{5}$ nat. GröÙe. (Restauriert von P. Abmann.)

Nebenordnung **Amii.**

Kleine oder mäßig große normal geformte Raubfische mit weitem Maul mit normal gestellten Flossen, die meist vorn von schwachen Fnlren bedeckt sind, mit mäßig dicken schmelzbedeckten cycloidischen Deckschuppen. Schädel ganz in kräftige schmelzbedeckte Knochen ge-

hüllt, Opercularapparat wohl ausgebildet. Wirbel schwach verknöchert, z. T. hemispondyl, von der Chorda durchzogen. Eine große Kehl- (Jugular-) Platte ist vorhanden.

Fig. 94. *Megalurus elegantissimus* Wagn. Ob. Jura. Solnhofen. $\frac{2}{3}$.

Fig. 95. *Amia calva* lebend in Flüssen Nordamerikas. $\frac{1}{4}$.

4. Hauptordnung †Eugnathi.

Spindelförmige Raubfische mit großem Maul, kleinen und verdünnten, bisweilen gerundeten Schuppen, deren Schmelzbelag z. T. verschwindet. Schwanz isocerk, meist gespalten. Zähne spitz kegelförmig. Wirbel

Fig. 96. *Eugnathus orthostomus* Ag. Unter Lias. Südengland.

meist noch unverknöchert, bisweilen aus Hohlringen oder aus Halbwirbeln zusammengesetzt. Fulcrum vor den Flossen meist wohl entwickelt. Dieser Formenkreis, der etwa der Familie der Saurodontidae Zittels entspricht, geht wahrscheinlich wie die Lepidosteiden direkt von den Palaeonisciden

Fig. 97. *Engnathus orthostomus* Agassiz (Restauration von A. Smith Woodward).
Unt. Lias. Südengland.

aus, und könnte schon einen Teil triadischer Catopteriden und Semionitiden umfassen. Besser bekannt sind erst die Formen des Jura, die Eugnathidae, Caturidae, die z. T. sehr großen Pachycormidae, während die Oligopleuridae schon zu den Teleostiern gestellt sind.

Fig. 98. *Caturus furcatus* Ag. Ob. Jura, Solnhofen. $\frac{1}{6}$ Restauration von A. Smith Woodward unter Weglassung des Schuppenpanzers.

Nebenordnung † **Belonorhynchi.**

Schlanke marine Tiefwasser-Fische mit scharf zugespitztem Kopf, langem Mundspalt, spitzen Zähnen mit Tecodentin-Kappe, einer Dorsalis, einer Anals, einer scheinbar isocerken Schwanzflosse. Paarflossen actinal gebaut. Wirbel unverknöchert. Schnuppenpanzer zu einigen isolierten Längsreihen reduziert. Die auf die triassischen Gattungen Belonorhynchus und Saurichthys basierte Ordnung ist noch nicht aufgeklärt. Ihre Vertreter stehen ganz abseits von den übrigen Holostea und scheinen eine selbständige Entwicklung in der Richtung der Teleostier-Organisation eingeschlagen zu haben. Smith Woodward brachte sie mit den Stören

in Konnex wohl wegen ihrer sonderbaren Schuppenreihen. Ihr ganzer Schädelbau und ihre Bezahnung schließen allein schon diese Möglichkeit aus. Wir werden sie vorläufig am besten als Nebenordnung der Holostei und vielleicht am ehesten als aberrante Verwandte der Pachycormiden auffassen.

III. Stufe. Unterklasse **Teleostea**.

Die Teleostier oder Knochenfische sind gegenüber den Holostea oder Ganoiden durch allgemeine Kräftigung und durchgehende holospondyle Verknöcherung der Wirbelkörper ausgezeichnet. In der stärkeren Ausbildung des Innenskelettes kommt ihre große Schwimmenergie und damit ihre aktivere Anpassung an das Wasserleben zum morphologischen Ausdruck. Mit der Zunahme ihrer Beweglichkeit tritt eine Reduktion des Panzers ein. Die dicken schmelzbedeckten Ganoidschuppen werden zu dünnen elastischen Blattschuppen, die nicht in der Struktur wohl aber in der Form einen Rückschlag zu den Rundschuppen der ältesten Teleostomen darstellen. Das Ende der Wirbelsäule zieht sich aus dem Schwanz zurück, in dem Maße wie dieser zur Endflosse gekräftigt wurde. Ihre Flossen sind durchaus aktinal gebaut, eine Struktur, die schon bei den höheren Holostei vorgebildet wurde. Der anfangs stegale Schädelbau wird in der Wangenregion gelockert und unterbrochen. Der Oberkieferrand gibt seine primäre Struktur auf, indem bei vielen Formen die Maxille aus dem bezahnten Oberkieferrand ausgeschaltet wird, und die Praemaxillen ihre Funktion übernehmen.

Die Supraoccipitalia drängen die Parietalia bei den spezialisierteren Formen auseinander. Auch die Beckenflossen geben oft ihre primäre Normalstellung auf. Der Name der Unterklasse bedeutet, daß ihre Verknöcherung vollkommen sei, ist aber insofern unzutreffend, als die Teleostier die echte Knochenbildung wieder aufgaben und sich dafür eine viel einfachere, histologisch weniger spezialisierte Art der Knochen- und Schuppenbildung zu eigen machten.

Definition: Innenskelett verknöchert, Wirbelkörper bei einigen hemispondyl, sonst normal diplocoel, Schwanzbildung in der Jugend epicerk dann homocerk. Haut mit dünnen elastischen, in der Regel cycloidischen, selten verwachsenen oder rückgebildeten Schuppen bedeckt. Paarflossen durchaus actinopterygial, Banchflossen häufig nach vorn verschoben, bisweilen rückgebildet. Kiemen meist durch einen umfangreichen Operkularapparat bedeckt. Bulbus arteriosus mit zwei Klappenreihen. Sehnerven gekreuzt. Darm ohne Spiralklappe.

Einige dieser Kennzeichen sind nur an den lebenden Formen nachweisbar und werden sich erst allmählich in deren Phylogenie entwickelt haben. Ihre geologische Verbreitung reicht von der Trias bis zur Gegenwart. Seit der Kreide sind sie in allen Gewässern verbreitet.

Die neueste systematische Bearbeitung der fossilen Teleostier verdanken wir A. Smith Woodward, der in seinem Katalog der fossilen Fische des britischen Museums das überaus schwer zu beurteilende Material zum ersten Mal nach neueren zoologischen Gesichtspunkten durchgearbeitet hat. Systeme der lebenden Fische sind mehrfach aufgestellt und vielfach modifiziert worden. Ich habe mich im folgenden größtenteils an das von Boulenger gehalten, dem im britischen Museum jedenfalls das größte Material von Fischen der Jetztzeit vorlag, und der sich auch bemühte, das System der fossilen Fische von A. Smith Woodward mit dem der lebenden in Einklang zu bringen. Indem ich mich wesentlich auf die genannten Autoren stützte, habe ich den fossilen und lebenden Formen in gleicher Weise Rechnung zu tragen gesucht, und nur in wenig Punkten, so namentlich in der Abgrenzung der Teleostier von den Ganoiden und der allgemeinen Gliederung des Systems eigene Anschauungen zum Ausdruck gebracht.

Wenn sich auch ferner die *Malacopterygii* und *Acanthopterygii* nicht im vollen Wert ihres Namens aufrecht erhalten lassen, so bilden sie doch gute und mit Recht eingebürgerte Gruppen, die ich nicht fallen lassen wollte. Ihre primitiven Vertreter scheinen die Ausgangspunkte für eine Anzahl kleinerer Gruppen zu bilden, die ich diesen Ordnungen als Nebenordnungen angereiht habe. Es scheint, daß zwischen diesen beiden Hauptkreisen eine dritte Abteilung sich relativ früh selbständig machte und dann auch ihrerseits zum Ausgangspunkt neuer Nebenordnungen wurde. Es ergeben sich daraus unter den bisher zu den Teleostiern gestellten Formen drei Hauptabteilungen, die aber eine gemeinsame Definition kaum gestatten, weil die genannten Nebenordnungen sich größtenteils so weit von dem Typus ihrer Stammgruppe entfernen, daß sie mit diesen wohl phylogenetisch aber nicht definitorisch in Zusammenhang gebracht werden können. (System siehe Seite 69.)

1. Hauptordnung **Malacopteri** s. str. Boulenger.

Typische, wenig spezialisierte Teleostier, deren Flossen normal gestellt sind und besonderer vorderer Stacheln entbehren, deren Wirbel verknöchern, deren Schwanz scheinbar ganz homocerk ist, deren Luftblase mit dem Schlundrohr in Verbindung bleibt. Schultergürtel mit Mesocoracoid, am Schädel angehängt. Opercularapparat wohl ausgebildet.

Hierhin gehören nach G. A. Boulenger 21 Familien, von denen ich aber die Pholidophoriden mit ihren typischen dicken Ganoidschuppen sowie die Caturiden und Engnathiden bei den Ganoiden beließ, während

Fig. 99. *Leptolepis dubius* Blainv. Oberer Jura. Solnhofen. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.
Restauration ohne Schuppen. (Nach A. Smith-Woodward.)

die rundschnppigen Oligoplemiden und Archaeomeniden trotz ihrer Fnlereu vor den Rückenflossen in die vorliegende Ordnung gestellt

Fig. 100. *Xiphactinus audax* Leidy. Schädel. Obere Kreide. Kansas. $\frac{1}{6}$ nat. Größe.
(Nach Alb. Steward.)

wurden. Es bleiben darin außerdem die Familien der jurassischen und cretaceischen Leptolepidae, die Elopidae, Albulidae, Mormyridae, Hyodontidae, Notopteridae, Osteoglossidae, Pantodontidae, Ctenothrissidae,

Phractolaemidae, die cretaceischen Saurodontidae, die seit der unteren Kreide bekannten, z. T. riesengroßen Chirocentridae (Fig. 101), dann die ebenfalls seit der Kreide bekannten und seitdem immer häufigeren Heringe, die Clupeidae, dann die Lachse, die Salmonidae, die Alepocephalidae, Stomiatidae, Gonorhynchidae und die Cromeriidae.

Fig. 101. *Porthetus molossus* Cope. Obere Kreide. Kansas. $\frac{1}{20}$. (Nach Osborn.)

1a Nebenordnung **Ostariophysii** s. str. Boulenger.

Wie vorige, aber die vordersten 4 Wirbel durch besondere kleine Knochen (Webersche Knöchel) verbunden, bisweilen ein einheitlich verwachsener vorderster Strahl an Brust- und Rückenflosse. Dieser anscheinend eng umgrenzte Formenkreis entstammt offenbar den Malacopterygia. Er umfaßt die Familien der Characinidae, der Gymnotidae, mit dem elektrischen Aal *Gymnotus electricus*, die Cyprinidae, die Siluridae oder Welse, die ein altes Geschlecht bilden (Fig. 102), ferner die Loricariidae und Aspredinidae.

Fig. 102. *Silurus glanis* L., der Wels unserer Süßwasser.

1 β Nebenordnung **Apodes.**

Schuppenlose Aale, ohne Bauchflossen, ohne Praemaxillen, öfters auch ohne Maxillen. Opercularapparat rückgebildet, Verbindung des Schultergürtels mit dem Schädel gelöst. Sonst den Malacopterygiern

Fig. 103. *Muraena macrura* Bleeker. Indischer Ozean. (Nach Day.)

ähnlich. Einige Tiefseeformen sehr aberrant wie Fig. 104. Kreide bis jetzt. Boulenger zählt folgende Familien auf: Anguillidae, Nemichthyidae, Synaptobranchidae, Saccopharyngidae, Muraenidae.

Fig. 104. *Saccopharynx ampullaceus* Harwood, eine lebende Tiefseeform des Atlantik. (Nach Günther.)

1 γ Nebenordnung **Symbranchii.**

Aalartige Fische ohne Paarflossen, ohne Schwimmblase mit einfacher rückwärts geschobener Kiemenöffnung, sonst wie die Malacopterygii, von denen sie vermutlich auch abstammen. Ihre Vertreter sind

Fig. 105. *Symbranchus bengalensis* McClell. Indischer Ozean.

seit dem Eocän bekannt. Fam. Symbranchidae, Amphipnoidae.

2. Hauptordnung **Haplomi** Boulenger.

Ähnlich den Malacopterygiern, aber ohne Mesocoracoid. Flossen bisweilen mit einigen starren Strahlen. Die Haplomi sind nach Boulenger einerseits mit den Malacopterygiern verwandt, von denen sie abstammen dürften, anderseits mit den Acanthopterygiern. Sie umfassen

Fig. 106. *Eurypholis bossieri* Pictet. Obere Kreide. Hakel, Syrien. $\frac{2}{3}$.
(Nach A. Smith-Woodward.)

nach Boulenger die Familien der Galaxiidae, Haplochitonidae, die in der Kreide häufigen †Enchodontidae, die ihnen verwandten Esocidae (Hechte), die Dallidae, Scopelidae, Alepidosauridae, Cetomimidae, †Chirothricidae, Kneridae, Cyprinodontidae, Amblyopsidae, Stephanoberycidae, Percopsidae.

Fig. 107. *Neoscopelus macrolepidotus* Johns. Indischer Ozean. (Nach A. Brauer.)

Fig. 108. *Anableps tetrophthalmus* mit zerlegter Pupille, um mit dem oberen Teil über Wasser, mit dem anderen unter Wasser zu sehen. (Nach Boulenger.)

2a Nebenordnung **Heteromi** Boulenger.

Schwimmbläse ohne Schlundgang, Parietalia normal verbunden. Opercularia wohl entwickelt. Schultergürtel am Schädel angehängt,

ohne Mesocoracoid. Bauchflossen meist normal gestellt, bisweilen rückgebildet. Hierhin die cretaceische Familie Dercetidae, bei denen Sm.-Woodward noch eine Gliederung der Schwanzflosse nachwies, die Halosauridae und Notacanthidae, die in der Tiefsee leben, ferner die zwischen diesen beiden Familien stehenden Lipogenyidae und der eigentümliche Fierasfer, der parasitisch in Holothuriern lebt (Fig. 109).

Fig. 109. Individuen von *Fierasfer acus* in Exemplaren von Holothuriern lebend. Golf von Neapel. (Nach Emery.)

23 Nebenordnung *Catosteomi* Boulenger.

Schwimmbase ohne offenen Schlundgang oder ganz rückgebildet. Parietalia getrennt und bisweilen rückgebildet. Schultergürtel am Schädel angehängt, kein Mesocoracoid, Coracoid sehr groß. Maxillaria zumeist vom Mundrand ausgeschlossen. Bauchflossen bauchständig oder rückgebildet. In dieser Nebenordnung sind die älteren Gruppen der Lophobranchii und Hemibranchii von A. Smith-Woodward vereinigt. Boulenger gab ihr den Namen *Catosteomi*. Fam. Lamprididae, die gesondert stehen, dann die weit verbreiteten Stichlinge oder Gastroteidae, die Aulorhynchidae, die ausgestorbenen Protosynbranchidae, die Aulostomatidae, die Fistulariidae (Fig. 110), Centriscidae, Amphisilidae, und die

früher wegen ihrer „Büschelkiemen“ als Lophobranchii bezeichneten Solenostomidae, Syngnathidae und Pegasidae.

Fig. 110. *Fistularia serrata* Cuv. Indischer Ozean. (Nach Day.)

27 Nebenordnung **Percesoces** Boulenger.

Schwimmbase ohne Schlundgang oder ganz rückgebildet. Parietalia getrennt. Schulterbogen am Schädel ohne Mesocoracoid. Bauch-

Fig. 111. *Mugil oeur* Forsk. Indischer Ozean. (Nach Day.)

Fig. 112. *Exocoetidae*, in Flugstellung. Tropische Meere. (Nach Ahlborn.)

flossen bauchständig, Becken nicht fest mit dem Schultergürtel verbunden. Diese Formen nehmen eine Zwischenstellung zwischen den

Haplomi und den Acanthopterygiern ein. Fam. Scombresocidae (Fig. 112), Ammodytidae, Atheriniidae, Mugilidae, Polynemidae, Chiasmodontidae, Sphyracidae, Tetragonuridae, Stromateidae, Icosteidae, Ophiocephalidae, Anabantidae.

28 Nebenordnung **Anacanthini** Joh. Müller.

Schwimmbase ohne Schlundgang. Parietalia getrennt. Schultergürtel am Schädel angehängt, ohne inneres Skelet. Bauchflossen weit nach vorn gerückt. Flossen ohne Stacheln, das Schwanzende dorsal und ventral lang umsäumend (Macruriden) oder in zwei dorsale und eine ventrale Hilfsflosse spezialisiert (Gadidae). Fam. Macruridae, Gadidae, Muraenolepidae.

Fig. 113. *Gadus morrhua*, der Dorsch. Lebend Nordsee. (Nach Benecke.)

3. Hauptordnung **Acanthopterygii** Cuv.

Schwimmbase in der Regel abgeschlossen. Kiemendeckel wohl ausgebildet. Schultergürtel am Schädel angehängt. Ventralflossen weit vorn. Die Maxillen von dem bezahnten Mundrand ausgeschlossen. Die stachelartige angegliederte Ausbildung der vorderen Strahlen der Rücken- und Afterflosse ist wohl für die überwiegende Mehrzahl, aber nicht für alle Vertreter dieser äußerst formenreichen Abteilung charakteristisch.

Die große Formenmenge wird in eine Anzahl von Unterordnungen zerlegt: 1. die barschartigen Perciformes, die in der Kreide erscheinen und im Eocän schon sehr formenreich sind. Fig. 114 gibt einen der ältesten Typen wieder. Von den 36 Familien, die diese Unterordnung umfaßt, seien erwähnt die Beryciden, Serraniden, Sciaeniden, Perciden, Spariden, Chaetodontiden, Acanthriden, Labriden und Scariden.

Eine zweite Unterordnung bilden die Scombriformes. Von den Verwandten der Makrelen, die sich von diesen Typen nach sehr verschiedenen Richtungen entfernt haben, seien erwähnt die Carangiden, mit ihren vorstreckbaren Praemaxillen, die Scombriden, Trichiuriden, Xiphiiden (Schwertfische) und Coryphaeniden.

Fig. 114. *Hoplopteryx lewesiensis*. Obere Kreide. Süd-England.
(Nach A. Smith-Woodward.)

Die dritte Unterordnung der Zeaeformes schließt sich mit ihrem stark komprimierten rhombischen Körper an den bekannten *Zeus faber* an, zu dessen Vorfahren die in Fig. 115 abgebildete Form aus dem Eocän

Fig. 115. *Mene rhombeus* Volta sp. Alt-Tertiär (Eocän). Mt. Bolca. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.
(Nach Cramer.)

des berühmten Fischfundortes Mt. Bolca gehört. Eine Aberranz führt bei extremen Formen zu einer Asymmetrie. Dahin gehören die tertiären Amphisiliden und die weit verbreiteten Plattfische oder Schollen, die als Pleuronectiden bezeichnet werden.

Weitere Unterordnungen repräsentieren die lebenden Kurtiden, Gobiiden, Echeneiden, die letzteren unter der Bezeichnung Discocephali. Eine größere Gruppe bilden die Scleroparei, Cuviers alte Acanthopterygii mit Panzeraugen, allerdings mit Ausschluß der Stichlinge. Die zahlreichen Familien sind durch Übergänge miteinander verbunden; von bekannteren seien erwähnt die Scorpaeniden, die Cottiden mit dem bekannten *Cottus gobio*, die Cyclopteriden mit *Cyclopterus lumpus*, die Trigliden, die mit ihren langen abgegliederten vorderen Brustflossenstrahlen auf das Ufer krabbeln, und die Dactylopteriden, von denen Fig. 116 den typischen Flugfisch darstellt.

Fig. 116. *Dactylopterus volitans*, ein Flugfisch tropischer Meere.

15 Familien umfaßt dann die Unterordnung der Jugulares mit ihren kehlständigen Bauchflossen und ihrer geschlossenen Blase, denen eine Knochenstütze für das Praeoperculum fehlt. Hierhin gehören die Trachiniden, die glotzäugigen Uranoscopiden, die formenreichen Blenniiden (Fig. 117), die Zoarciden und Ophidiiden.

Fig. 117. *Blennius sordidus* Benn. (Nach Günther.)

Eine letzte Unterordnung der Acanthopterygii bilden noch die Taeniosomi, die zu langer Bandform gestreckt und komprimiert sind, die Trachypteriden und die Lophotiden.

3α Nebenordnung **Opisthomi** Cope.

Schwimmbase geschlossen, Kiemendeckel unter der Haut, Parietalia getrennt, Schultergürtel weit vom Schädel entfernt an der Wirbelsäule angehängt. Bauchflossen fehlen.

Die einzige hierher gehörige Familie der Mastacembeliden stammt vermutlich von den Blenniiden ab.

3β Nebenordnung **Pediculati** aut.

Die durch ihre armartige Ausbildung der Brustflossen auffällige, in sich geschlossene Gruppe ist ausgezeichnet durch geschlossene Blase, verdecktes Operculum, getrennte Parietalia, mangelnde Rippen, mangelndes Mesocoracoid und die Verwachsung der Kiemenspalten zu einer an

Fig. 118. *Lophius piscatorius* L. Küsten Europas. (Nach Benecke.)

der Brustflossenbasis gelegenen kleinen Öffnung. Die Haut entbehrt der Schuppen, ist aber mit Dornen und Stacheln bewehrt. Hierhin gehört der bekannte *Lophius* (Fig. 118) und die Familien der Ceratiidae, Antennariidae, Gigantactinidae und Malthidae.

3γ Nebenordnung **Plectognathi** Cuvier.

Absonderlich spezialisierte Nachkommen der Acanthopterygier, deren Schwimmbase abgeschlossen ist, deren Parietalia durch die

Supraoccipitalia getrennt sind. Maxillaria und Praemaxillaria sind meist verwachsen. Schultergürtel am Schädel befestigt, ohne Mesocoracoid. Ventralflossen brustständig, reduziert. Hautpanzer zu festen Platten und Stacheln spezialisiert.

Fig. 119. *Ostracion cornutus* L. Atlantic. (Nach Günther.)

Unterordnung Sclerodermi

mit senkrechter Supraclavicula, und einfach stachelförmigen oberen Wirbelbögen. Hierhin gehören die Triacanthiden, Triodontiden, Balistiden und die Ostracioniden, von denen die letzteren schon im älteren Tertiär typische Vertreter aufweisen. Kiemendeckel (Opercularia) reduziert. Wirbelsäule verkürzt. Rippen fehlen.

Unterordnung Gymnodontes

mit schräger, fast horizontaler Supraclavicula, die vorderen Wirbel mit besonders gestalteten zweispaltigen oberen Bögen. Sie umfassen die Familien der Tetrodontiden, die schon im Alttertiär gefundenen Diodontidae mit ihrem eigentümlich spezialisierten Gebiß und die sonderbare Gattung *Mola*, den sogenannten schwimmenden Kopf, der riesige Dimensionen erreicht.

C. Tetrapoda.

Hauptstamm der Oberstufe der Wirbeltiere.

Der Name Tetrapoden ist zwar mehrfach zusammenfassend für die vierfüßigen Wirbeltiere gebraucht, aber bisher nicht zu einer systematischen Einheit gegenüber den Fischen und Tunicaten erhoben worden. Die Berechtigung einer solchen Einheit ergibt sich aus den S. 11 und 14 erörterten Beziehungen der Fische zu den höheren Klassen der Wirbeltiere. So lange man die Fische als Stammformen derselben und die Amphibien als ihren Übergang zu den typischen Landbewohnern ansah, lag zu einer Zusammenfassung der Landbewohner kein unmittelbarer Anlaß vor. Nachdem wir aber die Tunicaten und Fische als Seitenstämme älterer Stufen der Wirbeltierentwicklung auffaßten, müssen wir notgedrungen die Tetrapoden auch systematisch von ihnen ablösen. Daß sie nun stammesgeschichtlich eine Einheit bilden, kann wohl kaum bezweifelt werden. Dazu sind ihre morphologischen Beziehungen untereinander viel zu innige, als daß wir an ihrer gemeinsamen Abkunft zweifeln könnten. In allen ihren Organisationsverhältnissen ergaben sich gemeinsame Grundzüge, und es gibt wohl kaum eine Anlage in ihrem Körper, in dem einzelne Typen engere Beziehungen zu den Fischtypen als zu den anderen Klassen vierfüßiger Landtiere anwiesen. Aus der unerschöpflichen Menge enger Beziehungen ihrer genannten Organisation lassen sich etwa folgende Punkte als Definition hervorheben:

Tetrapoden sind Lungenatmer, normal mit gesondertem Kopf, Hals und Rumpf, mit axialen, in der Regel fünfzehigen Gliedmaßen, mit durchgehenden Nasengängen (Choanen), paarigen Augen und echten Ohren, knöchernem Innenskelett, festem Hinterhauptsgelenk, mit der Epiphyse in der Parietalregion. Schultergürtel verknöchert, mehrteilig, Becken primär an der Wirbelsäule (Sacrum) befestigt. Wirbelsäule deutlich in Wirbel gegliedert; jeder derselben in obere Bögen und Wirbelkörper geteilt. Rippen einfach, meist zweiköpfig. Der

Blutkreislauf steht auf einer wesentlich höheren Stufe als bei den niederen Formen. Ein Herz ist immer ausgebildet. Auch das Gehirn ist scharf von dem Rückenmark gesondert. Das Branchialskelett bleibt dem Kopf untergeordnet.

Die Gruppierung der Klassen.

Nachdem im Anfang des 19. Jahrhunderts die Amphibien als besondere Klasse allmählich von den Reptilien getrennt waren, denen sie Linné, Cuvier u. a. noch als Ordnung eingefügt hatten, ist an den vier Klassen von Tetrapoden: Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia, kaum gerüttelt worden, trotzdem allmählich eine große Anzahl fossiler Tetrapoden bekannt wurden, die sich in jenes System nicht recht einfügen wollten. Namentlich lernte man im Karbon, Perm und in der Trias Formen kennen, die Merkmale von Amphibien und Reptilien vereinigten. Während Burmeister 1850 diese Erkenntnis klar hervorhob, behandelten die andern die zweifelhaften Formen nur von dem Gesichtspunkt, ob man sie besser den Amphibien oder Reptilien unterordne. Schließlich einigte man sich darin, fast alle jene Formen den Amphibien zuzuzählen, weil man bei einigen Jugendformen ihrer Vertreter Kiemenbögen beobachtet hatte.

Innerhalb der Amphibia stellte R. Owen 1861 für jene alten Typen zwei Ordnungen auf, die er als Ganocephali und Labyrinthodonti bezeichnete. Die ersteren umfaßten sehr verschiedene paläozoische Gattungen, die letzteren jene großen Formen der Trias, die durch ihre Faltenzähne gekennzeichnet waren. Cope faßte diese und einige kleine karbonische Formen, die inzwischen von Dawson als Microsauria beschrieben worden waren, als „Stegocephali“ zusammen. Der Name war richtig gewählt, denn alle diese Formen waren in auffälligster Weise durch ein geschlossenes Schädeldach charakterisiert, das keinerlei Andeutungen von Durchbrüchen in der hinteren Schädelregion erkennen ließ. Von Cope und allen folgenden Autoren sind dann diese Stegocephali als Unterabteilung der Amphibien aufgefaßt und mit den Urodelen und Anuren als Ordnung auf eine Stufe gestellt worden.

Die speziellere Einteilung der Stegocephala durch Cope suchte dann namentlich Zittel¹⁾ zu bessern, der bei ihnen drei Unterordnungen, der Lepospondyli (Hülsenwirbler), der Temnospondyli (Schnittwirbler) und der Stereospondyli (Vollwirbler) unterschied. Leider trug auch diese Einteilung nur gewissen Differenzen, nicht aber den gegenseitigen Beziehungen dieser Formen Rechnung, und alle wurden als echte Amphibien betrachtet. Daß Hermann Credner gelegentlich der Beschreibung

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

der permischen Tetrapoden des Planenschen Grades jene Stegocephalen und einige primitive Reptiltypen als Eotetrapoda zusammenfaßte, hat eine Änderung des ganzen Systems nicht herbeigeführt, da in seinen Eotetrapoda noch heterogenere Typen zusammengefaßt waren als in Copes Stegocephalen.

Georg Baur¹⁾, der 1896 eine kleine phylogenetische Studie über die Stegocephalen schrieb, sagt „The Stegocephali are vertebrates, with gills in the young stages and lungs in the adult, and are therefore placed among the Batrachia.“ Dieses Merkmal allein kann aber heute nicht mehr als entscheidend für diese Zugehörigkeit gelten. Wir kennen jetzt sogar verschiedene Batrachier, deren Entwicklung ohne das Larvenstadium der Kanlquappe und infolgedessen auch ohne Kiemenbildung vor sich geht. Mit mehr Recht legen wir wohl jetzt allgemein das Hauptgewicht auf den Bau des Schädels. Charakteristisch für die Amphibien scheinen daran namentlich eine relativ geringe Zahl von Knochen, der doppelte Condylus occipitalis, ein großes Parasphenoid, ein großer Schädeldurchbruch in der postorbitalen Region und der Mangel deutlich ausgeprägter Epitrikalecken. Außerdem sind dünne Wirbel und kurze einköpfige Rippen für die Amphibien typisch.

Für die Reptilien dagegen kann als typisch gelten im Schädel der Besitz mindestens eines Paares von Durchbrüchen in der Schläfenregion, ein einfacher, in jedem Falle basioccipitaler Condylus, ein schwaches Hervortreten der paroccipitalen Schädellecke, eine schwache Ausbildung des Parasphenoids, eine reiche Entfaltung von Knochen im Schädelbau, eine breite Ausbildung der Pterygoiden, ein pterygopalatinaler Gannmen und eine kräftige Ausbildung aller Knochen im ganzen Skelettbau. Viele sonstige Differenzen scheinen in ihrem phyletischen Entwicklungsgange schwankend und deshalb in systematischer Hinsicht weniger wesentlich zu sein.

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

Seit einer langen Reihe von Jahren hatte ich mich bemüht, vor allem den anatomischen Bau jener älteren Formen klarer zu stellen, um für ihre stammesgeschichtliche Beurteilung eine solidere Grundlage zu gewinnen. In zwei Schriften (Zool. Anz. 1909 und 1910) suchte ich die hieraus gewonnenen Gesichtspunkte, die mir für die systematische

¹⁾ G. Baur, The Stegocephali, a phylogenetic study. Anatom. Anz. XI. Nr. 22. (1896) 658.

Beurteilung der ältesten Tetrapoden leitend schienen, zur Diskussion zu stellen. Bereichert wurde diese Darlegung durch die interessanten Funde karbonischer Tetrapoden, von denen uns soeben B. Williston kurze Berichte gegeben hat¹⁾.

Den Bemühungen, die ältesten Tetrapoden entweder den Amphibien oder den Reptilien einzureihen, steht vor allem der Umstand entgegen, daß sie ein geschlossenes stegales (Jkl.) Schädeldach besitzen²⁾. Auch die ältesten, bestimmt ausgeprägten Reptilien lassen uns nicht im Zweifel darüber, daß sie von „Stegocephalen“, d. h. wie ich mich vorsichtiger ausdrücken will, von Vorfahren mit stegalem Schädeldach abstammen.

Ein Blick auf die im folgenden gegebenen Schädelbilder überzeugt wohl zunächst davon, daß man die stegalen Formen schon wegen ihres Schädelbaues weder den Amphibien noch den Reptilien zurechnen kann. Nun war der nächstliegende Ausweg aus diesem Dilemma, alle jene älteren Formen mit stegalem Schädelbau als eine besondere Klasse der Tetrapoden, eben als Stegocephalia zusammenfassen. Zieht man aber die Differenzen ihres Schädelbaues und andere Organisationsverhält-

¹⁾ S. W. Williston, „The oldest known Reptile „*Isodectes punctulatus*“ Cope. Journ. of Geology Vol. XVI. Nr. 5. 1908. Chicago. — Derselbe, *Lysorophus a permian uredole*. (Biol. Bull. Vol. XV. Nr. 5. Oct. 1908. p. 229.)

²⁾ Gaupp hat in seiner Schrift Beiträge zur Morphologie des Schädels III, Zur vergleichenden Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. Morphol. Arbeiten, herausgegeb. v. Gust. Schwalbe, IV (1), S. 121, den Gegensatz zwischen dem geschlossenen Schädeldach eines Stegocephalen und dem mit Jochbögen konstruierten Schädeltypus der höheren Tetrapoden scharf hervorgehoben und ersteren als stegokrotaph, letzteren als zykokrotaph bezeichnet. Das sind unangenehme Wortbildungen, die namentlich in den terminologischen Kombinationen, wie „Monozykokrotaph“ fast unaussprechlich werden. Das allein schreckt wohl schon ab diese Bezeichnungen zu übernehmen, indes bestimmt mich dazu auch ein sachlicher Grund. G. Baur sowohl wie E. Gaupp verwenden den Begriff des geschlossenen Schädeldaches (stegokrotaph Gaupp) ebenso für Stegocephalen wie für Schildkröten vom Typus der Chelone. Das sind aber total verschiedene Schädelbildungen. Gegenüber dem doch primär geschlossenen Stegocephalen-Schädel ist der der Cheloniden äußerst spezialisiert und im besonderen die Überdachung der Schläfenregion in dem vorher zykokrotaphischen Schädel lediglich durch eine kaudale Ausbreitung der Parietalia zustande gekommen. Bei diesbezüglicher Verwendung würde der Bezeichnung stegokrotaph nur noch eine habituelle, aber keinerlei morphologische Bedeutung mehr zukommen.

Ich habe demgegenüber den Schädeltypus der Stegocephalen, bei dem die Schläfenregion vollständig durch ihre spezifischen Deckknochen überdacht ist, als „stegal“, alle ändern, in denen das Dach unterbrochen und zwischen diesen „Durchbrüchen“ oder Gruben und Lücken, durch Joche oder Brücken gestützt ist, als „zygal“ bezeichnet. Daraus ergeben sich dann die einfachen Bezeichnungen monozygal und dzygal für die beiden Hauptformen des Reptilienschädels. Wenn man für die Überdachungsart der Schläfenregion der Cheloniden eine besondere Bezeichnung für nötig hält, so könnte man dafür wohl das Wort „tegal“ bilden.

nisse in Betracht, so können wir unmöglich alle jene Formen unter einen Hut bringen.

Daß die Stegocephalie als primär anzusehen ist, dafür spricht die unverkennbare Tatsache, daß auch alle Typen von Fischschädeln von stegalen Schädeldächern ausgehen (vgl. die Schädelbilder der ältesten Fische). Ein gewisser Parallelismus in der Gliederung des Schädeldaches bei Fischen und Tetrapoden läßt sich dabei nicht übersehen. Auch bei den Fischen finden sich sehr verschiedene Gliederungsarten des stegalen Schädeldaches. Man denke dabei z. B. an das Schädeldach der Plakodermen, der Störe, der Ganoiden und der Dipnoer. Bei diesen glaube ich jetzt den Nachweis erbringen zu können, daß der primitive Ausgangspunkt aller dieser Schädelformen ein einheitliches Dach war, das erst unter dem Zug und der Spannung der überdachten Kopfteile in Regionen und bestimmte Knochenplatten zerlegt wurde. Die prinzipielle Übereinstimmung in der Anlage der überdachten Kopfteile hat dann über den wichtigen und konstanteren Teilen bestimmte Elemente zur Selbständigkeit gebracht, während sich in andern stärkere Abweichungen des inneren Baues auch in der Bildung des Schädeldaches geltend machten.

Die Frage ist nun, ob nicht auch hier bei den „Stegocephalen“ analoge Verhältnisse vorliegen. Ich betone, daß es sich dabei nur um Analogien handeln kann, denn einen Fischschädeltypus, aus dem wir die Stegocephalen-Schädel direkt ableiten könnten, gibt es trotz G. Bours entgegengesetzter Annahme¹⁾ meines Erachtens nicht. Gewisse Ähnlichkeiten, wie sie namentlich die Crossopterygier unter den älteren Ganoiden zeigen, sind doch noch lange keine Übereinstimmungen und erklären sich eben aus einer ähnlichen Einwirkung der inneren Kopfteile auf das Schädeldach und durch die prinzipielle Einheitlichkeit der Organisation des Wirbeltierkörpers. Schon der Umstand, daß das Scheitelloch bei allen Fischen in der Region der Frontalia liegt, beweist allein schon einen durchgreifenden Gegensatz in der Schädelbildung der Fische und der Tetrapoden.

Ist aber das Schädeldach der ältesten Tetrapoden erst sekundär durch die darunter gelegenen Schädelelemente, sowie durch die Homoplasie gleichwertiger metamerer Skelettbildungen wie der oberen Bögen und der Schädeldachknochen (Nasalia, Frontalia, Parietalia, Supraoccipitalia) gegliedert worden, dann ist es begreiflich, daß wir zunächst große Differenzen in der Sonderung des stegalen Schädeldaches finden. In diesen würden z. T. die Differenzen zum Ausdruck kommen, die lange

¹⁾ G. Baur, The stegocephali a phylogenetic study. Anat. Anz. XII. 22. 1896.

vor der Differenzierung des Schädeldaches in den inneren Organen vorhanden waren. Lange getrennt entwickelte Reihen als Vorfahren der bis jetzt ältesten Tetrapoden müssen wir sowieso annehmen, da die Mannigfaltigkeit der ältesten Formen aus dem Karbon auch in andern Organisationsverhältnissen sonst keine Erklärung finden könnte.

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

Geben wir damit die Vorstellung auf, daß die Stegocephala innerhalb der Tetrapoden ein geschlossener Formenkreis seien, so gewinnen außer den Differenzen der stegalen Schädelformen vor allem die tiefgreifenden Unterschiede in der Wirbelbildung der paläozoischen Tetrapoden erhöhte Bedeutung. Schon frühere Autoren und namentlich Zittel¹⁾ haben diesen Differenzen großen Wert in systematischer Hinsicht beigemessen, dieselben aber doch nicht zur Sonderung höherer Einheiten für ausreichend erachtet. Allerdings waren damals auch die ziemlich komplizierten Verhältnisse des Wirbelbaues der ältesten Tetrapoden noch nicht genügend aufgeklärt.

Wir können offenbar auch innerhalb der Tetrapoden Stufen der historischen und organisatorischen Entwicklung erkennen. Auf der höchsten Stufe stehen unverkennbar die Säugetiere. Wir werden sie an das Ende der Entwicklung stellen müssen und die zu ihrer Organisation führende Richtung als die Hauptrichtung der Tetrapoden-Entwicklung ansehen dürfen. Ihnen stehen offenbar als unmittelbare Vorfahren voran die hier als Paratherien bezeichneten Formen, die den ältesten Reptilien so nahe stehen, daß man sie bisher sogar mit diesen vereinigte. Die Reptilien schieben sich nur mit ihren ältesten Vertretern zwischen die Paratheria und deren Vorfahren ein, die wir hier als Miosaurier bezeichnet haben, wie ja überhaupt die Entwicklung zu neuen höheren Formen in der Regel nicht die ganze Stufe der nächst niederen durchläuft, sondern von Typen derselben ausgeht, die noch im Werden begriffen sind, die ihre Organisation noch nicht auf ein bestimmtes Verhältnis aller Teile festgelegt haben. Die Miosaurier bilden also die erste Etappe dieser Hauptrichtung, die wir damit festgelegt haben. Eine Seitenrichtung von den Reptilien aus schlugen als Klasse die Vögel

¹⁾ K. v. Zittel: Handbuch der Paläontologie, Bd. III, S. 347.

ein; darüber ist niemand mehr im Zweifel. Das gleiche scheint mir aber auch von den Amphibien zu gelten und wahrscheinlich auch von den Hemispondyla. Den Ausgangspunkt der beiden letzteren kennen wir noch nicht. Der der Amphibien dürfte vielleicht bei Microsauriern liegen. Der der Hemispondylen dürfte vor der uns bekannten Entwicklungsgeschichte der Tetrapoden zu suchen sein, d. h. wir müßten unbekannte ältere Tetrapoden als ihre Vorfahren voraussetzen. Das ergibt das folgende Bild:

Tetrapoda.	
Hauptklassen	Nebenklassen
I. Stufe ?Vorklasse	I α Stufe Hemispondyla
II. Stufe Miosauria	?II α Stufe Amphibia
	II β_1 Stufe Reptilia
	II β_2 Stufe Aves
III. Stufe Paratheria	
IV. Stufe Mammalia	

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

I. Nebenklasse **Hemispondyla** Jaekel 1909.

Als eine Klasse für sich erweisen sich zunächst die Formen, deren Wirbel nicht in toto, sondern in Teilstücken verknöcherten, oder in unverknöchertem Zustande persistierten. Alle diese faßte ich als Hemispondyla nov. cl. zusammen. Ihre typischen Vertreter sind die Formen mit temnospondylem und embolomerem Wirbelbau, vor allem der bekannte Archegosaurus. An dieser Form ließen sich sämtliche Wirbelossifikationen von vorn nach hinten verfolgen und zeigen¹⁾, daß die Teilstücke der Wirbel in den verschiedenen Körperregionen sehr verschieden ausgebildet sind und Typen der Wirbelbildung umfassen, die man früher auf Grund einzelner Beobachtungen verschiedenen Formenkreisen als Typen zuschrieb. Die Figuren 120, A—F erläutern diese an demselben Individuum beobachteten Differenzen. Typisch für diese Wirbelbildung ist die Zusammensetzung aus zwei Abschnitten, einem vorderen, einheitlichen, dessen Ossifikationszentrum

¹⁾ Jaekel, Über die Organisation von Archegosaurus Zeitschrift d. deutsch. geol. Gesellsch. 1896. Heft 3. S. 511.

basal gelegen ist, dem „Hypozenrum“ Gaudry's, und einem hinteren Abschnitt, in dem jederseits zwei dorsal gelegene Ossifikationszentren („Pleurozentra“) typisch sind, aber im hinteren Teil des Körpers jederseits in ein oberes und ein unteres Stück zerfallen (Fig. 120, D). Im hinteren Teil des Schwanzes unterbleibt die Ossifikation dieser hinteren Stücke bereits in einer Region, wo die vorderen Hypozentra noch zwei schwache basale Ossifikationen aufweisen (Fig. 120, F). Weiter hinten kommen auch diese nicht mehr zur Ausbildung, sodaß hier die Chorda ohne Ossifikation blieb.

Während bei Formen wie *Acanthostoma* und den Branchiosauren die Chorda fast in ganzer Länge auf diesem Stadium persistierte, verstärkte sich bei andern die Verknöcherung der Hypozentra, so daß die

Fig. 120. Die hemispondylen Wirbelformen von *Archegosaurus decheni* Goldf. aus dem unteren Perm von Lebach bei Saarbrücken. Rekonstruiert. Die beiden ersten sind Rumpf-, die folgenden Schwanzwirbel. *Hc*, Hypozentrum; *Pc*, Pleurozentren; *np*, *n*, Neurapophysen; *Hp*, Hämapophysen. (Nach Jaekel.)

Pleurozentren wenigstens innerhalb der Rumpfregeion an den Oberrand der Chordascheide verdrängt werden und hier als kleine keilförmige Stücke verkümmerten. Es sind das Formen, die man bisher als Stereospondyli oder Vollwirbler bezeichnete, und deren Hypozentrum man irrtümlich für den normalen Wirbelkörper hielt, während es nur deren vorderen Abschnitt vorstellt. Die hemispondyle Wirbelbildung steht, wie ich an anderer Stelle¹⁾ erläuterte, mit der embryonalen Wirbelbildung von *Sphenodon* in inniger atavistischer Beziehung, bietet aber doch in ihrer ganzen phylogenetischen Selbständigkeit und ihrer später ausgeprägten eigenartigen Weiterentwicklung (der sogenannten Stereospondyli) keinen Konnex mit der normalen Wirbelausbildung der übrigen Tetrapoden. Schon ihre Wirbelbildung bedingt also die Selbständigkeit

¹⁾ Über die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen. Juli. Protokoll d. deutsch. geol. Ges. Bd. 56. 1904. S. 109.

dieser Klasse, die in der Trias mit den Riesenformen der sogenannten Labyrinthodonten ihren Kulminationspunkt und zugleich auch ihr Ende erreichte.

Definition: Süßwasserbewohnende, vermutlich rückgebildete, Salamander oder krokodilförmige Tetrapoden mit kurzem Hals, zwei schwach gebanten Schreitbeinen, deren vorderes (wohl primär) 4, deren hinteres 5 Zehen aufweist, mit komprimiertem, mäßig langem Ruderschwanz. Wirbelkörper aus Hypozentrum und 2 Pleurozentren gebildet, die aber vielfach knorpelig persistierten. Schädel in der Regel stegal, bei kräftiger

Fig. 121. Schultergürtel von *Archegosaurus decheni* Goldf. In der Mitte die Interclavicula, vorn beiderseits die Claviculae, dahinter seitlich die löffelförmigen Cleithra, den Außenrand der dreieckigen Scapularia bedeckend. Unteres Perm von Lebach bei Saarbrücken. Größe etwa $\frac{1}{2}$.

Verknöcherung mit Tremalkanälen, in der Schläfenregion mit allen bei Tetrapoden vorkommenden Deckknochen, nur ausnahmsweise mit einem Durchbruch in der oberen Schläfenregion. Zähne kegelförmig, an der Basis gefaltet, auf den Vomer, Palatina und Transversa eine innere Zahnreihe bildend. Gaumen craniopalatin, mit schmalen Parasphenoid, großen Gammendurchbrüchen, vorn gelegenen Choanen und Internaxillargruben. Condyli occipitales seitlich gestellt, frei vorragend, häufig unverknöchert. Rippen einköpfig, Bauchrippen schnuppig, große Schuppen bisweilen über die ganze Haut verteilt. Claviculae und Interclavicula sehr große skulpturierte Platten bildend; Cleithra löffelförmig; Scapulare

breit, Coracoid in der Regel knorpelig. Becken meist mit knorpeligen Ossa pubis und schlankem Ilium an einer Sacralrippe aufgehängt. Lebensdauer vom Karbon bis zur oberen Trias.

In der Gruppierung der Formenkreise wird man die Branchiosauriden zwar hinsichtlich ihrer Organisationshöhe auf die niederste Stufe stellen müssen, man wird sie aber schon wegen ihrer Dekadenz nicht an den Ausgangspunkt der übrigen stellen können. Ihre landbewohnenden Vorfahren müssen schon in der Fuß- und Wirbelbildung eine wesentlich straffere Organisation besessen haben. Mir scheint, daß wir den relativ kleinen Formenkreis am richtigsten in folgender Weise gliedern können:

1. Stufe mit breiten flachen Schädeln, großen Augenhöhlen, kurzer Nasalregion, ausgebreiteter Interclavicula, mäßig langem Schwanz, Körper ganz mit großen, dünnen, radial skulpturierten Schuppen bedeckt.

I α Nebenordnung **Branchiosauri.**

Salamanderähnliche, meist kleine Süßwasserbewohner mit breitem, flachem, stegalem Schädeldach mit sehr großen Orbitae, relativ großem Parasphenoid, breiter, gerundeter Interclavicula, mit schwacher Wirbelverknöcherung, schwach entwickelten Füßen, komprimiertem Ruder-schwanz, schuppiger Haut. Zehenformel 2.2.3.3 bzw. 2.2.3.4.3.

Hierhin rechne ich:

Familie Branchiosauridae, klein mit halbkreisförmigem, glattem Schädeldach, unverknöcherten Wirbelstücken, Karbon Nordamerika und Perm Europa (Apateon — Protritron — Branchiosaurus, Pelosaurus).

Fig. 122. *Apateon pedestris* H. v. Meyer. Ein Branchiosauride aus dem unteren Perm von Odershausen in der Pfalz. $\frac{3}{2}$. Rückenseite.

I β Nebenordnung **Plagiosterni.**

In der oberen Trias Württembergs entdeckte Eb. Fraas kürzlich einen neuen Typus mit sehr breitem halbkreisförmigen Schädel, der in

seinem Bau den Sclerocephalen ziemlich fremdartig gegenübersteht und sich wohl am besten als spezialisierter Nachkomme primitiver Vertreter der ersten Stufe auffassen läßt.

Große Vierfüßler mit sehr breitem Kopf, vorn gelegenen Nasen und Augen, mit breiter Basis des Parasphenoids und geschlossener innerer Zahnreihe auf Vomer, Palatina und Transversa. Condyli verknöchert. Claviculae und Interclaviculae sehr verbreitert. Keuper Stuttgarts.

Fig. 123. Gaumeußfläche des Schädels von Plagiosternum. Mittlerer Keuper Württembergs. Nach dem Original im Stuttgarter Naturalien-Kabinett mit freundlicher Erlaubnis von Prof. Eb. Fraas in $\frac{1}{3}$ nat. Größe gezeichnet. *Pm* Praemaxillen, *Ch* Choanen, *V* Vomer, *Pa* Palatina, *M* Maxillare, *Pt* Pterygoidea, *T* Transversa, *O* Orbita, *Qj* Quadratojugale, *Q* Quadratum mit Kiefergelenk, *Ps* Parasphenoid, *C* Condyli.

2. Stufe. Stattliche Formen mit großem, kräftig radial skulpturiertem, vorn verjüngtem Schädel, mit mäßig großen Augenhöhlen, relativ kleinem Parasphenoid und rhombischer Interclavicula. Wirbelkörper aus einem vorderen basalen Hypozentrum und zwei dorsalen hinteren Pleurozentren mindestens in der Hals- und Rumpfregeion kräftig verknöchert.

II. Hauptordnung Sclerocephali.

Krokodilförmige, meist ziemlich große Süßwasserbewohner mit kräftig skulpturiertem, stegalem, vorn verjüngtem Schädeldach mit mäßig großen oder kleinen Orbita, schmalen Parasphenoid, rhombischer Interclavicula, skulpturierten Claviculae, schmalen Cleithra mit blattförmigen Gastralien (sogenannten Bauchrippen) mit stark gefalteten „labyrinthodonten“ Zähnen, mit verknöcherten Wirbelteilen, kräftigem Ruderschwanz, mäßig kräftigen Schreitbeinen mit kurzem breitem Humerus, ziemlich

schlankem Femur mit freien spitz endenden Zehen und soweit bekannt der Phalangenformel vorn 2.3.4.?, hinten 2.3.4.5.4.

Familie Sclerocephalidae mit vorn verjüngtem Schädeldach, längeren Zahnreihen auf den inneren Kieferknochen, mit offenem Ohrausschnitt, halbringförmigen Hypozentren und wohlentwickelten Pleurozentren mit

Fig. 124. Schädeldach eines Hemispondylen (vgl. *Chelydosaurus vranii* Fritsch) aus dem obersten Karbon (Gaskohle) von Nürschan, Böhmen. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

unverknöcherten Coracoiden und Ossa pubis. Anthracosaurus im Karbon, im Perm: Sclerocephalus Goldf., Chelydosaurus, Archegosaurus. Hierher die Familie der Micropholidae in Südafrika, die Cochleosauridae, die Eryopidae in Texas, wie obige, aber groß, mit dickem Schädel, je einem Zahn auf den inneren Kieferknochen, mit stark ossifizierten Schulter- und Beckenknochen, normal verknöcherten Wirbelteilen. Eryops

im Perm von Texas. Hierher ferner die Riesenformen der Trias, die wegen ihrer komplizierten Zähne als Lybyrinthodonten zusammengefaßt

Fig. 125. *Archegosaurus deckeni* Goldf. Unt. Perm von Lebach b. Saarbrücken. Rekonstruktion $\frac{1}{6}$ nat. Größe. (Nach Jaekel.)

Fig. 126. *Trematosaurus brauni* Burmeister aus dem oberen Buntsandstein (unterer Trias) von Bernburg. $\frac{1}{2}$ nat. Größe. Die Lacrymalia sind noch mit *Prf*, die Postnasalia mit *L* bezeichnet. *Pm* Praemaxillen, *N* Nasalia, *J* Jugalia, *Po* Postorbitalia, *St* Supratemporalia, *Q* Quadratojugal, *Sq* Squamosa, *Ep* Epiotica. (Nach Jaekel.)

wurden, und zwar die Metopiadae mit dem riesigen *Metopias diagnosticus* des württembergischen Keupers, die *Capitosauridae* mit flachem Schädel,

Fig. 127. Gaumenfläche von *Acanthostoma vorax* Cred. GröÙe $\frac{2}{3}$ (nach Jaekel). *Pm*, Prämaxillen; *V*, Vomer; *Ni*, Choanen; *Mx*, Maxillaria; *Pa*, Palatina; *Tr*, Transversa; *Pt*, Pterygoidea; *Qj*, Quadratojugalia; *Q*, Quadrata und Kiefergelenk; *Psp*, Parasphenoid.

Fig. 128. Schädeldach von *Acanthostoma vorax* Cred. Nat. GröÙe. Unteres Perm von Nieder-HäÙlich b. Dresden. Orig. Geol. Pal. Inst. Leipzig. *Na* Nasenöffnungen, *Pm* Praemaxillaria, *M* Maxillaria, *N* Nasalia, *L* Lacrymalia, *Pn* Postnasalia, *F* Frontalia, *Pt* Postfrontalia, *Po* Postorbitalia, *J* Jugalia, *P* Parietalia, *St* Supratemporalia, *Os* Supraoccipitalia, *S* Squamosa, *Qj* Quadratojugalia.

weit zurückliegenden kleinen Augen, und der Tendenz den Ohreingang durch Verlängerung der Epitrikalecken zu umwachsen. Hypozentra groß, die Chorda dorsal umfassend, Pleurozentra reduziert. Interclavicula breit. Innere Zahnreihen normal ausgebildet. Capitosaurus im Buntsandstein und Cyclotosaurus im Keuper.

II α Nebenordnung †**Acanthostomi** m.

Schädel kräftig, vorn verjüngt, hinten aufgewölbt, mit mäßig großen Augenhöhlen, großer Präfrontallücke, und großer Vomerlücke, großen Palatina und wohl ausgebildeten Transversa. Die Gaumenknochen tragen wenige innere Zähne am Kieferrand. Hierhin gehört als Typus Acanthostoma (Fig. 127 u. 128), ferner Dasyceps im englischen Karbon.

3. Stufe. Schädel kräftig, im hinteren Teil vorgewölbt mit einem eigenartigen Schläfendurchbruch.

III. Hauptordnung †**Trematocephali**.

Krokodilähnliche Formen mit kräftig skulpturiertem vorn verjüngtem hinten aufgewölbtem Schädeldach, das in der Schläfenregion jederseits einen einfachen Durchbruch aufweist. Es ist sehr bemerkenswert, daß sich auch innerhalb dieser typischen Hemispondylen ein Schläfendurchbruch einstellte, daß er aber offenbar in ganz anderer Weise erfolgte als bei den Paratheria und Säugetieren. Schrittbeine ziemlich kräftig. Bisher nur einige Formen im Perm von Texas durch Williston beschrieben.

Fig. 129. *Cacops aspidophorus* Will. Skelett nach Willistons Abbildung gezeichnet.
1/4. Perm von Texas.

Das phylogenetische Verhältnis der Hemispondylen ist nicht leicht zu beurteilen. Wären sie die ältesten Tetrapoden, so würde man sie wohl als deren ursprünglichste Vertreter ansehen müssen. Das ist aber nicht der Fall, da ihnen die Mehrzahl der Microsaurier im Karbon vorgeht, und sie erst im Perm weitere Verbreitung erlangen. Ihre

zweifelloos sekundäre Anpassung an das Wasserleben erklärt einen großen Teil ihrer niederen Organisation und läßt diese und namentlich auch die Hemispondylie, die sekundär auch bei Ganoiden auftrat, als epistatische Hemmungen ontogenetischer Bildungsprozesse erscheinen.

Bei dieser Auffassung läßt sich auch die stammesgeschichtliche Aufeinanderfolge ihrer Formenkreise am leichtesten verstehen. Die Branchiosauriden, die mit einer einzigen Form schon im Karbon von Ohio auftraten, wären die zunächst am stärksten gehemmten Typen, während durch unmittelbare Anpassung an das Wasserleben die kräftigeren Formen, die in der jüngeren Trias mit fast meterlangen Schädeln riesige Dimensionen erlangten, während die Trematocephali mit ihrem Schläfendurchbruch auf eigenem Entwicklungswege die höchste Organisationsstufe erreichten. Als Vorfahren anderer Tetrapoden können die Hemispondyla schon wegen ihrer Wirbelbildung nicht in Betracht kommen.

Alle übrigen Tetrapoden haben einheitlich ossifizierte, also vollständige „holospondyle“ Wirbelkörper, in denen die beiden primären Urwirbelstücke zu einer neuen Einheit miteinander verschmolzen sind; sie bilden auch darin eine höhere Stufe der Wirbeltierentwicklung.

II. † **Miosauria** nom. nov.

Hauptklasse der zweiten Stufe.

Die Notwendigkeit, die Stegocephalen mit vollständigen „holospondylen“ Wirbeln einerseits von den Hemispondyla, andererseits von den Amphibia und Reptilia abzulösen, führte mich dazu, den von Dawson als Microsaurier bezeichneten Formenkreis zum Range einer Klasse zu erheben. (Zool. Anz. 1909 S. 209.) Nachdem nun aber dieser Sammel-punkt für indifferente alte Tetrapodentypen geschaffen ist, die sich noch nach keiner der späteren stammesgeschichtlichen Richtungen festgelegt haben, wird es sehr schwierig, sie systematisch und diagnostisch von denjenigen Formen abzulösen, die eine gewisse Spezialisierung im Sinne der Reptilien, Paratherien oder Amphibien erfahren haben, aber in ihren wesentlichen Eigenschaften und diagnostischen Kennzeichen doch noch dem Typus der Microsauria angehören. Es sind das vor allem die Cotylosaurier und einige vereinzelt Typen, die teils den Reptilien, teils den Amphibien zugezählt werden.

Nun wäre der einfachste Ausweg, diese als Unterabteilungen der Klasse der Microsauria einzureihen, aber das scheint aus zwei Gründen untunlich. Erstens sind diese Formen z. T. so groß geworden, daß der Name Microsauria nicht mehr für sie paßt, und zweitens ist dieser Kreis

von Dawson, seinem Begründer, eben erheblich enger gefaßt und auf die Formen beschränkt worden, die auch von mir als Microsaurier bezeichnet wurden. Es erscheint hiernach doch richtiger, die Microsaurier im bisherigen Sinne zu belassen, sie aber als Unterklasse aufzufassen und sie mit einer zweiten Unterklasse, den Cotylosauria, in eine Klasse zu vereinigen. Für diese wäre der Name Miosauria geeignet, da bei ihren Vertretern die Sauriercharaktere noch nicht ausgeprägt sind, sie also eine Vorstufe zu den höheren Formenkreisen bilden. Durch die Ablösung der Cotylosauria von den Reptilien und Paratherien gewinnen diese sehr viel an systematischer Schärfe.

Für die Miosauria als Klasse ergibt sich nun folgende Definition: Kurzhalsige, schwerfällige, vierfüßige oder fußlose Kriech- oder Schwimmtiere mit stegalem Schädeldach, einfachem, meist schwach bezahntem Gaumen, indifferenten acrodonten Kegelzähnen am Kiefferrand, doppelten oder dreiteiligen Hinterhauptsgelenken, mehrteilig zusammengesetztem Unterkiefer. Wirbel holospondyl und diplocoel, mit kräftigen Querfortsätzen und wohl ausgebildeten Rippen im ganzen Bereich des Halses und Rumpfes. Füße kurz, schwerfällig, mit noch unbestimmter Zehenformel. Schultergürtel mit wohl ausgebildeten Deckknochen. Ein bis zwei Sacralwirbel dienen zur Befestigung des Beckens. Als Hautskelett ist z. T. noch ein gleichmäßiges dünnes Schuppenkleid vorhanden, bei höheren Formen kommen größere aber vereinzelte Buckel in der Haut und Gastralria vor. Verbreitet im Karbon, Perm und in der Trias.

Dieser Kreis holospondyler, stegocephaler Tetrapoden ist immer noch so formenreich, daß vielleicht später seine weitere Zerlegung notwendig werden wird. Bei unsrer noch recht mangelhaften Kenntnis ihres Skelettbaues scheint mir aber schon ein wesentlicher Fortschritt darin zu liegen, daß wir seine Vertreter klar von den Hemispondyla, den Reptilia und den Amphibia loslösen. Es gehören hierher zunächst ältere Formen aus dem produktiven Oberkarbon von Ohio, Irland und aus der sogenannten Gaskohle von Nürschan in Böhmen. Die von Linton in Ohio sind von Edw. Cope¹⁾, die von Kilkenny in Irland von Huxley²⁾ und die aus Böhmen von Ant. Fritsch³⁾ monographisch bearbeitet worden. Ihr Erhaltungszustand muß als äußerst günstig be-

¹⁾ Edw. D. Cope: Synopsis of the extinct Batrachia from the coal measures. (Rep. Geol. Survey of Ohio. Vol. II. Columbus 1875. p. 349).

²⁾ Th. Huxley: Description of Vertebrate-Remains from the Jarrow Colliery, Kilkenny. Transact. R. Irish Acad. Dublin 1867.

³⁾ Ant. Fritsch: Die Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag 1883 n. folg.

zeichnet werden, da in der Regel vollständige Skelette vorliegen. Leider waren namentlich in älterer Zeit die Präparations- und Untersuchungsmethoden in der Paläontologie noch zu mangelhaft, um eine endgültige Klarstellung des zumeist recht fremdartigen Skelettbaues zu ermöglichen. Für die jüngeren und spezialisierten Formen kommen wesentlich die Arbeiten von Cope, F. Broili¹⁾, Jaekel²⁾, S. Williston über die nordamerikanischen, die von H. G. Seeley³⁾ und E. F. Newton⁴⁾ über die englischen, und die von F. v. Huene⁵⁾ über die zentraleuropäischen Formen in Betracht.

1. Stufe. Unterklasse **Microsauria** Dawson. (Lepospondyli Zittel, Holospondyli Jkl.)

Kleine kurzhalsige, Land oder Süßwasser bewohnende, Eidechsen oder schlangenartige Tetrapoden mit stegalem, verschieden zusammengesetztem Schädeldach, diplocölen⁶⁾ Wirbelkörpern, wohl entwickelten Zygapophysen und Querfortsätzen, meist zweiköpfigen Rippen. Extremitäten zum Teil als Lauffüße wohl verknöchert, zum Teil rückgebildet oder ganz fehlend. Historische Verbreitung im Karbon und Perm.

Der von Zittel gegebene Name Lepospondyla bedeutet Hülsenwirbel, besagt aber damit nichts Wesentliches und Charakteristisches für diesen Kreis, insofern auch bei Amphibien ähnliche dünne Hülsenwirbel vorkommen und die spezialisierteren Microsaurier nicht mehr als hülsenförmig bezeichnet werden können. Der von mir im Kolleg gebrauchte und von Herrn K. Schwarz auch in der Literatur eingeführte⁷⁾ Name Holospondyla bedeutet nur einen Gegensatz zu den Hemispondyla

¹⁾ Ferd. Broili: Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas (Paläont. LI). Stuttgart 1904.

²⁾ O. Jaekel: Über Ceraterpeton, Diceratosaurus und Diplocaulus (Neues Jahrb. f. Mineral. 1903, I, S. 109).

³⁾ H. G. Seeley: Pareiasaurus bombideus (Owen) and the significance of its affinities to amphibians, reptiles and mammals. Phil. Transact. Roy. Soc. London 1888 und 1891.

⁴⁾ E. T. Newton: On some Reptiles from the Elginsandstone. Phil. Transact. Roy. Soc. London 1893.

⁵⁾ F. v. Huene: Übersicht über die Reptilien der europäischen Trias. (Paläontograph.) Jena 1902.

⁶⁾ Gewöhnlich bezeichnet man diese vorn und hinten ausgehöhlten Wirbelkörper als „amphicöl“. Amphi bezieht sich aber auf den Umfang, amphicöl könnte also nur die seitliche Einbuchtung von Wirbelkörpern bedeuten.

⁷⁾ Hugo Schwarz: Über die Wirbelsäule und die Rippen holospondyler Stegocephalen (Lepospondyli Zitt.). Beitr. z. Paläont. und Geolog. Österreich-Ungarns und des Orients. Wien 1908. Bd. XXI. S. 63.

und hatte nur Sinn, solange diese Abteilungen innerhalb der Stegocephala unterschieden wurden. Der Name Microsauria, den Dawson allerdings nur für einen Teil dieser Formen gebrauchte, deutet wenigstens ein sehr charakteristisches Merkmal, die geringe Größe dieser ältesten Tetrapoden an.

Die Microsaurier stellen nur eine kurze, schnell ausgestorbene Entwicklungsreihe dar, von der sich allerdings einige Typen als Nebenordnungen separierten.

In die Hauptreihe gehören offenbar die landbewohnenden vierfüßigen, salamander- oder eidechsenartigen alten Haplosauri, während sich die zum Schwimmen aptierten Urosauri, die schlangenförmigen Aistopodi und die breithäufigen Nectridei ziemlich weit von dem normalen Typus entfernt haben und selbständige Nebenordnungen bilden.

Hauptordnung **Haplosauri m.**

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

Hierher gehören als Familien die Hylonomidae und die Microbrachidae (einschließlich Limnerpeton). (Fig. 130 u. 131.)

Fig. 130. Schädel eines sehr primitiven Haplosauriers aus den unterpermischen Süßwasserkalken von Niederhäslich bei Dresden. $\frac{2}{1}$.

Ia Nebenordnung **Urosauri m.**

Schlanke eidechsenartige Formen mit langem, seitlich komprimiertem kräftig skelettiertem Ruderschwanz. Füße zum Teil rückgebildet. Hierher gehören als Repräsentanten selbständiger Unterordnungen die Scincosauridae mit Sauravus (Fig. 132), Urocordylidae und Ophiderpetonidae.

13 Nebenordnung Aistopodi Miall.

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

Hierher gehören die Dolichosauridae und Molgophidae.

17 Nebenordnung Nectridei Miall.

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

Hierher die drei, wohl Familien repräsentierenden Gattungen *Dicraeosaurus* Jkl., *Ceraterpeton* Huxley und *Diplocaulus* Cope. (Fig. 133, 134 u. 135.)

Fig. 133. *Diceratosaurus punctolineatus* Cope sp. Schäfeldach. Oberes Karbon. Linton, Ohio. $2\frac{1}{2} : 1$. (Nach Jaekel.)

Fig. 134. Dermales Schulterskelett derselben Art, vorn die großen Clavicula, daneben die Cleithra, unten die Interclavicula. Alle sind skulpturierte Deckknochen. $\frac{2}{1}$. (Nach Jaekel.)

Von diesen vier Ordnungen scheinen mir die sehr spezialisierten Ordnungen der Urosauri und Nectridei im Palaeozoicum ausgestorben zu sein. Die Haplosauri scheinen dagegen den Ausgangspunkt der Cotylosauria zu bilden. Ob die Aistopodi ausgestorben sind oder vielleicht

mit den Gymnophionen in Beziehung zu bringen sind, bedarf weiterer Entdeckungen vollständig erhaltener Formen.

Fig. 135. *Diplocaulus magnicornis* Cope. Unterseite des Schädels und der ersten Wirbel, auf der rechten Seite mit einem Unterkieferast. Perm von Texas. $\frac{1}{8}$. (Nach S. Williston.)

2. Stufe. Unterklasse **Cotylosauria** Cope.

Es erscheint mir zweckmäßig, die Cotylosaurier im Sinne der meisten Autoren d. h. mit Einschluß der Pareiasaurier, hier als Oberstufe den Microsauriern anzuschließen, da sie sich, wie schon H. F. Osborn betonte, noch nicht klar nach den beiden Richtungen der Reptilien oder der Paratheria-Mammalia entschieden haben. Durch ihr stegales Schädeldach ordnen sie sich den alten Typen unter, erheben sich aber über dieselben nicht nur durch ihre steigende Körpergröße, sondern auch durch Spezialisierung ihres Schädels, der Gliedmaßen und der Schwanzbildung. Auch eine Halsbildung macht sich bei ihnen geltend und nähert ihre Körperform dadurch den höheren Typen. Ihr Schädeldach beginnt sich im Sinne seiner Muskulierung zu formen und die Bezahlung verschiedener Nahrung anzupassen.

Die Cotylosaurier werden dadurch zur Stammgruppe ältester Reptiltypen, vor allem aber der Paratheria, die sich in gerader Linie aus ihnen entwickelten.

Den Ausgangspunkt dieser Unterklasse der Cotylosauria bilden allem Anschein nach Formen, die den systematisch noch einfacheren Microsauriern angehören und als deren primitive Vertreter vor der Schwelle von Urreptilien und Paratherien stehen. Scharfe Grenzen gibt

es hier erfreulicherweise nicht mehr, und es ist schließlich in das Belieben des einzelnen Forschers gestellt, ob er einen solchen Grenztypus schon den Reptilien oder den Paratherien zuweisen will. Die Formen aus der Verwandtschaft von *Datheosaurus* aus dem Perm von Schlesien scheinen sowohl in der Gesamtform des Körpers, wie auch der Länge des Rumpfes und Schwanzes den Reptilien schon sehr nahe zu stehen. Weniger primitiv als *Datheosaurus* aus dem schlesischen unteren Perm scheinen *Pariotichus* und *Labidosaurus* aus dem oberen Perm von Texas zu sein.

Definition: *Cotylosauria* sind höher organisierte Miosauria, deren Schädel sich durch Kontraktion der präorbitalen Region und durch Brückenbildung in der Schläfenregion im Sinne der höheren Tetrapoden zu formen beginnt. Ihr Parasphenoid wird verkleinert, ihr Hinterhauptsgelenk bildet in der Regel das Basisoccipitale im Condylus stärker aus und führt dadurch zur Bildung eines tripartiten Condylus. Die vordere Lage der äußeren und inneren Nasenlöcher bleibt bestehen, ebenso eine primitive Bezahnung, die auch auf die inneren Gaumenknochen ausgedehnt bleibt. Der Schultergürtel nimmt den bogigen Habitus der Reptilien an, bewahrt aber in der Regel noch die Cleithra. Die Wirbelkörper sind meist kräftig verknöchert, behalten aber den diplocoelen Charakter. Im Becken bleiben die ventralen Knochen bis zur Symphyse flächig ausgebreitet. Die Gliedmaßen werden kräftiger muskuliert, so daß sich die Knochen spezialisieren, namentlich die Oberarmknochen an den Enden ausbreiten. Die Zehenformel bleibt unsicher und anscheinend noch nicht fest bestimmt.

Innerhalb der *Cotylosauria* lassen sich wohl jetzt schon zwei Richtungen auseinander halten, deren eine zu den Reptilien, deren andere zu den Paratherien und damit zu den Säugetieren überleitet. Für die letzteren ergibt sich als Ordnungsname der im gleichen engeren Sinne schon mehrfach gebrauchte Name „*Pareiasauri*“, um deren Typus sich zweckmäßig die bisher bekannten Vertreter dieses Typus scharen. Die reptilienartigen Formen lassen sich etwa um *Datheosaurus* gruppieren. Die in der Richtung zu den Säugetieren führende Ordnung werden wir als Hauptordnung, die zu den Reptilien führende als Nebenordnung auffassen können.

Hauptordnung **Pareiasauri** Seeley.

Der für diesen Formenkreis synonym gebrauchte Name *Copes Cotylosauria* war viel weiter und enthält in der späteren Fassung der

Autoren allem Anschein nach sehr verschiedenartige Formen, während die Pareiasauri Seeleys an den Typus der vorliegenden Unterordnung anknüpften, und einen wesentlich engeren Kreis umfassen. Für diese gilt folgende Definition:

Pareiasauri sind schwerfällige z. T. ziemlich große Paratherier mit geschlossenem „stegalem“ Schädeldach, ohne Schläfendurchbrüche und ohne echte Jochbogenbildung. Ihre Nasenlöcher sind getrennt. Ihr Gaumen ist nahezu „craniopalatin“, ihr Hinterhauptcondylus konzentriert unter starker Beteiligung des Basioccipitale. Ihr Unterkiefer weist noch alle primitiven Deckknochen, aber einen schwachen Coronoidprozeß auf. Ihr Schultergürtel zeigt außer Claviculis und Interclavicula z. T. noch Cleithra als obere Deckknochen. Die Scapula besitzt ein „Acromion“. Ihr Becken ist „bisacral“ d. h. an zwei Wirbeln angehängt, die unteren Beckenknochen (Pubis und Ischium) sind ventral in langer Symphyse verbunden. Die Zehenformel ist noch nicht klargestellt, nähert sich aber dem Typus 2.3.3.3.3. Alle Wirbel tragen Rippen. Hals und Schwanz sind kurz, die oberen Bögen der Rumpfregion sind breit und kräftig verknöchert, die Dornfortsätze kurz.

Fig. 136. *Pareiasaurus Beani* Seeley. Skelett rekonstruiert. Oberes Perm, Südafrika. (Nach Jaekel.)

Diese Form und *Sclerosaurus armatus* (*Aristodesmus Rütimeyeri*) aus dem Buntsandstein von Basel bilden mit ihrem höheren, vorn abgestutztem Kopf und ihren großen Stacheln am Kopf eine besondere Familie der Pareiasauri. Ferner gehören hierher die *Diadectidae* mit dem noch fraglichen *Empedias* und mit *Chilomys*. Bei diesem letzteren sind die hinteren Backzähne schon stark nach innen ausgedehnt und die bei *Pareiasaurus* noch vorhandene innere Bezahnung des Gaumens speziell der *Pterygoiden* ist verschwunden.

Fig. 137. Seitenansicht des Schädels von *Elginia mirabilis* Newt. vermutlich aus unteren Triassschichten des „neuen roten Sandstein“ Schottlands. $\frac{1}{2}$. (Nach Newton.)

Fig. 138. *Sclerosaurus armatus* von Meyer. Aus Buntsandstein. Riechen bei Basel. $\frac{1}{3}$. (Restauration von F. v. Hnene.)

Nebenordnung **Datheosauri.**

Eidechsenartige, mäßig große Vierfüßler, mit stegalem, dickem Schädeldach, vorn gelegenen Nasenlöchern, mäßig großen Augenhöhlen,

Fig. 139. *Pariotichus laticeps* Williston. Perm von Texas. Restanierte Ansicht der Unterseite des Skelettes. $\frac{1}{4}$. (Nach Williston.)

Fig. 140. *Labidosaurus hamatus* Cope. *A* von der Gaumenfläche, *B* von der Seite gesehen. Oberes Perm Texas. $\frac{2}{3}$. (Nach Williston.)

Fig. 141. *Datheosaurus macrurus* Schröder. Unteres Perm. Neurode, Schlesien. $\frac{1}{4}$. (Nach Schröder.)

mit starken Vorderzähnen, großen bezahnten Pterygoiden, einfachem Condylus, kurzen, indifferenten Beinen, mit biplatem Humerus, anscheinend reptilienartiger Zehenzahl. Rippen gleichförmig ausgebildet. Hierhin gehören die Datheosauriden, Labidosauriden und andere weniger vollständig bekannte Typen, wie *Isodectes*.

III. Nebenklasse **Amphibia** (Blainville 1818).

Das Merkmal, das Blainville in erster Linie veranlaßte, die Amphibien von den Reptilien abzutrennen, war die amphibische Lebensweise zwischen den beiden Elementen des Wassers und der Luft, die Atmung ihrer Jugendformen durch Kiemen, die der erwachsenen durch Lungen. Darauf beruhte auch ihre phylogenetische Beurteilung, man hielt sie für die Übergangsformen der Fische zu den landbewohnenden Tetrapoden. Seitdem nun durch v. Mehely u. a. Amphibien bekannt wurden, die sich ohne jenes bisher charakteristisch erschienene Larvenstadium direkt vom Ei zur fertigen luftatmenden Landform entwickeln, müssen wir notgedrungen nach anderen Kennzeichen zur Charakteristik der Amphibien suchen, und ihre bisherige entwicklungsgeschichtliche Beurteilung einer Revision unterziehen.

Durch die hier erfolgte Ablösung vieler fossiler Typen, die bisher den Amphibien untergeordnet wurden, wie der Hemispondyla und Microsauria, sind die Amphibia wesentlich auf die Formenkreise der lebenden Typen und deren unmittelbare Vorfahren beschränkt. Diese Formenkreise sind wohl umgrenzt und gegenwärtig scharf voneinander gesondert, die Urodela, die Anura und die Gymnophiona oder Coecilia.

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

Die historische Entwicklung dieser Formenkreise ist noch ganz dunkel. Die Frösche, die sich als spezialisierteste Formen erweisen, schienen bisher erst im Tertiär aufzutreten. Nun wird uns ein neuer Fund eines echten Frosches im oberen Jura Spaniens durch A. Smith Woodward bestätigt. Ebenso isoliert ist noch das älteste Vorkommen eines Urodelen (*Hylaeobatrachus*) in der unteren Kreide, dem Iguanodontenlager von Belgien. Fossile Gymnophionen sind noch nicht

mit Sicherheit festgestellt, und doch möchten wir glauben, daß diese Blindwühler ein sehr alter Typus der Amphibien sein müßten. Die Möglichkeiten einer fossilen Erhaltung von Amphibien sind offenbar gering, so daß nur besonders günstige Umstände die gelegentliche Erhaltung einzelner Individuen ermöglichten und deren geologische Verbreitung kein Bild von der historischen Entwicklung der Klasse bieten kann. Ganz nuklar erscheint namentlich die verwandtschaftliche Stellung der Gymnophionen, die vielleicht noch mit paläozoischen Microsauriern in unmittelbarem Konnex stehen. Der von J. Williston vor kurzem genauer beschriebene *Lysorophus* aus der oberen Steinkohlenformation von Ohio U. S. A. mag seiner Kiemen wegen zu den „Amphibien“ gehören und erinnert auch im Schädelbau an Gymnophionen. Amphibien sind hiernach:

Holospondyle meist kleine Land- oder Süßwasserbewohner mit breitem, flachen Kopf, dessen primäres Schädeldach Schläfen und Wangenregion frei läßt. Paroccipitalecken fehlen. Gaumen craniopalatin. Parasphenoid und Pterygoidea in der Gaumenfläche sehr ausgebreitet. Postpalatine Gaumenslücken groß. 2 Condyli occipitales. Zähne meist in einer Reihe auf den Kiefern, bisweilen rückgebildet. Rippen einköpfig kurz. Füße vorn mit 4 Zehen und 2.2.3.3 oder 1.2.3.3 Phalangen, hinten mit 5 Zehen und 2.2.3.4.3 oder 2.2.3.3 Phalangen. Entwicklung meist im Wasser unter Bildung eines fußlosen Larvenstadiums.

Die Formenkreise der Amphibien sind in phylogenetischer Hinsicht noch ganz ungeklärt. Die folgende Gruppierung muß daher als provisorisch bezeichnet werden und soll in erster Linie dem formalen Bedürfnis zu Hilfe kommen.

Fig. 142. *Lysorophus tricarinatus* Cope. Perm von Illinois. $\frac{2}{1}$. A Oberseite des Schädels (nach Williston), B Unterseite mit den Kiemenbögen. Restauriert.

I. Stufe. Paläozoische Formen mit stegalem Schädeldach mit persistenten Kiemen. Hierhin stelle ich als Hauptordnung den jetzt von Williston genauer beschriebenen *Lysorophus* (Fig. 142).

Eine zweifelhafte Stellung nehmen die Gymnophionen ein. Die Zoologen betrachteten sie gewöhnlich als Nachkommen der Urodelen, aber manche Momente sprechen dafür, daß sie einen älteren Typus darstellen und etwa an die Ordnung der Lysorophi als Nebenordnung anzuschließen seien. Daß sie fossil nicht erhalten sind, erklärt sich aus ihrer Lebensweise in humosem Boden, der ihrer Erhaltung keinerlei Aussichten bietet.

Ia Nebenordnung **Gymnophiona** (Coeeciliae, Apoda), Blindwühler.

Fußlose, wurmförmige Amphibien mit unterirdischer Lebensweise, verknöcherten Augen, großem Paraphenoid, unterbrochenem Oberkieferrand. Haut weich mit rudimentären Schuppen (Fig. 143).

Fig. 143. Schädel eines lebenden Gymnophionen von der Unter- und Oberseite. *Ps* Parasphenoid, *v* Vomer, *Pm* Praemaxillen, *mx* Maxillen, *Pa* Palatina, *Tr* Transversa, *Pt* Pterygoidea. — *Na* Nasenlöcher, *O* Orbita, *L* Lacrymale, *Q* Quadratum, *J + Ptf* Jugale und Postfrontale, *Md* Hinterende der Mandibel.

II. Stufe. In dieser fasse ich die Urodelen in der Hauptordnung, die Anuren in der Nebenordnung zusammen.

Diese zweite Stufe der Amphibienentwicklung ist gekennzeichnet durch flachen, in der Schläfenregion durchbrochenen Schädel, sehr großes Parasphenoid, amphicöle oder hemicöle Wirbelkörper, kurze Rippen, reichliche Erhaltung vom Knorpel im Skelett.

II. Hauptordnung **Urodela** oder **Caudata** Dumeril.

Vierfüßige geschwänzte Amphibien mit breitem Kopf, walzenförmigem langem Rumpf, komprimiertem Ruderschwanz. Gliedmaßen klein oder teilweise rückgebildet. Schädel mit großem Parasphenoid,

Fig. 144. *Molge vulgaris* L. var. *Kapelana* von Mehely. Männchen in der Wassertracht aus Nordungarn. $\frac{1}{2}$. (Nach L. von Mehely.)

breiten Pterygoidea und weiten Orbita. Kiefferrand zwischen den Maxillen und dem Quadratum weit unterbrochen.

Fig. 145. *Typhlomolge rathbuni*. $\frac{1}{2}$. Eine blinde in einem 60 m tiefen Brunnen in Texas entdeckte Form. (Nach Blackford aus Versluys.)

Daß die früheren Unterordnungen der Perennibranchiaten und Cryptobranchia oder Derotremen stammesgeschichtlich nicht haltbar sind,

Fig. 146. *Amphiuma means* aus Brehm. (Nach Versluys.)

bedarf keines Hinweises mehr, seitdem die Persistenz der Embryonalkiemen als epistatische Hemmung der Ontogenie von Derotremen erkannt ist.

I β Nebenordnung **Anura**, Ecaudata, Frösche.

Schwanzlose, vierfüßige Amphibien mit sehr kurzem Rumpf, rückwärts verschobenen langen Ilia und einem dem Becken eingelagerten Pygostyl, dem verwachsenen Schwanzende der Wirbelsäule.

Fig. 147. *Oxyglossus pusillus* Owen sp. Ein fossiler Frosch aus dem Tertiär von Bombay.
1/2. (Nach Stoliczka.)

Fig. 148. *Phrynixalus biroii* von Mehely von Neu-Guinea. Ein direkt ohne Larvenstadium entwickelter Landfrosch. (Nach L. v. Mehely.)

Fig. 149. *Copiula oxyrhina* Blgr. Ein Landfrosch von Neu-Guinea.
Schädel von oben und von unten. 4/1. (Nach L. v. Mehely.)

IV. Nebenklasse **Reptilia** (restr. Jaekel 1910).

Das System der Reptilien wurde immer schwieriger, je mehr Vertreter ausgestorbener Formenkreise bekannt wurden. Mit den wenigen überlebenden Typen war man früher schnell fertig geworden, aber die Paläontologie lehrte allmählich eine solche Fülle älterer Formen kennen, die sich den lebenden nicht einordnen ließen, daß man sich zunächst zur Aufstellung einer großen Zahl neuer Ordnungen innerhalb der Klasse genötigt sah. Naturgemäß standen diese untereinander in sehr verschieden engen Beziehungen, aber es schien sehr schwierig, sie in größere Einheiten innerhalb der Klasse zusammenzufassen. Einen entscheidenden Fortschritt in diesen Studien bedeutete der Versuch H. F. Osborns¹⁾, alle Reptilien nach dem Vorhandensein eines einfachen oder zweier Jochbögen in Synapsida und Diapsida zu teilen. Aber einerseits verringerten Modifikationen in der Ausbildung der Bögen den diagnostischen Wert dieser Einteilung, und andererseits versagte das Prinzip gegenüber älteren Formen, die sich sozusagen auf keine jener beiden Richtungen festgelegt hatten.

In zwei Schriften, der einen „Über das System der Reptilien“²⁾, einer zweiten „Über die Paratheria, eine neue Klasse von Tetrapoden“³⁾ habe ich versucht, diese Schwierigkeiten zu beseitigen, indem ich einerseits die echten Synapsida von den Reptilien ganz lostrennte und als Paratheria in engere Beziehung zu den Mammalia brachte, andererseits einen Teil der bisher als Synapsida betrachteten Typen als ursprünglich diapsid erweisen konnte, und nun den diapsiden Bau des Schädels, den einfachen Condylus, die volle Ausbildung der postdentalen Elemente des Unterkiefers und die Phalangenformel 2.3.4.5.3—4 als die primären Haupteigenschaften aller Reptilien hinstellen konnte.

Die nun als echte Reptilien übrigbleibenden Formenkreise umfassen also die Diapsida im Sinne Osborns, und von dessen Synapsida die Sanropterygii und Placodonti. Die Diapsida wurden von Osborn in folgender Weise gegliedert:

- I. Diaptosauria: 1. Protorosauria, 2. Pelycosauria, 3. Rhynchosauria, 4. Procolophonia, 5. Proganosauria, 6. Choristodera, 7. Rhynchocephalia.

¹⁾ The Reptilian subclasses Diapsida and Synapsida etc. (Mem. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. I, pt. 8.)

²⁾ Zool. Anz. XXXV 11.

³⁾ Ebenda XXXVI 6/7.

- II. Phytosauria: 1. Belodontia, 2. Aetosauria.
 III. Ichthyosauria.
 IV. Crocodilia.
 V. Dinosauria: 1. Theropoda, 2. Cetiosauria, 3. Orthopoda.
 VI. Squamata: 1. Lacertilia, 2. Mesosauria, 3. Ophidia.
 VII. Pterosauria.

Die gesperrten Namen repräsentieren Superorders, die anderen Orders. Da beide aber hier einander gleichstehen, ist es zu beanstanden, daß sie im System verschiedene Rangbezeichnung erhalten haben. Es lassen sich aber gegen obige Einteilung auch insofern Einwände erheben, als die Reihenfolge natürliche Gruppen auseinanderzieht, wie namentlich die Phytosauri, Dinosauri und Crocodili, die sicher eine phyletische Einheit bilden. Auch sind nun die Nothosauri, Placodonti und Plesiosauri in diesen Formenkreis einzureihen.

Dieses System der Reptilien suchte ich dann gegenüber der Osbornschen Einteilung zu modifizieren, indem ich folgende Formenkreise als diapside oder als echte Reptilia zusammenfaßte.

Ordnungen:	Unterklassen:
1. Protorosauri	I. Archaeosauria
2. Naosauri	
3. Procolophonii	
4. Sphenodonti	
5. Rhynchosauri	
6. Champsosauri	
1. Mesosauri	II. Enaliosauria
2. Ichthyosauri	
3. Sauropterygii	
4. Placodonti	
1. Lacerti	III. Lyognatha
2. Mosasauri	
3. Ophidii	
1. Dinosauri	IV. Hyperosauria
2. Crocodili	
3. Pterosauri	

Was die Benennung der Abteilungen betrifft, so waren die der kleineren Einheiten, die als Ordnungen gelten können, im ganzen festgelegt. Einige der älteren Namen, wie z. B. Rhynchocephalen, hatte

ich fallen lassen, weil sie in sehr verschiedenem Sinne verwendet worden waren und ihrem sprachlichen Sinne nach für die wenigsten ihrer Vertreter paßten. Im allgemeinen erschienen diese Ordnungen auch insofern gleichwertig, als ihre Vertreter in der Tat morphologische Typen von annähernd gleicher Bedeutung repräsentieren. Ihre Wortbildung war insofern einheitlich geregelt, als alle auf i oder ii endigen. Daß ihr Inhalt an einzelnen Formen sehr verschieden ist, ist selbstverständlich: während die *Dinosauri*, *Crocodili*, *Lacerti* und *Ophidii* ein ganzes Heer von Formen enthalten, bestehen andere, wie z. B. die *Mesosauri*, *Placodonti*, *Champsosauri*, nur aus wenigen Gattungen und Arten.

Für die Klasse in diesem engeren Sinne läßt sich nun folgende Diagnose aufstellen.

Reptilien sind luftatmende, wechselblütige, beschuppte, gepanzerte oder nackthäutige Tetrapoden, die Eier legen oder lebendige Junge produzieren.

Ihre Skeletteile sind größtenteils verknöchert, auch die Enden ihrer Fußknochen. Ihre Wirbel sind holospondyl an beiden oder einer der Endflächen vertieft. Ihre Rippen sind lang, zwei- oder einköpfig, in der ganzen Rumpfreion, der Hals- und vorderen Schwanzregion wohl entwickelt, im Schwanz durch paarige untere Bögen ergänzt, die interzentral gestellt sind und bisweilen besondere Stücke (sog. Interzentren) als Stützpunkte haben.

Der Schädel ist außer bei einigen primitiven Typen diapsid, aber der untere (Wangen-) Bogen kann verkümmern. Die Nasenlöcher sind getrennt, öfters zurückgeschoben, die Choanen ebenfalls getrennt im vorderen Teil der Gaumenfläche (nur die Krokodilier sind in der Nasenbildung abweichend spezialisiert). Vomer, Transversa und Pterygoidea sind wohl entwickelt und anfangs bezahnt, die letzteren halten in großer Ausdehnung und meist median verbunden die „pterygopalatine“ Gaumenfläche zusammen. Das Parasphenoid ist klein, eine Bulla tympanica fehlt. Das Hinterhauptsgelenk bildet ein einfacher Condylus unter dem Foramen magnum. Das Kiefergelenk wird nur vom Quadratum gebildet. Der Unterkiefer ist mit zwei vorderen und zwei hinteren Deckknochen bedeckt und weist am Kronfortsatz 1 oder 2 Complementaria auf. Am Cranium sind immer selbständige Prämaxillen und öfter auch besondere Postnasalia vorhanden, die Augenhöhlen vollkommen umgrenzt, hinten durch ein Postfrontale und Postorbitale geschlossen. Die obere oder Schläfengrube von den letzteren, dem Parietale und Squamosum, die untere oder Wangengrube von den Postorbitale, Jugale, Squamosum und Quadratojugale umgeben; letzteres kann mit dem unteren („Wangen-“) Bogen verkümmern. Besondere „Epitica“ sind öfters noch über den Occipitalia lateralia ausgebildet.

Die Zähne sind einspitzig, kegel-, meißel-, spatel- oder säbelförmig, aus Pulpodentin mit Schmelzbelag, acrodont, pleurodont oder bothrodont ohne geschlossene Wurzeln befestigt, und werden meist durch laterale, selten durch vertikale Verdrängung ersetzt.

Der Schultergürtel ist vierteilig, Suprascapulare und Präcoracoid persistieren öfters knorpelig; bogige Claviculae und eine rückwärts verlängerte Interclavicula (Episternum) sind meist vorhanden. Der Humerus weist häufig ein Foramen ulnare (entepicondyloidenm), seltener auch ein Foramen radiale (ectepicondyloideum) auf. Die Ulna meist kräftig, ebenso wie die Fibula ursprünglich dominierend. Fußwurzeln von den fast immer selbständigen Metapodien getrennt. Zehen meist vollzählig, bisweilen eine, selten zwei reduziert. Die Phalangenformel ist 2.3.4.5.4—3, wird aber bei Schwimmformen gesteigert. Die Endphalangen sind bei den Landbewohnern mit großen, nicht retraktilen Krallen besetzt.

Das Becken ist primär an 2 Sacralwirbeln befestigt, die aber bei hüpfenden Formen vermehrt werden. Das Becken zeigt in der Regel eine lange ventrale Symphyse und einen Einschnitt oder ein Foramen obturatorium in dem meist flächig ausgebreiteten Os pubis.

Stabförmige Gastralia (sogenannte Bauchrippen) sind bei allen älteren Gruppen vorhanden, werden aber bei jüngeren rückgebildet.

Der Schwanz ist nicht scharf vom Rumpfe gesondert, in der Regel lang, mit interzentralen Hämapophysen.

Der After liegt in der Bauchfläche.

Fossil vielleicht schon vom Karbon, sicher vom Perm bis zur Gegenwart.

Die wesentlichsten dieser Merkmale ergeben folgende kurze Definition:

Körper gestreckt, meist mit langem Schwanz und Hals. Haut oft plattig oder schuppig gepanzert. Schädel diapsid, die Wangenbrücke bisweilen verkümmert. Gaumen pterygo-palatin. Condylus einfach basioccipital. Schultergürtel mehrteilig, meist mit Claviculis und Interclavicula (Episternum). Becken primär an 2 Wirbeln befestigt: seine Elemente gesondert. Im Mittelfuß dominieren Ulna und Fibula. Fußgelenk intertarsal. Zehenformel normal 2.3.4.5.4—3.

Die Gliederung der Klasse in die oben genannten Unterabteilungen scheint zunächst in einem Punkte noch bemerkenswerte Schwierigkeiten zu bieten, das ist die Stellung der Ichthyosaurier und Mesosaurier. Die ersteren sind so eigenartig spezialisiert, daß sie einen geschlossenen Typus für sich zu bilden scheinen. Andererseits ist die morphologische Bedeutung ihrer Jochbogenbildung noch unklar. Wir wissen nicht, ob ihre Wangenregion pseudosynapsid ist wie bei den Plesiosauriern und

Placodonten, oder ob sie mindestens epistatisch auf einen Urzustand zurückgreift, indem ein seitlicher unterer Durchbruch der Schläfenregion überhaupt noch nicht ausgebildet war. Jedenfalls scheinen die Ichthyosaurier auch in diesem Punkte mit den Mesosauriern zu harmonieren, und wenn wir diese als nächste Verwandte der Ichthyosaurier ansehen, so wird sich wohl bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse gegen eine derartige Anordnung nicht viel sagen lassen. Eine ancestrale Beziehung zu den Nothosauriern als ältesten Enaliosauriern erscheint jedenfalls fraglicher als je, nachdem wir in Anarosaurus einen sehr primitiven Nothosaurier kennen gelernt haben. (Jaekel, Zool. Anz. 1910, S. 326, Fig. 1.) Ausgeschlossen erscheint auch nicht, daß sich die Ichthyosaurier von dinocephalen Paratherien abzweigten. Um dieser Frage aber näher zu treten, müssen wir vorerst weitere Kenntnisse über die Organisation jener noch wenig aufgeklärten Dinocephalen abwarten.

Schwierig ist auch ferner die Frage einer stufenweisen Gruppierung aller Ordnungen, weil wir dabei neue Wege der Anordnung einschlagen müssen. Zunächst sind wir wohl alle darüber einig, daß die Dinosaurier die höchste Stufe der normalen Reptilentwicklung darstellen, und daß die Pterosaurier sich von dort als spezialisierte Typen seitwärts abzweigten. Ebenso dürften wir darüber einig sein, daß als ältere Stufe typischer Reptilorganisation stammesgeschichtlich nur die Formen um Palaeohatteria und Protorosaurus in Betracht kommen können. Damit sind wenigstens zwei Etappen der Hauptentwicklung, festgelegt. Wir werden auch darüber nicht im Zweifel sein, daß Formenkreise wie die Rhynchosauri, Enaliosauri, Champsosauri Ordnungen sind, die sich seitwärts von der Hauptrichtung abgezweigt haben. Auch das ist klargestellt, daß die Eidechsen, Mosasaurier und Schlangen eine phyletische Einheit bilden, und daß in dieser die Mosasaurier und Schlangen die aberranten, die Eidechsen die normaler entwickelten Typen sind. Aber nun entsteht die Frage, ob wir diese Eidechsen als Hauptordnung einreihen sollen, oder als aberrante Nebenordnung ansehen. Es scheint, daß es nicht zweifelhaft sein kann, daß auch ihre Urformen nicht zu den Dinosauriern übergeleitet haben, sondern daß deren Ausgangspunkt bei weniger spezialisierten Typen zu suchen ist. Schon die Rückbildung des unteren Wangenbogens verweist die Eidechsen und ihren ganzen Verwandtschaftskreis in eine Seitenrichtung. Ich glaubte aber bei der nun getroffenen Anordnung in drei Stufen als Unterklassen, von einer gleichwertigen Behandlung dieses Formenkreises als Unterklasse absehen zu müssen und habe sie als Nebenordnung Lyognathi den „Holosauria“ untergeordnet. Schwierigkeiten bereiteten auch die sogenannten Rhynchocephalen, deren Hauptvertreter die Sphenodonten und die Rhynchosaurier sind. Während die letzteren als

selbständige Nebenordnung aufgefaßt sind, habe ich die Sphenodonten als Unterordnung den Protorosauriern eingereiht.

Eine schwer zu präzisierende Stellung nehmen die Procolophonii, die Mesosauri und die Ichthyosauri in einer solchen Stufenreihe ein. Ihre Schädelbildung, speziell der Mangel eines unteren Schläfen- oder Wangendurchbruchs scheint sie aus dem Kreise der Reptilien in deren neuer Fassung auszuschließen, und doch gehören sie ihrer ganzen Organisation nach unverkennbar hierher. Mir scheint nun, daß der Mangel eines unteren Schädeldurchbruches bei ihnen auf Urzustände zurückreicht, in denen diese Durchbrüche noch nicht ganz fertig waren, in denen sich zunächst der obere Durchbruch gebildet hatte, aber die Wangenregion noch geschlossen blieb. Wenn wir nun unverkennbare Stammformen der Reptilien wie Gephyrostegus schon in deren Kreis als Vorformen aufnehmen, würde uns damit eine Vorstufe oder erste Stufe der Reptilienentwicklung gegeben sein, an die wir in Seitenrichtungen die Procolophonii, Mesosauri und Ichthyosauri anschließen, und von der wir in der Hauptrichtung der Reptilienentwicklung die Protorosauri als zweite Stufe ableiten können. Das ergibt folgende Gruppierung der Ordnungen:

I. Stufe (Vorstufe) Archaeosauria als Unterklasse.

Hauptordnungen:

I. Gephyrostegi

Nebenordnungen:

I α Procolophonii

I β Mesosauri

I γ Ichthyosauri

II. Stufe Holosauria als II. Unterklasse.

II. Protorosauri

II α Rhynchocephali

II β Enaliosauri

II γ Champsosauri

II δ Lyognathi

III. Stufe als Hyperosauria als III. Unterklasse.

III. Dinosauri

III α Crocodili

III β Aetosauri

III γ Pterosauri

I. Stufe als Unterklasse **Archaeosauria**.

Niedrig organisierte Reptilien mit den primitiven Merkmalen der Klasse: allen primären Schädelknochen, einem Hinterhauptscondylus, pterygopalatinen Gaumen, Ausbildung freier Rippen in der ganzen Hals- und Rumpfregeion, Ausbildung von Bauchrippen, mit Claviculis und

Tförmiger Interclavicula, 2 Sacralwirbeln, mit der Phalangenformel 2.3.4.5.4, die allerdings wie auch sonst bei vorgeschrittener Anpassung an das Wasserleben überschritten wird. Wirbel diplocöl. Schwanz lang. Noch nicht fertig ausgebildet ist die Brückenbildung in der Schläfenregion und die Ausbildung zweier Schläfendurchbrüche.

Eine präzise Abgrenzung einer solchen Vor- und Durchgangsstufe läßt sich natürlich nicht gewinnen. Die normale Übergangsreihe muß Formen umfassen, die zwischen den Miosauriern, den typischen Reptilien (Holosauria) und den ältesten Paratherien eine vermittelnde Stellung einnehmen. Eine solche Position wurde bisher den Cotylosauriern zugeschrieben, die einst von Edward Cope aufgestellt wurden, und denen der Verwandtschaftskreis des südafrikanischen Pareiasaurus zugerechnet wurde, für den Seeley auch den Namen Pareiasauria aufstellte. Wie bei Besprechung der Miosauria begründet wurde, scheint es angebracht, daß man diesen die Copeschen Cotylosauria einordnet. Sie enthielten in den Datheosauriern Formen, die dem Anfang der Reptilien-Entwicklung sehr nahe rücken, andere, die sich nach keiner dieser beiden Richtungen festgelegt haben. Da nun solche Übergangs- und Zwischenformen in dem einen Merkmal mehr nach dieser, in dem andern mehr nach jener Seite inklinieren, so wird natürlich über die genaue Stellung der einzelnen Form kaum eine volle Einigung zu erzielen sein. Der Charakter der Zwischenform kommt durch solche Kontroverse nur noch klarer zum Ausdruck.

Als Formen der Hauptreihe werden wir solche auffassen, in denen die Organisation sich in der Richtung der Reptilien spezialisierte, aber nach keiner Seitenrichtung auffallend abwich. Das ist anscheinend der Fall bei einer Anzahl von permischen Typen, bei denen temporale Schädeldurchbrüche entstehen, aber noch keine feste Form erlangt haben, ja sogar nach Case auf den beiden Seiten eines Schädels verschieden sein können. Leider sind diese noch nicht genügend aufgeklärt, um hier eine klare systematische Stellung zu finden. Solchen Typen werden andere als Nebenordnungen angeschlossen, nämlich die Procolophonii Südafrikas und die aquatischen Typen der Mesosaurier und der Ichthyosaurier.

I. Hauptordnung **Gephyrostegi.**

Im Schädel sind zwar noch alle Elemente des sogenannten Stegocephalen-Typus vorhanden, aber der Schädel hat nicht nur die höhere Form und leichtere Struktur des Reptilschädels angenommen, sondern verstärkt sich auch in der Richtung der späteren Jochbögen und verdünnt die temporalen Zwischenregionen bis zum teilweisen Durchbruch. Bei Gephyrostegus selbst sind diese Stellen nur verdünnt oder entbehren

der Skulptur (Fig. 150) und kennzeichnen dadurch die Stellen der späteren Durchbrüche. Stammesgeschichtlich sind solche Ausgangsformen wie der in Fig. 150 abgebildete *Gephyrostegus* den Reptilien zuzurechnen, systematisch könnte man sie wegen ihres Schädelbaues noch den Miosauriern zuzählen.

Fig. 150. Seitenansicht eines schief zusammengedrückten Schädels von *Gephyrostegus bohemicus* Jkl. aus dem obersten Karbon von Nürschan in Böhmen. $\frac{2}{3}$ nat. Größe. (Nach Jaekel.)

Bei anderen permischen Formen scheinen wie gesagt echte Durchbrüche erfolgt zu sein, aber noch keine morphologische und erbliche Konstanz erlangt zu haben. Vermutlich werden uns die Untersuchungen von Case hier bald neue Formen näher kennen lernen.

Ia Nebenordnung **Procolophonii** Seeley.

Kleine vierfüßige Landtiere mit kurzem, hinten verbreitertem Schädel, der noch alle primären Schädelelemente und die seitlichen Schädelecken der Occipitalregion und ein großes Scheitelloch (Epidyse) enthält. Die Nasen liegen weit vorn, die Augenhöhlen sind sehr groß und nach hinten ausgedehnt, so daß hinter ihnen nur ein kleines Schläfenloch Platz findet, das offenbar zusammengedrängt ist. Gaumenfläche mit vielen Durchbrüchen. Pterygoidea ziemlich groß aber nicht in der Fläche verbreitet, Vomer, Transversa und Parasphenoid wohl ausgebildet. Vomer und Pterygoid mit kleinen Zähnen besetzt: größere komprimierte auf dem äußeren Kiefferand. Coracoid und Procoracoid getrennt. Claviculae und lange Interclavicula, Pubis mit Foramen obturatorium. Zehenformel typisch 2.3.4.5.4. Handwurzel mit zwei Centralien, Pisiforme und 4 distalen Carpalien. Fußwurzel primitiv mit 4 distalen Tarsalien. Wirbel diplocöl und durchbohrt von der Chorda.

Interzentra im Hals und vorderen Schwanz. Die genauere von Broom zu erwartende Beschreibung des einzigen Typus *Procolophon trigoniceps* Owen aus dem Perm von Südafrika steht noch aus.

Fig. 151. *Koiloskiosaurus coburgiensis* v. Huene, ein *Procolophonier* aus dem mittleren Buntsandstein von Koburg. Rekonstruktion $\frac{1}{3}$. (Nach F. v. Huene.)

I β Nebenordnung **Mesosauri** (Proganosauri Baur).

Die Mesosaurier (*Mesosaurus* und *Stereosternum*) sind leider im Schädelbau noch nicht genügend aufgeklärt, aber nach allem, was uns

Fig. 152. *Mesosaurus brasiliensis* McGregor, Oberes Perm von Süd-Brasilien. $\frac{1}{3}$. Restauration von McGregor.

vom Skelett vorliegt, scheinen sie eine ancestrale Stellung sowohl den Ichthyosauriern wie den Nothosauriern gegenüber einzunehmen. Daß ihre Abkunft von Palaeohatteria-artigen Formen so direkt anzunehmen ist, wie dies gewöhnlich geschieht, ist mir zweifelhaft; im Schädelbau entfernen sich beide Formen sicher ziemlich weit voneinander, und es erscheint im besonderen fraglich, ob bei den Mesosauriern überhaupt schon ein unterer Schläfen- oder „Wangen“-Durchbruch ausgebildet war. Es sind:

Langgestreckte vierfüßige Schwimmformen mit langem zugespitztem, scharf bezahntem Kopf, mit rückwärts gerückten Nasen, großen Augen und oberen Schläfengruben. Ob Wangengruben vorhanden waren, ist fraglich. Zähne lang, zugespitzt, schwach gekrümmt, in Alveolen befestigt. Schulter und Beckengürtel ventral flächig ausgebreitet. Humerus oben schlank, unten verbreitert mit Foramen ulnare. Vordere Fußwurzel mit 3 proximalen, 4 distalen, Hinterfuß mit 2 proximalen, 5 distalen Knochen. Zehenformel 2 . 3 . 4 . 5 . 4. Wirbel verdickt, diplocöl. Rippen dick einköpfig. Schwanz lang im vorderem Teil mit langen Querfortsätzen, im mittleren Teil gebrochen mit langen unteren Bögen und Dornfortsätzen. Dünne Bauchrippen sind vorhanden. Die Ordnung beruht auf zwei Formen: Stereosternum im oberen Perm von Südbrasilien und Mesosaurus in gleichartigen Schichten Südafrikas und Südamerikas.

17 Nebenordnung **Ichthyosauri** Blainville (Ichthyopterygia Owen).

Die Ichthyosauri sind durch Verlängerung ihrer Schnauze, die Vergrößerung ihrer Augen, die Verkürzung ihres Halses und ihrer Wirbel und die Flossenform ihrer Füße ausgezeichnet, in denen sie starke Hyperphalangie und teilweise Hyperdactylie bis zu zehn Zehen erreicht haben. Zu ihrer allmählichen Anpassung an die Fischform gehört die

Fig. 153. Rekonstruktion der äußeren Form von Ichthyosaurus. (Nach Jaekel.)

Reduktion der hinteren Gliedmaßen und des Beckens, die Ausbildung einer hypocerken Schwanzflosse und einer Dorsalflosse. Innerhalb dieses Formenkreises, der in der Trias mit indifferenten Formen einsetzt und mit zahmlosen Riesenformen in Malm- und Kreideschichten ausläuft, machen sich zwei besonders auffallende divergente Entwicklungsrich-

tungen geltend, indem die einen ihre Brustflossen unter sehr starker Hyperphalangie in die Länge ausdehnen und unter Reduktion der Zehen-
zahl verschmälern, die andern ihre Brustflossen kurz und breit formen
und bis fünf überzählige Finger produzieren. Eine befriedigende Gliede-
rung dieses enggeschlossenen, aber formenreichen Typus hat sich noch
nicht durchführen lassen.

Fig. 154. Rechter Arm von *Ichthyosaurus communis* Con. var. *hyperdactyla* m.
Unterer Lias von Lyme Regis, Engl. (Nach einem Exemplar des Stuttgarter Museums.)

II. Stufe als Unterklasse **Holosauria**.

Die Reptilcharaktere sind hier voll ausgeprägt, die beiden Schädel-
durchbrüche, die bei der älteren Stufe noch z. T. fehlten, sind hier aus-
gebildet und bei einigen aberranten Typen (*Enaliosauri*, *Lepidosauri*) ist
der untere Bogen wieder rückgebildet. Wird dann bei stärkerer Kau-
funktion der übrig gebliebene obere stark angespannt und verdickt, so
erscheint er wie der einfache „synapside“ Jochbogen der Paratherien,
ist aber seiner Genese nach „pseudosynapsid“. Die Abweichungen von
der Hauptrichtung erfolgen einerseits durch Anpassungen an das Wasser-
leben, andererseits aber auch durch die kriechende Lebensweise wie bei
den Schlangen.

Definition: Kletter-, Lauf- oder Schwimmtiere meist mit nor-
malen Füßen und mäßig langem Hals, langem Schwanz, mit einfach
gebautem, vorn verjüngtem Kopf, mit mindestens einem oberen, meist
aber zwei Schläfendurchbrüchen, einfach kegelförmigen, stephanodont,
acrodont, selten bothrodont befestigten, z. T. noch in der Gaumenfläche
verbreiteten Zähnen, einfachem *Condylus occipitalis*. Wirbelkörper zuerst
diplocöl und amphicöl¹⁾, öfter Subzentren²⁾ vorhanden. Ilium lang, in
der Regel an 2 Sacralrippen befestigt. Rippen meist zweiköpfig, nur
bei verschiedenen Wasserbewohnern vereinfacht. Interclavicula mit

¹⁾ „Diplocöl“, vorn und hinten ausgehöhlt, „amphicöl“ (Jkl.) im Umfang hohl,
d. h. eingesenkt.

²⁾ Die bald als Hypozentra, bald als Interzentra bezeichneten kleinen basalen
Zwischenstücke, denen ich eine primäre Bedeutung abspreche.

Sternalprozeß. Dünne stabförmige Gastralia¹⁾ vorhanden. Humerus mit Foramen ulnare²⁾. Zwei proximale Carpalia und Tarsalia. Normale Phalangenzahl 2.3.4.5.4.

Perm bis jetzt. Zumeist in der nördlichen Hemisphäre.

1. Hauptordnung **Protorosauri** Seeley.

Definition: Bäume oder Felsen bewohnende Klettertiere von Katzen- oder Hundegröße mit langen Halswirbeln und langem Schwanz. Wirbel tief diplocöl. Subzentralia vorhanden. Zähne schlank, bothrodont, nicht auf die Kiefernänder beschränkt. Humerus proximal und distal sehr verbreitert. Zehenzahl normal. 2 Sacralwirbel. Palaeohatteria Credn. im nnteren Perm bei Dresden. Haptodus Gaudry von

Fig. 155. Schädel von *Palaeohatteria longicaudata* Cred aus dem mittleren Rotliegenden (mittl. Perm) von Niederhäslich bei Dresden (neue Rekonstruktion in nat. Größe auf Grund des Originalmaterials).

Pm Praemaxillen, *Mx* Maxillen, *N* Nasalia, *F* Frontalia, *P* Parietalia, *L* Lacrymalia, *Pn* Postnasale, *Pf* Postfrontalia, *Po* Postorbitalia, *S* Squamosa, *J* Jugalia, *Qj* Quadratojugalia, *D* Dentale, *Sp* Spleniale, *C* Complementare, *Sag* Supraangulare, *Ag* Angulare, *Ar* Articulare.

Autum, *Kadaliosaurius* Cred. in oberen Lagen des nnteren Perm bei Dresden, *Protorosaurus* H. v. M. im oberen Perm sind Vertreter dieses Formenkreises, der leider noch insofern mangelhaft bekannt ist, als der Schädel dieser Formen noch nicht in allen Teilen klargestellt ist. Dadurch, daß mir Herr Geheimrat Prof. Dr. H. Credner sein kostbares

¹⁾ Gastralia von Voeltzkow für die sogenannten Bauchrippen vorgeschlagen.

²⁾ Foramen „ulnare“ für F. entepicondyloideum.

Material sächsischer Paläohatterien zur erneuten Untersuchung gütigst anvertraut hat, konnte ich wenigstens eine kleine Verbesserung der Darstellung des Schädels von *Palaeohatteria* bringen (Fig. 155).

Die Protosauri als primitivste und einfachste Archaeosauria gingen wahrscheinlich ohne scharfe Grenze ans Miosauriern wie *Gephyrostegus*

Fig. 156. Gliedmaßenskelett von *Palaeohatteria longicaudata* Cred.

A Vorder-, B Hinterfuß. (Nach Jaekel.)

hervor, bei dem an der Stelle der Schläfen- und Wangengruben wohl Verdünnungen, aber noch keine Durchbrüche der Schädelwand vorhanden waren.

Am Anfang der Ordnung steht *Palaeohatteria* aus dem unteren Perm, der in jeder Beziehung den Typus eines normalen, aber noch sehr primitiven *Reptilis* darbietet. Der Schädel ist ziemlich hoch. 2 Schädel-

durchbrüche sind vorhanden, aber der untere noch sehr klein und im Verhältnis zu den ihn umrahmenden Knochen noch nicht ganz reguliert.

An *Palaeohatteria* schlossen sich andere Formen, wie *Kadaliosaurus*, *Aphelosaurus*, *Protorosaurus* im oberen Perm, der größer, in seiner Skelettierung wesentlich fortgeschritten und besonders in seinem Halse viel beweglicher geworden ist. Von derartigen Formen des obersten Paläozoikum sind wahrscheinlich die meisten jüngeren Reptiltypen ausgegangen, so auch die

Unterordnung Naosauri (*Pelycosauria* Cope).

Die Naosauri, die von Edw. Cope zuerst unter dem Namen *Pelycosauria* mit den *Theriodontiern* und damit den *Paratherien* in nächste Beziehung gebracht wurden, haben sich mehr und mehr als unmittelbare Verwandte der ältesten *Protorosauri*, speziell von Formen wie *Palaeohatteria* erwiesen, mit der sie auch räumlich und zeitlich zusammen auftreten. Sie haben sich offenbar durch einseitige Spezialisierung ihrer

Fig. 157. *Dimetrodon* Cope. Perm von Texas. (Umrißfigur nach Jaekel.)

Gebißform und ihrer Rückenstacheln seitwärts abgezweigt, aber meines Erachtens nicht so weit, daß wir sie nicht als Unterordnung bei den *Protorosauriern* halten könnten. Formen wie die *Poliosauriden*, speziell *Theropleura* stehen *Palaeohatteria* noch so nahe, daß man sie deren Familie angliedern könnte. Die Spezialisierung des Gebisses und der Dornfortsätze bleibt dann für die übrigen Naosauri charakteristisch. Das klärt die Definition dieses Formenkreises. Es sind stark an-

wachsende vierfüßige Protorosaurier mit stark verlängerten aus dem Rücken spitz vortretenden Dornfortsätzen der Rumpfregeion und stark vergrößerten säbelförmigen Hautzähnen im vorderen Teil der Maxille, der sich nach unten ausbiegt. Der Schwanz und Hals verkürzt sich in dem Maße ihrer Spezialisierung.

Fig. 158. *Naosaurus Credneri* Jkl. mittl. Rotliegendes.
Niederhäßlich bei Dresden. Rekonstruktion. (Nach Jaekel.)

Die Rückendornen wurden früher so dargestellt, als ob sie durch eine Haut bis zum Ende verbunden waren. Dann hätten sie aber dem Organismus keinen Nutzen gewährt und ihn nur ungeheuer belastet und in seiner Beweglichkeit behindert. Daher scheinen mir obige Rekonstruktionen, in denen diese Stacheln als Schutzwehr frei herausragen, dem Charakter ihrer Spezialisierung besser gerecht zu werden.

Unterordnung Sphenodonti.

Stephanodont bezahnte Rhynchocephalen, die als Landtiere Kletterfüße besitzen, oder im Wasser zu Krokodil- oder Proteusähnlichen Schwimmformen umgebildet sind. Schädel hoch gewölbt, zierlich gebaut, mit Zähnen auf den Gaumenknochen und einreihiger Bezahnung der Kiefernänder. Hierhin gehören der triadische Polysphenodon mit bezahnten Pterygoiden, die Homoeosauriden des Jura, die Proteus- und Sauranodontenartigen jurassischen Anguisauriden mit ihrem langen komprimierten Hinterleib und rudimentären, weit nach vorn gerückten Gliedmaßen, und der lebende Sphenodon von Neu-Seland.

Fig. 159. Gaumenfläche des Schädels von *Polysphenodon Mülleri* Jaekel.
Mittl. Keuper von Fallersleben. Hannover. $\frac{4}{1}$.

Fig. 160. *Sphenodon punctatum* lebend in Neu-Seeland. (Nach Haacke.)

IIa Nebenordnung **Rhynchosauri** Osborn.

Mittelgroße schwerfällige Vierfüßler mit kurzen Gliedmaßen, diplocölen Wirbeln, deren kräftig verknöchertem Schädel zum Kauen von Muscheln aptiert ist. Die Kiefernänder sind zahnlos, die Prämaxillen und die vordersten Teile des Unterkiefers schnabelartig verlängert, wahrscheinlich mit Hornschnabel. Pterygoidea, wahrscheinlich auch Palatina mit dicht gedrängten acrodonten Höckerzähnen gepflastert. Nasen

vorn. Augenhöhlen in der vorderen Hälfte des Schädels. Schläfengruben groß, Wangengruben klein; wahrscheinlich auch hintere Durchbrüche vorhanden. Rhynchosaurus und Hyperodapedon. Beide in der unteren Trias von England, letztere auch aus Indien.

II β Nebenordnung **Champsosauri** (Choristodera Cope).

Krokodilförmige Wasserbewohner, mit lang zugespitztem Schädel, vorangelegenen Nasenlöchern, normal entwickelten Schläfen und Wangenbögen und je zwei Durchbrüchen jederseits. Zähne acrodont, spitz, kegelförmig, innen gefaltet, Unterkiefer ohne Coronoidprozeß. Einige Interzentra an den Halswirbel und der Axis. 26 präsaclale Wirbel, 2 saclale, Schwanz lang. Rippen vorne am Hals zweiköpfig, danach einköpfig, sehr massiv. Schultergürtel mit breiten, durchbohrten Coracoiden, großen Claviculis und gestielter Interclavicula. Iliä klein. Pubis und Ischia ausgebreitet. Humerus distal ausgebreitet, mäßig lang mit Incisura radialis. Zehenformel normal. 2 Gattungen: Champsosaurus, obere Kreide Amerikas, Simoedosaurus, unterstes Tertiär Belgiens.

II γ Nebenordnung **Sauropterygii** Owen.

Marine Schwimmformen, mit langem Hals, flossenartigen Füßen, schmalem, flachem Kopf mit verlängerter Schnauze, zurückgeschobenen Nasen, mäßig kleinen Augen, in der Regel mit großen Schläfengruben und großer Epidyse, Wangenbogen verkümmert, Postorbitalbogen bisweilen sehr gekräftigt. In dem pterygopalatinen Gaumen sind die Pterygoidea sehr ausgebreitet und unbezahnt. Transversa (Ectopterygoidea) vorhanden. Zähne einfach, mit rundem Querschnitt und Längsleisten. Schulter und Beckengürtel in der Ventralfläche sehr ausgebreitet. Scapulare und Ilium klein. Humerus mit rückgebildetem Foramen ulnare. Wirbel massiv, Rippen vorn zweiköpfig, im Rumpf einköpfig. Interzentra fehlen. Hierher gehören die Nothosauriden der Trias und die Plesiosauriden des Jura und der Kreideformation.

Unterordnung Nothosauri m.

Schlanke Wasserbewohner mit kleinen zum Schwimmen wenig veränderten Gliedmaßen, mit ziemlich schlankem Humerus und Femur, langem Hals mit zirka 20 Wirbeln, und mäßig langem Schwanz. Gaumen unbezahnt mit median zusammenstoßenden Pterygoiden, vorn getrennt gelegenen Choanen und breiten Transversa. Schläfenbrücke dünn, vom Wangenbogen nur ein maxillärer Zipfel erhalten. Das Hinterhaupt fällt hinter einer parietalen Querleiste ab, die Paroccipitalia (Epiotica)

gesondert von den Exoccipitalien. Wirbel kompakt schwach amphicöl, Rippen einköpfig, Gastralia zahlreich, stabförmig, ihre Mittelreihe winklig gebogen. Schultergürtel nur ventral ausgedehnt, und dort in einen vorderen clavicularen und einen hinteren coracoidalen Bogen zerlegt, ebenso im Becken ein pubicaler und ischialer Bogen gebildet. In der Trias Deutschlands und der Alpen verbreitet.

Fig. 161. Oberseite des Schädels von *Nothosaurus* (*Cymatosaurus*) cf. *friedericianus* v. Fritsch. Unterer Muschelkalk, Mühlhausen, Thüringen. $\frac{2}{3}$.

Hierher gehören die Anarosauridae mit kleinem Schläfendurchbruch, die Simosauridae mit breitem Schädel (Fig. 162), die Nothosauridae (Fig. 161) mit langen Schläfendurchbrüchen und die Pistosauridae mit schmal verjüngter Schnauzenregion.

Fig. 162. Gaumenfläche von *Simosaurus guilelmi*. Oberer Muschelkalk, Württemberg. $\frac{1}{2}$. (Nach Jaekel.)

2. Unterordnung Plesiosauri.

Große strandbewohnende Meerestiere mit großen zu Flossen umgeformten Gliedmaßen, kurzem Rumpf und Schwanz. Schädel mit großen, schlanken Raubzähnen und kräftigem Schläfenbogen. Schulter- und

Fig. 163. Restauration eines jurassischen Plesiosaurus mit kleinem Kopf und langem Hals in liegender Stellung. (Nach Jaekel.)

Beckengerüst ventral, in der Fläche sehr ausgebreitet, Gastralia stabförmig, mehrreihig ohne winklig gebogene Mittelreihe. In Trias, Jura und Kreide weit verbreitet.

Fig. 164. *Thaumatosaurus victor* E. Fraas. Oberer Lias; Holzmaden, Württ. Bauchseite. (Nach Fraas.)

Fig. 165. Armskelett von *Polycotylus latipinnis* Cope eines Plesiosauriers der nordamerikanischen Kreide. (Nach Williston)

IIδ Nebenordnung **Placodonti** v. Meyer.

Marine Muschelfresser, deren Gebiß und Schädel der Muschel-nahrung angepaßt ist, mit großen breiten Kanzaähnen auf den vereinigten Palatinen. Choanen vor den Palatina in einer Grube vereinigt. Jochbogen kräftig. Unterkiefer mit großem Kronfortsatz. Rumpf mit

dorsalem Buckelpanzer, Bauchrippen dick verwachsen. Die sehr eigenartigen Formen, *Placodus*, *Cyamodus* und *Placochelys*, sind mit den Nothosauriern eng verwandt, aber ganz einseitig spezialisiert. Mit ihrem Panzer und ganzem Habitus erinnern sie äußerlich an den Schildkrötentypus der Dermochelyden.

Fig. 166. Rekonstruiertes Skelett von *Placochelys placodonta* Jkl.
Obere Trias. Vespem, Ungarn. $\frac{1}{8}$. (Nach Jaekel.)

Durch die kräftige Panzerung des Rückens und der Bauchseite erinnert *Placochelys* an die lebende *Dermochelys*. Innerhalb der Ordnung konzentriert sich die Bezahnung auf den Palatina und verkümmert auf den Prämaxillen und dem vorderen Teil des Unterkiefers. Auch die maxilläre Zahnreihe erfährt eine Reduktion von 5 auf 3 Zähne. *Placodus* und *Cyamodus* im germanischen Muschelkalk, *Placochelys* im Keuper Ungarns.

Fig. 168. Schädel von *Placochelys placodonta* Jkl. in Seitenansicht. Unterer Keuper von Vespem, Ungarn. $\frac{1}{2}$ nat. Größe. *Pm*, Prämaxillare; *M*, Maxillare; *Pn*, Postnasale; *L*, Lacrymale; *Pf*, Postfrontale; *Po*, Postorbitale; *P*, Parietale; *So*, Supraoccipitale; *Sq*, Squamosum; *Qj*, Quadrato-jugale; *Q*, Quadratum; *J*, Jugale; *D*, Dentale; *Spl*, Spleniale, darüber das Complementare als Kronfortsatz; *Ang*, Angulare; *Sag*, Supra angulare; *Ar*, Articulare.

Definition: Kleine bis große langgeschwänzte Kriech-, Kletter- oder Schwimmtiere mit vorn verjüngtem Kopf, kleinen vorn gelegenen Nasenlöchern, rückgebildeten Wangenbogen, beweglichem Kieferstiel, konischen, meist glatten, akrodonten, bothrodonten oder pleurodonten Zähnen, die nicht auf die Kieferränder beschränkt sind. Gaumenfläche sehr durchbrochen, die Pterygoidea durch die Palatina von den Vomera getrennt. Wirbel diplocöl oder procöl, mit Zygosphen und Zygantrum. Rippen einköpfig. Bei normaler Funktion der Extremitäten Schultergürtel mit wohlentwickelten Präcoracoidea und Scapularia, Füße normal ausgebildet, bei Mosasauriern zu Flossen umgebildet und mit überzähligen Zehen versehen, bei Ophidiern rückgebildet.

Die hierher gehörigen Ordnungen sind bekannt und bedürfen im Rahmen dieser Aufzählung keiner weiteren Erläuterung. Ihre Einteilung auf Grund der Zungenbildung, die bei den lebenden nahe liegt, ist gegenüber den fossilen undurchführbar.

Unterordnung Lacerti, Eidechsen.

Kleine, vierfüßige, krallentragende Klettertiere, mit kurzem Hals, langem Rumpf und walzenförmigem Schwanz, Kopf mäßig verlängert, ziemlich hoch gewölbt, oben mit Hautplatten bedeckt. Bezahnung auf die Kiefernänder beschränkt, acrodont oder pleurodont.

Fig. 169. Körperform einer lebenden Eidechse, Lacerta.
(Nach einer Photographie.)

† Unterordnung Mosasauri (Pythonomorpha Cope).

Große marine Schwimmformen, deren Füße zu kurzen breiten fünfzehigen Flossen umgebildet sind. Schwanz zum Schwimmorgan komprimiert. Schädel mit großen thecodonten Zähnen, großer Epiphyse.

Fig. 170. Rekonstruktion eines Mosasauriers aus der oberen Kreide.
 $\frac{1}{60}$. (Nach Jaekel.)

Ihre Stammformen sind varanidenartige Formen aus der unteren Kreide der Adriagebiete. Vorkommen in der Kreideformation Europas und Nordamerikas.

Fig. 171. Skelett von Tylosaurns aus der oberen Kreide von Kansas. (Nach Osborn.)

Unterordnung Ophidii, Schlangen.

Fußlose, walzenförmige Kriechtiere, ohne Schulter und Beckengerüst, mit sehr beweglichen Kieferknochen und stark bezahnten Vomer und Pterygoidea. Fossil seit der oberen Kreide. Jetzt sehr verbreitet z. T. im Wasser.

Fig. 172. Gaumenfläche des Schädels von Python.

Fig. 173. Kopf einer lebenden Schlange Vipera ursinii Bonaparte, Ungarn. (Nach von Mehely.)

3. Stufe. † Unterklasse **Hyperosauria** Jaekel. (Archosauria Cope z. T., Archosauria Fürbringer).

Die hier vereinigten Formenkreise sind bereits von Fürbringer zusammengefaßt und einheitlich benannt worden. Derselbe nahm wenig-

stens für die gleiche Einheit den Namen Archosauria an, den Edw. Cope aber nicht nur für diese Formenkreise, sondern vor allem für die Neosauria oder Pelycosauria gegeben hatte. Von einer systematischen Verbindung dieser Formenkreise kann heute wohl keine Rede mehr sein. Damit fällt aber auch der so verbrauchte Name Archosauria. Für den hier zusammengefaßten engeren Formenkreis war eine neue Benennung deshalb schwierig, weil ihre Lebensweise und Organisation nach sehr verschiedenen Richtungen auseinander geht. Ein alle auszeichnendes auffälliges Merkmal, wie es die „Lyognatha“ besitzen, ist bei ihnen anscheinend nicht vorhanden, oder wenigstens ist ein solches, vielleicht nur weil es im System bisher nicht benötigt wurde, noch nicht festgestellt. So schien mir ein indifferenter Name wie „Hyperosauria“ der beste Ausweg aus dieser Schwierigkeit. Das Hyper bedeutet einerseits einen Höhengrad der Ausbildung gegenüber den andern, was hier offenbar zutrifft und kann anderseits auch auf das ökologische Niveau bezogen werden, insofern diese Typen zumeist echte Landbewohner sind und ein Teil sogar zu Flugtieren geworden ist. Auch auf die z. T. riesige Größenentwicklung kann das „Hyper“ bezogen werden.

Definition: Kleine bis riesengroße hochentwickelte Reptilien mit zwei wohl ausgebildeten Jochbögen, und Epitocalecken, thecodonten oder pleurodonten Zähnen nur auf den Kiefernranden, rückwärts geschobenen Choanen, vorn oder weit zurückliegenden Nasenlöchern. Epiphyse meist rückgebildet. Unterkiefer mit schwachem Kronfortsatz und meist mit großer Fenestra externa.

Wirbel lang, diplocöl oder procöl, stets an den Seiten verdünnt, mit den Processus transversi verwachsen. Rippen zweiköpfig, schlank. Gastralien öfters rückgebildet. Sacrum mit zwei oder einer größeren Zahl von Wirbeln verbunden. Die dorsal gerichteten Teile des Schulter- und Beckengürtels wohl entwickelt. Präcoracoid mit dem Coracoid verwachsen. Dermale Teile des Schultergürtels rückgebildet. Os pubis schlank, öfters mit Processus ischiaticus (Postpubis). Füße mit normalen Zehenzahlen. Trias bis jetzt.

Dieser Formenkreis nimmt vielleicht seinen Ausgangspunkt von permischen Formen wie Deuterosaurus und Rhopalodon. Es ist wahrscheinlich, daß der südafrikanische Erythrosuchus zu den primitiven Vertretern dieser Unterklasse gehört. Herr v. Huene hat für ihn kürzlich einen Ordnungsnamen aufgestellt, dem ich aber zunächst nur einen provisorischen Wert zuschreibe, da mir wichtige Punkte seiner Organisation noch nicht genügend geklärt erscheinen. In der Beckenbildung, die ich nach dem Londoner Exemplar gezeichnet habe (Fig. 174), muß man jedenfalls auf eine enge Verbindung mit den Dinosauriern schließen,

Fig. 174. Becken von *Erythrosuchus africanus* Broom. Trias Südafrika. $\frac{1}{6}$.

ebenso nach den Rumpfwirbeln. Sicher gehören hierher folgende Ordnungen:

Hauptordnung † **Dinosauri** Owen.

Ausgestorbene langhalsige, langgeschwänzte Landbewohner mit zwei typischen Jochbogen, vorderen kleineren, hinteren größeren Lauf Füßen und langem Schwanz. Die Nasenlöcher getrennt im vorderen Teil der Schnauze.

Die Dinosaurier bilden eine natürliche, scharf umgrenzte Abteilung, die sich vermutlich in der untersten Trias von Proterosauriern abgezweigt hat, und ihrerseits durch die Belodonten mit den Krokodiliern und andererseits mit den Pterosauriern verwandt ist.

Die Gliederung der Dinosaurier war von Marsh in ganz richtige Wege geleitet worden, indem er die Theropoden, Sauropoden und Orthopoden als natürliche Abteilungen der Ordnung unterschied. Die Namen waren indessen nicht sehr gut gewählt, denn „Säugetierbeine“, wie der Name besagt, haben die Theropoden nicht gehabt, sie konnten wohl wie die Känguruhs auf den Hinterbeinen hüpfen, aber das taten die Orthopoden ebenfalls, deren Benennung danach wenigstens für die Hinterbeine zutrifft; aber sauropod blieben alle drei Typen, insofern ihre Beine den Reptilhabitus im Prinzip bewahrten, höchstens z. T. vogelartig wurden. Auch die Bezeichnung Praedentata für die an der Schnauzenspitze gerade nicht bezahnten, sondern mit Hornschnäbeln versehenen Orthopoden

aus der Verwandtschaft der Ignanodonten war nicht sinngemäß. Indem Seeley dann 1887 die Dinosaurier auf Grund der Ausbildung ihres Os pubis in Saurischia und Ornithischia zerlegte, und unter ersteren die Theropoden und Sauropoden und unter letzteren die Orthopoden verstand, vertiefte er die systematische Gliederung, nur daß die Namen weder phonetisch noch sprachlich gut gebildet waren, und sachlich an das wenig charakteristische Ischium statt an das markante Pubis anknüpften. Ich habe daher unter Aufrechterhaltung der Seeleyschen Einteilung seine Gruppen in Praepubici und Postpubici umgetauft. Diese Namen sollten besagen, daß bei den ersteren das Pubis wesentlich nach vorn, bei den anderen auch nach hinten ausgedehnt ist. Nun hat aber Herr v. Hnene die Meinung vertreten, daß das Pubis der Ornithischia in seinem rückwärts gewendeten Hauptteil dem ganzen Pubis der übrigen Saurier entspreche und also kein besonderes „Postpubis“ sei. Diesen Einwand glaube ich in einer besonderen Studie über das Becken der Dinosaurier widerlegen zu können und halte deshalb an meinem Vorschlage fest, die beiden Hauptabteilungen der Dinosaurier als Praepubica und Postpubica zu bezeichnen. Der Ausdruck „Praepubici“ erscheint deshalb gerechtfertigt, weil sich das Pubis dieser Dinosaurier ganz ungewöhnlich weit nach vorn ausgedehnt hat. Besondere Elemente sollen weder mit dem „Prae“- noch mit dem „Post“-pubis gemeint sein, sondern nur starke Verlängerungen in den angegebenen Richtungen. In beiden Abteilungen gehen die schwerfälligeren, also auch die übermäßig großen Formen wieder zu der schwerfälligen Gangart auf vier Beinen über. Eine hierauf gegründete Haupteinteilung war also nicht angebracht. Auch die Erhebung der Hinterfüße auf die Zehen hat nur sekundäre Bedeutung. Wir teilen also:

I. Unterordnung Praepubici Jkl. (= Saurischia Seeley).

Hüpfende oder kriechende Fleisch- oder Pflanzenfresser mit spitzen Einzelzähnen, mit vorwärts verlängerten Pubisknochen.

Diese Abteilung umfaßt nun einerseits die hüpfenden Raubdinosaurier mit säbelförmigen, fein gezähnelten Raßzähnen und kräftigen Krallen, die Megalosauri, zweitens die ebenfalls hüpfenden, aber etwas schwerfälligeren Formen der Trias- und Juraformation, die sich mit kleinerem Kopf, langem Hals und meißelförmigen spitz gekerbten Einzelzähnen, mit einigen kräftigen Krallen an den 3—4 inneren Zehen wohl einer omnivoren, wenn nicht schon frugivoren Lebensweise angepaßt hatten. Etwa 25 Skelette dieser Formen sind jetzt in der oberen Trias von Halberstadt entdeckt und werden nach der Präparation wohl ein ziemlich klares Bild der Organisation dieser älteren Typen liefern (Gresslyosauridae n. a.).

Fig. 175. Vorder- und Hinterfuß eines Dinosauriers (*Greßlyosaurus Torgeri* n. sp.) aus dem Keuper von Halberstadt im gleichen Größenverhältnis $\frac{1}{12}$ verkleinert.

Einen dritten Kreis bilden die sogenannten Sauropoden, die Riesenformen, deren Last den Körper wieder zur stärkeren Benutzung der vorderen Gliedmaßen drängte, und diese wieder in normaler Größe entwickeln ließ. Ihre Zehenglieder sind kürzer geworden, nur ihre inneren Finger noch mit großen Krallen besetzt. Ihre Zähne konzentrieren sich auf den vordersten Teil der Schnauze. Ihre Pubis öffnen sich nach unten und werden zu beilförmigen Spangen. Atlantosauriden, Camarosauriden. Brontosauriden und Diplodociden.

II. Unterordnung Postpubici c. (Orthopoda Marsh, Ornithischia Seeley).

Muscheln oder Pflanzen fressende Dinosaurier mit großem Kopf und mehr oder weniger zusammengedrängten Kauzähnen, mit rückwärts verlängertem Pubis in dem vogelartigen Becken,

a) erecti aufrecht gehende Formen mit mäßig großem Kopf, Scelidosauridae als Wurzel mit meißelförmigen Eckzähnen, Iguanodontidae (Praedentata Marsh) mit Hornschnäbeln am vorderen Schnauzenende und mit mehrreihigem Zahnpflaster dahinter (Fig. 177), Hadrosauridae,

Fig. 176. *Allosaurus agilis* Marsh, ein Raubdinosaurier des oberen Jura von Kolorado. Restauriertes Skelett. $\frac{1}{20}$. (Nach einer Photographie des Natural History Museum in New-York.)

Fig. 177. Skelett von *Iguanodon bernissartensis* Boulenger. Unterste Kreide. Bernissart, Belgien. $\frac{1}{60}$. (Nach Dollo.)

b) caduci schwerfällige, z. T. gepanzerte, niedergedrückte Formen mit den Stegosauridae (Fig. 178) und den Ceratopsidae (Fig. 179 u. 180).

Fig. 178. *Stegosaurus unguulatus* Marsh. Oberer Jura, Kolorado. Rekonstruktion des Skelettes. $\frac{1}{60}$. (Nach Marsh.)

Fig. 179. *Triceratops flabellatus* Marsh. Schädel schräg von vorn gesehen, mit großen horntragenden Stirnzapfen hinter den Augen. $\frac{1}{20}$. Oberste Kreide von Montana, U. S. A. (Nach einer Photographie des Field Columbian Museum.)

Fig. 180. *Triceratops prorsus* Marsh. Obere Kreide, Montana. Restauriertes Skelett. $\frac{1}{70}$.
(Nach Marsh).

IIa Nebenordnung **Loricati** (Crocodilia im weiteren Sinne).

So nahe auch die große Mehrzahl der fossilen Krokodile den lebenden steht, so haben doch einige ihrer älteren Typen vornehmlich durch abweichende Stellung ihrer äußeren Nasenlöcher und indifferente Ausbildung ihres Gannendaches einer Einordnung in das System Schwierigkeiten bereitet. Da sich diese, die Belodonten und Aetosanria, aber in ihrer Gesamtform und speziell ihrer Panzerung so eng an die Krokodile anschließen, scheint es mir im Anschluß an Huxley zweckmäßig, sie wieder mit den echten Krokodilen zu vereinigen. Nur muß man dann im Gegensatz zu Huxley, jenen aberranten Formen gegenüber alle echten Krokodile, also auch seine Mesosuchia in eine Einheit zusammenfassen. Innerhalb der letzteren scheint mir der Gegensatz der Krokodile und Gaviale auch bei den fossilen Formen durchführbar. Eine besondere Gruppe unter den echten Krokodilen bilden die marinen Schwimmformen, für die E. Fraas den Namen *Thalattosuchia* aufgestellt hatte. Die Ausbildung des Rostrums bietet bei diesen wie bei den vorhergenannten echten Krokodilen einen bequemen Anhaltspunkt auch für ihre systematische Bezeichnung.

Definition: Langgestreckte Wasserformen, mit langem, großem Schädel, kurzem Hals und langem Schwanz. Gliedmaßen kurz, als Schreitbeine oder Schwimmfüße ausgebildet. Haut in der Regel mit Längsreihen knöcherner, grubig skulpturierter Platten gepanzert. Zähne gleichartig kegelförmig, oft mit vorderer und hinterer Kante, thecodont befestigt. Schädel kräftig verknöchert.

Die geologische Verbreitung beginnt in der unteren Trias mit *Mesorhinus Fraasi* Jkl. und damit mit den Belodonten, deren äußere Nasen weit zurückgeschoben sind und die Choanen mit sich weit rückwärts gezogen haben. Bei den echten Crocodilien ist diese rückwärtige

Lage der Choanen zu einer eigenartigen „anulopalatinen“ (Jaekel) Gaumenbildung spezialisiert, die äußeren Nasen aber sind ganz weit nach vorn zusammengeschoben. Eine phyletisch zweifelhafte Stellung nehmen die Aetosaurier ein, deren Schädelbau (Fig. 183) dem der Dinosaurier und Pterosaurier (Fig. 185) sehr nahe steht.

1. Unterordnung †Belodonti (Parasuchia Huxl.),

mit langer, dicht bezahnter Schnauze, weit rückwärts gelegenen äußeren Nasenlöchern, großen Antorbitalgruben, noch nicht vereinigten Palatina und Pterygoidea. Panzerung zumeist aus breiten Platten gebildet.

Fig. 181. *Mesorhinus Fraasi* Jaekel, der älteste Belodont. Gaumenfläche. $\frac{1}{4}$.
Mittl. Buntsandstein, Bernburg. (Nach Jaekel.)

Hierher gehört der oben genannte *Mesorhinus* als Typus einer Familie.

Vertreter jüngerer Familien sind Belodon mit verdickter, Mystriosuchus mit sehr schlanker Schnauze. Beide im Keuper Europas und Amerikas.

2. Unterordnung Crocodili (Mesosuchia †Eusuchia Huxley).

Schädel dick, grubig skulpturiert, ohne Antorbitalgruben, mit dünner Postorbitalbrücke, kleinen Augen und Schläfengruben. Äußere Nasen ganz vorn an der Schnauzenspitze vereinigt, innere durch Vereinigung der Palatina (Mesosuchia) und später auch durch Vereinigung der Pterygoidea (Eusuchia) weit zurückgeschoben und fest überdacht (aulopalatiner Gaumentypus Jaekels.)

Fig. 182. Skelett des lebenden Nilkrokodils *Crocodilus vulgaris* Cuv. (Nach Clauß.)

Hierher gehören als „longirostri“ die †Teleosauridae, †Pholidosauridae, †Tomistomidae und die noch überlebenden Gaviale südasiatischer Flüsse, ferner als „acutirostri“ (Thalattosuchia E. Fraas) die jurassischen Metriorhynchidae und Geosauridae und schließlich die strandbewohnenden „brevirostri“ †Atoposauridae, †Goniopholidae, und die Crocodilidae (inkl. Alligator).

3. Unterordnung †Aetosauri (Pseudosuchia Huxley)

mit normal gestellten Nasenlöchern, großen Antorbitalgruben und großen Augenhöhlen.

Fig. 183. Neue Rekonstruktion des Schädels von *Aetosaurus ferratus* O. Fraas. Mittl. Keuper, Stuttgart. (Nach den Originalen im Stuttgarter Museum.)

II β Nebenordnung $\dagger$ **Pterosauri** Kaup.

Fein und hohl skelettierte Flugtiere mit nackter Haut, deren Arme durch Verlängerung des letzten Fingers zu Flugorganen umgebildet sind. Schädel zugespitzt, mit Hornscheiden vorn, und großen schlanken Raßzähnen dahinter, mit zurückliegenden Nasenlöchern, großen Antorbital- und kleinen Temporalgruben. Augen groß mit Sclerotikalring. Präsaecrale Wirbel meist procöl. Die die Pterosaurier charakterisierende Flügelbildung erfolgt durch Verlängerung der vier Glieder des vermutlich vierten Fingers, der fünfte scheint rückgebildet. Der erste bis dritte sind in normaler Weise gegliedert (2.3.4) und mit großen Endkrallen versehen (Fig. 184). Am Hinterfuß scheint an den vier vorhandenen Zehen die Normalzahl 2.3.4.5 die Regel zu sein.

Fig. 184. Gliederung des Armes und des Hinterfußes eines oberjurassischen Pterodactylus des Berliner Museums. *H* Humerus, *R* Radius, *U* Ulna, *C* proximale und distale Carpalia, I—IV die vier Finger, *S* Sehnenverknöcherung der Flügelbildung. $\frac{1}{1}$.
Die Fußgliederung 2.3.3.3.1 erscheint hier abnorm.

Fig. 186. Rekonstruktion von Rhamphorhynchus aus dem oberen Jura von Solnhofen in Bayern. $\frac{3}{4}$. (Nach Marsh.)

Die Pterosaurier sind wohl Nachkommen kleiner postpubicaler Dinosaurier. Die Bezeichnung ihrer 2 Hauptgruppen scheint mir am einfachsten auf Grund ihrer Schwanzform zu erfolgen.

- a) longicaudati (Pterodermata Seeley). Rhamphorhynchidae.
- b) brevicaudati (Ornithochiroidea Seeley). Pterodactylidae, Pteranodontidae.

Fig. 187. Rekonstruktion des Skelettes von Pteranodon in seitlicher Ansicht, ohne die rechtsseitigen Gliedmaßen. Obere Kreide, Kansas. (Nach Eaton.)

Ihre ältesten Reste fanden sich in der oberen Trias, sie starben in der oberen Kreide Amerikas mit zahnlosen Riesenformen von 8 m Spannweite aus (Fig. 187).

V. Nebenklasse Aves, Vögel.

Befiederte warmblütige Zweifüßler, deren Arme durch Federbesatz unter Rückbildung des Handskelettes zu Flügeln umgebildet sind, deren Kopf in der Regel zugespitzt und zahnlos mit Hornschnäbeln versehen ist, mit pterygopalatinum Gaumen, einfachem occipitalem Condylus, mit langem Ilium, vielen Wirbeln im Sacrum und langem Postpubicalprozeß vor dem Ischium, deren Füße mit Krallen besetzt sind, deren fünfte Zehe obliteriert ist und deren Metatarsalia miteinander und dem Tarsus verschmolzen, deren Entwicklung im Ei unter Bildung eines Amnions erfolgt.

Durch ihr Flugvermögen und die besondere Anpassung ihres Körpers an diese Funktion sind die Vögel seit alter Zeit so scharf umgrenzt, daß kein ernst zu nehmender Systematiker an ihrer Einheit und Selbständigkeit gezweifelt hat. Auch darüber ist nach der Erkenntnis des natürlichen Zusammenhanges der Organismen sofort Einigkeit erzielt worden, daß die Vögel als nächstverwandte und spezialisierte Nachkommen von Reptilien aufzufassen sind. Meinungsverschiedenheiten bestanden nur darüber, ob man Übergangsformen von Reptilien zu den Vögeln den letzteren glatt unterordnen solle, oder ob man sie wegen des Mangels einzelner typischer Kennzeichen der heutigen Vögel von deren Einheit ausschließen solle. Engenetische Vorformen trennen wir heute von ihren unmittelbaren Nachkommen nicht mehr gern ab und haben dazu vollends keine Veranlassung mehr unter den hier befolgten systematischen Gesichtspunkten. Übergangstypen oder Vorformen wie *Archaeopteryx* ordnen wir also den Vögeln unter, zumal ihre Mängel gegenüber den typischen Vogelcharakteren als unmittelbare Vorstufen derselben und damit der höheren Organisation der jüngeren Vögel erscheinen. Wir folgen im übrigen dem Systeme M. Fürbringers in dessen übersichtlicher Zusammenfassung in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches durch Hans Gadow.

Stufen der Entwicklung der Klasse ergeben sich nach unserer noch sehr mangelhaften Kenntnis fossiler Vorfahren einerseits aus der Rückbildung des ursprünglichen langen Reptilschwanzes, andererseits aus der Rückbildung der Zähne und der freien Finger an den Flügeln.

Die Verkürzung des Reptilschwanzes beruht offenbar auf der Tendenz, das Endsteuer an den schwimmenden Körper heranzuziehen und findet sein Analogon in der Schifffahrt, in der unmittelbaren An-

fügung des Steuers an das Boot gegenüber der primitiveren Herausstreckung eines freien Ruders. Die Verkürzung des Vogelschwanzes wird sich allmählich vollzogen haben, aber bei unserer dürftigen Kenntnis älterer Vogelformen steht uns der lange „Blattschwanz“ von *Archaeopteryx* und der kurze „Fächerschwanz“ der jüngeren Vögel zunächst noch unvermittelt gegenüber. Dieser Gegensatz läßt sich systematisch sehr gut ausnützen, aber wir dürfen uns nicht verhehlen, daß es im Sinne unseres Systems nur ein Stufenunterschied ist.

Die Beurteilung der Flügelbildung ist insofern noch unklar, als wir nicht wissen, welche Finger das definitive distale Flügel skelett zusammensetzen. Nach den neuesten Beobachtungen einerseits an Embryonalstadien lebender Vögel (vgl. Barfurth Anat. Anz. 1911), andererseits an neuen Dinosaurierfunden von Halberstadt scheint mir kaum mehr zweifelhaft, daß der erste und zweite Finger reduziert werden, der dritte mit schwacher Beteiligung des vierten und fünften das eigentliche Fingerskelett des Flügels bildet (vergl. Fig. 175 und 189).

Hiernach würde *Archaeopteryx* noch das Dinosaurierstadium repräsentieren, aber auch darin nur graduell von den jüngeren Vögeln unterschieden sein, da bei diesen embryonale und anormale Atavismen den genetischen Zusammenhang mit dem *Archaeopteryx* stadium dokumentieren würden.

In der Bezeichnung ist der Übergang ein allmählicher, insofern noch verschiedene Kreidevögel echte Zähne besitzen. Da dieser stufenweise Übergang aber in verschiedenen Reihen der Vögel getrennt und wahrscheinlich verschieden schnell erfolgte, läßt er sich schwerer als die oben genannten Merkmale systematisch verwerten. Nicht nur die Löffelform und thecodonte Befestigung der Zähne, sondern auch die Hornschnabelbildung findet ihre nächste Beziehung bei den Dinosauriern und ihren den Vögeln physiologisch nahestehenden Nachkommen, den Pterosauriern.

Fig. 188. Bezeichnung des Oberkiefers von *Archaeopteryx*.
(Nach dem Berliner Exemplar.) Vergrößerung $\frac{2}{1}$.

Auf Grund dieser Momente ist zunächst eine Haupteinteilung vorgeschlagen in *Archornithes* Carus oder *Archaeornithes* Gadow (= *Saurimrae* Haeckel) für *Archaeopteryx* und eine alle übrigen jüngeren Vögel

umfassende Abteilung Neornithes Gadow (= Ornithurae Haeckel). Wir können beide phylogenetisch als Vor- und Hauptstufe, systematisch als Unterklassen auffassen. Als anderes Einteilungsprinzip wurde der Besitz oder Mangel eines Kieles auf dem Brustbein (Sternum) betrachtet und danach die Vögel in gekielte (Carinatae) und ungekielte (Ratitae) geteilt. Die früher gelegentlich geäußerte Meinung, daß die ungekielten als auf niedriger Vogelstufe stehend die primitiveren seien, ist wohl kaum mehr diskutabel. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Vögel ihre eigentümliche Organisation, vor allem die Umbildung ihres Armskelettes, nicht durch Laufen, sondern durch Flattern und Fliegen d. h. durch Druckbewegungen der vorderen Gliedmaßen auf die Luft erlangt haben, und daß also Lauftiere mit rückgebildeten Flügeln unmöglich primitiv sein können. Ratiten müssen also eine Seitenrichtung der typischen Vogelentwicklung darstellen. M. Fürbringer führte deshalb für sie die Bezeichnung „Deuteraptenornithes“ ein, um durch diesen leider fast unaussprechlichen Namen anzudeuten, daß sie ihre Organisation erst sekundär erwarben und von Hause aus echte Vögel waren. Es bleibt nur die Frage, ob eine solche Aufgabe der Flugtätigkeit und der Übergang zum Laufen einmal oder öfters erfolgte, ob demgemäß die Ratiten eine systematische Einheit bilden. Fürbringer und Gadow führten nun eine so große Zahl gemeinsamer Charaktere aller Ratiten auf, daß man sie wohl für einen phylogenetisch geschlossenen Typus halten kann. Seine Stellung und Bedeutung würden wir dann durch den Begriff einer Nebenordnung der zweiten oder Hauptstufe zum Ausdruck bringen. Nach Fürbringers Auffassung sind sie als Dekadenten einer Gruppe von Formen anzusehen, die die Crypturiformes, Gruiformes und Galliiformes enthält. Gadow vereinigt sie mit diesen zu einem „Kreis A“, während er in einen „Kreis B“ die Columbiformes, Ardeiformes und Anseriformes stellt, und von deren Vorfahren den alten Typus Hesperornis der nordamerikanischen Kreide ableitet. So ergeben sich für ihn innerhalb seiner Neornithen zwei Hauptabteilungen A und B mit je zwei Unterabteilungen. In der systematischen Aufreihung der Formenkreise hat dann aber Gadow eine von obigen abweichende Anordnung getroffen, indem er die von ihm anerkannten Beziehungen innerhalb seiner Kreise A und B nicht weiter berücksichtigt und den Ratitae und dem Typus von Hesperornis (als Odontolcae Marsh) die sämtlichen typischen Vögel als Carinati gegenüberstellt. Auch das scheint mir nicht zweckmäßig, daß er die Reihenfolge der Neornithes mit den aberranten Ratitae und Odontolcae einleitet. Durch die hier durchgeführte Sondernung von Haupt- und Nebenordnungen glaube ich nicht nur dem System, sondern auch der phylogenetischen Auffassung Fürbringers und Gadows näher gerückt zu sein. Da wir alle Vögel für primäre

Carinaten halten, müssen wir freilich diesen Begriff als systematische Einheit fallen lassen. Das ergibt folgende Gliederung der Klasse:

A. Vorstufe als Unterklasse **Archornithes** Carus
mit *Archaeopteryx* als einzigem Typus einer Hauptordnung.

B. Hauptstufe als Unterklasse **Neornithes** Gadow.

Hauptordnungen:

Nebenordnungen:

I. Colymbomorphae

Ia Odontolcae

II. Pelargomorphae

III. Alectoromorphae

IIIa Ratitae

IV. Coraciomorphae

A. Vorstufe. Unterklasse **Archornithes** Gadow
(*Saurnrae* Haeckel, *Archaeornithes* Gadow).

Langgeschwänzte, bezahnte Vögel mit freien krallenbesetzten Fingern an den befiederten Flügeln.

Außer diesen systematisch wichtigsten Merkmalen sind noch eine Reihe anderer atavistisch bedeutungsvoll, so namentlich die Diplocölie der Wirbel, die Selbständigkeit der Halsrippen, der Mangel von *Processus uncinati* an den Rumpfrippen, die Selbständigkeit der Beckenknochen, die geringe Größe des Iliums, die zweiseitige Befiederung des Schwanzes. Auch die große Zahl von Scleralplatten (etwa 11) im Auge knüpft an Reptilienzustände an.

Einzigster Typus *Archaeopteryx lithographica* H. v. Meyer (*macrura* Owen, *Siemensii* Dames) im oberen Jura von Solnhofen in Bayern.

Die systematische Bedeutung von *Archaeopteryx* beruht nicht nur darauf, daß sie eine ganze Anzahl typischer Reptilienmerkmale innerhalb der Vogelklasse aufweist, sondern daß sie sich allem Anschein nach von dem Hauptwege der Vogelentwicklung sehr wenig entfernt hatte, und deshalb als direkte Urform der Vögel erscheint. Sie repräsentiert also in unserem System die Hauptordnung der Vorstufe. (Fig. 188 u. 189).

B. Hauptstufe als Unterklasse **Neornithes** Gadow.

Die vordersten Finger rückgebildet, die folgenden im Flügel verkümmert. Ihre Metacarpalien miteinander verwachsen. Die Zahl der Schwanzwirbel auf 13 oder weniger reduziert, die letzten 5—6 in der Regel zu einem *Pygostyl* verwachsen. Die Metatarsalia mit dem Tarsus fest zu einem *Tarsometatarsus* verschmolzen.

Durch die Verkürzung des Schwanzes zu einem Fächerschwanz und die totale Umbildung des Armes zum Flügel unter der vollen Aufgabe der primären Gliederung des Handskelettes kommt in dieser

Fig. 189. *Archaeopteryx lithographica*. Oberer Jura. Solnhofen. $\frac{1}{4}$ nat. Größe. Neue Rekonstruktion in der Form des Berliner Exemplares. Die Zehen der Hinterfüße sind teilweise ergänzt auf Grund des Londoner Exemplares. An dem rechten Arm ist die dritte Zehe in normale Lage versetzt und die von mir vermuteten Finger IV und V mit punktierten Linien eingetragen.

höheren Stufe der Typus der Vögel erst voll zum Ausdruck. Die Vertreter dieser als Unterklasse auffaßbaren Stufe sind seit der oberen Kreide bekannt und seit dem Tertiär allmählich so zahlreich geworden, daß sie an Artenmenge alle übrigen Tetrapoden in den Schatten stellen.

Ihre systematische Gliederung wurde schon oben kurz berührt. Wir können offenbar die Odontolcae und Ratitae nicht als primitive

Vogeltypen auffassen, denn die Erlernung des Fluges, der den Körper der Vögel erst zur Ausbildung brachte, mußte notgedrungen zunächst carinate Typen hervorrufen und in der Normalentwicklung erhalten. Schwache Flieger, Laufvögel, müssen also entartete Vogeltypen sein. Auch der Übergang zur Schwimm- und gar zur Tauchbewegung liegt außerhalb der Norm der Vogelentwicklung. Laufvögel wie die Ratitae und Tauchvögel wie die Odontolcae, Sphenisci u. a. werden damit in Nebenreihen gerückt, während als normale Lebensweise das Leben auf Bäumen anzusehen ist und demgemäß Baumbewohner die Hauptrichtung der Entwicklung der Klasse bestimmen. Nun entsteht die Frage, ob wir die Ratitae und Odontolcae von bekannten Baumtypen ableiten können, oder ob sie älteren ausgestorbenen und noch unbekannten Typen entstammten. In diesem Falle käme in Frage, ob wir

Fig. 190. Kopfformen: *a* *Phoenicopterus antiquorum*, *b* *Platalea leucorodia*, *c* *Emberiza citrinella*, *d* *Turdus cyanus*, *e* *Falco candicans*, *f* *Mergus merganser*, *g* *Pelecanus perspicillatus*, *h* *Recurvirostra avocetta*, *i* *Rhynchops nigra*, *k* *Columba livia*, *l* *Balaeniceps rex*, *m* *Anastomus coromandelianus*, *n* *Pteroglossus discolor*, *o* *Mycteria senegalensis*, *p* *Falcinellus igneus*, *q* *Cypselus apus*. (Nach verschiedenen Autoren aus Clauß.)

sie einer niederen Stufe unterordnen. Da nun, wie öfters betont wurde, die Chancen der Erhaltung von Landtieren und besonders Waldbewohnern sehr ungünstig sind, aber mit der Nähe des Wassers zunehmen, so erklärt sich, daß auch hier bei den Vögeln vorwiegend Wasser- und Uferbewohner fossil erhalten sind, und uns also die Stammesentwicklung in der Hauptreihe entzogen ist. Archaeopteryx, der wohl wirklich ein „Urvogel“ war, machte darin eine sehr bemerkenswerte Ausnahme; aus späterer Zeit kommt dann als wichtigerer Typus nur Ichthyornis aus der Kreide von Texas in Betracht, aber auch diese steht nach Fürbringer und Gadow den Colymbi. rezenten Tauchvögeln, sehr nahe und kann nicht ohne weiteres als Stammform der Ratitae oder von Hesperornis als Typus der Odontolcae gelten. Demnach werden wir uns die Unterklasse der Neornithes wohl zweckmäßig in der Weise gliedern, daß die Ratiten und Hesperornis als Nebenordnungen, und zwar die Odontolcae als Nebenordnung einer bisher noch unbekannten primitiveren Hauptordnung, also in einer tieferen Stufe als die übrigen Neornithen aufgefaßt werden. In den Hauptordnungen würden dann die Baumvögel in der Hauptrichtung, die Wasservögel in Nebenrichtungen einzustellen sein. Im übrigen stützt sich die systematische Einteilung vorwiegend auf die Kopfform und Schädelbildung, deren Differenzierung nachstehende Übersicht anschaulich macht. Sie beruht wesentlich auf den Verschiedenheiten animalischer und vegetabilischer Ernährung und deren zahllosen Modifikationen.

Hauptordnungen:	Nebenordnungen:
	I α Odontolcae
II. Alectoromorphae	II β Ratitae
Crypturi	
Turnices	
Galli-Gruiformes	
Columbae-Charadriiformes	
III. Pelargomorphae	
Falconiformes	
Ciconiiformes	
Anseriformes	
IV. Colymbomorphae	
Ichthyornithes	
Colymbiformes	
Sphenisciformes	
Procellariiformes	
V. Coraciomorphae	
Cuculiformes	
Coraciiformes	
Passeriformes	

Ia Nebenordnung **Odontolcae** Marsh.

Diese wesentlich auf *Hesperornis* aus der oberen Kreide von Texas basierte Ordnung enthält Wasservögel, die sich offenbar nicht der Schwimmbewegung angepaßt hatten, sondern nur als Laufvögel am Ufer lebten. Nur so erklärt sich, daß ihr Sternum den Kiel verlor, der später dann nur den landbewohnenden Laufvögeln, den „Ratiten“ im engeren Sinne verloren ging, während die späteren spezialisierten Wasservögel das Schwimmen im und unter Wasser erlernten und besonders als „Taucher“ den Kiel auf dem Brustbein für die Schwimmbewegung der vorderen Gliedmaßen ebenso benötigten, wie vorher für das Fliegen.

Definition: Uferbewohnende Laufvögel, mit kiellosem Brustbein, bezahnten Kiefern, deren Zähne in Rinnen (Typus „taphrodont“) befestigt sind.

Hesperornis in der oberen Kreide von Nordamerika, während *Enaliornis* in der oberen Kreide Sünglands noch unvollständig bekannt ist. Falls sie ein gekieltes Sternum besaß, könnte sie als Vorfahr von *Hesperornis* und der Colymbiformes eine Hauptordnung der ersten Stufe repräsentieren.

Fig. 191. Skelett von *Hesperornis regalis* Marsh aus der oberen Kreide von Texas.
Restauration von O. C. Marsh in $\frac{1}{10}$ nat. Größe. (Nach Marsh.)

II. Hauptordnung **Alectromorphae** Gadow.

Diese Ordnung, deren mesozoische Vorfahren leider noch unbekannt sind, enthält in den Crypturi niedrig organisierte Formen, deren Schwanzende noch nicht zu einem Pygostyl verwachsen ist und dadurch an die „Saururæ“ d. h. an Archaeopteryx anknüpft. Von diesen Crypturi gehen die Turnices aus, ferner die Hühner und die Gruiformes, sowie die Tauben und die Charadriiformes. Von den primitiven cretaceischen Vorfahren der Crypturi könnten nach Gadow die Ratiten abstammen.

Unterordnung Crypturi (Tinamiformes Gadow).

Nestflüchtende Carinaten mit Incisura ischiatica und unverwachsenen letzten Wirbeln. Schnabel lang, Flügel lang, Schwanz kurz ohne Pygostyl. Typus: Tinamus (Crypturus) major Gray, das brasilische Steißhuhn.

Unterordnung Turnices.

Wachtelähnliche nestflüchtende Landvögel mit reduziertem Hallux, mit großem Vomer, 14—15 Halswirbeln.

Unterordnung Galli, Hühner.

Vierzehige Landvögel mit schizognathem Schädel, großer Spina und seitlichen Fortsätzen am Sternum.

Unterordnung Gruiformes, Kraniche.

Sumpfvögel mit Vomer und schizognathem Kiefer, diskreten Rückenwirbeln, getrennten Coracoiden, ohne echten Kropf. Hierhin gehören die Rallidae, Gruidae u. a.

Unterordnung Charadriiformes Gadow.

Diese die Tauben und Möven enthaltende Gruppe ist u. a. durch schizognathen Kiefer, u-förmige Furcula und kurze Spina ausgezeichnet.

IIa Nebenordnung **Ratitae**.

Landbewohnende nestflüchtende Laufvögel mit rückgebildeten Flügeln und Brustkiel, Quadratum mit einfachem oberem Gelenkhöcker. Coracoid getrennt, mit der Scapula stumpfwinklig verwachsen. Schwanzende in der Regel mit getrennten Wirbeln. Penis am Skelett muskuliert. Dunen fehlen.

Hierhin gehören die Strauße, Struthiones, Rheae, Casuarii, der kleine lebende Apteryx und der riesige fossile Dinornis Neuseelands, die Aepyornis von Madagaskar und benachbarten Inseln, ferner die Stereornithes, fossile Riesenvögel, wie Phororhacos aus Südamerika.

Fig. 192. Eier links vom Strauß, in der Mitte von Aepyornis, rechts vom Haushuhn.

Fig. 193. Der australische Kasuar, *Casuarius novae Hollandiae*. Skelett und Umriß. $\frac{1}{10}$.
(Nach Pander und d'Alton.)

Fig. 194. *Apteryx australis*. Der Kiwi Australiens. $\frac{1}{4}$. (Nach Haacke.)

III. Hauptordnung **Pelargomorphae** Gadow.

Die Abteilung Gadows umfaßt die Falken, Enten und Störche, die in sich wieder eine große Zahl von Formen enthalten und wegen deren Divergenz kaum präzisiert werden können.

Fig. 195. Skelett und Körperumriß eines Geiers, *Vultur ?niger*. $\frac{1}{4}$. Lebend. Europa. (Nach Pander und d'Alton.)

Unterordnung Falconiformes, Tagraubvögel.

Carnivore, nesthockende, desmognathe Raubvögel mit hakigem Oberschnabel, enthalten die Cathartidae und die Accipitres.

Unterordnung Anseriformes Gadow.

Desmognathe Nestflüchter mit vollständigen Basipterygoidfortsätzen, einem Paar sternotrachealer Muskeln und verstülpbarem Penis. Hierhin die südamerikanischen Pelamedeae und die fast kosmopolitischen echten Enten.

Unterordnung Ciconiiformes Gadow

die Steganopoden, Ardeae (Reiher), Ciconiae und Phoenicopteri enthalten und durch echtes Nestkleid, vollständigen Vomer und desmognathe Kieferbildung ausgezeichnet sind.

IV. Hauptordnung Colymbomorphae Gadow

(= Podicipitiformes Fürbringer).

In diesem Formenkreis vereinigt Gadow die Ichthyornithes, Colymbiformes, Sphenisciformes und Procellariiformes, die nun hier den Charakter von Unterordnungen erhalten müßten. Eine Definition für diese Colymbomorphae hat Gadow nicht gegeben. Von den genannten sind nur die ältesten, die Ichthyornithen normal gebildete Flügervögel,

Fig. 196. *Ichthyornis dispar* Marsh aus der oberen Kreide von Texas. $\frac{1}{3}$.
(Restauration von Marsh.)

während die übrigen dem Leben im Wasser angepaßt sind und dadurch in vieler Hinsicht aberrant spezialisiert sind. Diese Divergenz läßt eine präzise Definition nur für die Unterordnungen geben.

Unterordnung Ichthyornithes (Odontotormae Marsh).

Bezahnte carinate Flugvögel mit diplocoelen Wirbeln, einer Incisura ischiatica, und sehr kleinem Gehirn. Zähne in getrennten Gruben. Fossil in der oberen Kreide von Nordamerika.

Unterordnung Procellarii oder Turbinares, Albatrosse.

Pelagische Flugvögel, Nesthocker mit rückgebildeter Hinterzehe.

Unterordnung Colymbiformes.

Schwach fliegende, mit dem Tarsometatarsus auftretende, aufrecht gehende Wasservögel mit geradem Schnabel, kurzen Schwanzfedern und Schwimmhäuten. Hierhin gehört Colymbus und Podiceps.

Unterordnung Sphenisci, Pinguine.

Flügel zu Flossen umgebildet, Federn schuppenartig, Metatarsalien unvollständig verwachsen, berühren beim Auftreten den Boden.

V. Hauptordnung **Coraciomorphae** Gadow.

Der artenreiche Formenkreis enthält die Verwandten der Papageien, der Krähen und der Sperlinge, die folgende drei Unterordnungen bilden:

Unterordnung Cuculiformes Gadow.

Die Cuculi und Psittaci umfassend; sie sind desmognath, zygodactyl oder mit äußerer Wendezehe mit normalen Zehenbeugern.

Unterordnung Coraciformes,

zu denen außer den Krähen u. a. auch die Eulen, Spechte und Kolibris gehören. Es sind Baumbewohner, echte blindgeborene Nesthocker, mit stark reduzierten alten Dunen, mit kleinen Tränen- und Nasendrüsen, kurzem Mandibularfortsatz, 13—15 Halswirbeln. Es sind syndactyle oder freizehige Zehenbenger.

Unterordnung Passeres.

Echte Nesthocker, Zehenbenger mit normaler Zehenstellung, mit großer Spina auf dem Sternum, kleinem Procoracoid. Hierhin gehören etwa 6000 Arten, deren feinere Gliederung große Schwierigkeit bereitet.

VI. Klasse **Paratheria** Jaekel 1910.

Von den Reptilien im älteren Sinne haben wir eine Anzahl von Formenkreisen abgesondert, die teils primitiv teils aberrant waren und sich dem Typus der Reptilklasse, wie wir sie oben charakterisiert haben, nicht einfügen wollten. Es sind das die altriadischen Theriodontia und Anomodontia, sowie die von der Trias bis zur Gegenwart verbreiteten Schildkröten und die Monotremata, die bisher innerhalb der Säugetiere eine sehr fragwürdige Rolle spielten. Für alle diese stellte ich eine neue Klasse der Paratheria auf¹⁾, die ich von den Reptilien abrückte und den Säugetieren näher brachte. Daß ihre ältesten Vertreter den alten Reptilien nahe stehen, ist unleugbar und selbstverständlich, da alle Tetrapoden und namentlich die holospondylen Tetrapoden von einem Organisationstypus ausgegangen sind. Die Eigenschaften, die aber jene ältesten Paratheria mit den Reptilien verbinden, sind nicht eigentlich Reptilmerkmale, sondern primitive Eigenschaften aller Tetrapoden. In den ältesten Vertretern der Paratheria prägen sich aus den gleichen entwicklungsgeschichtlichen Prinzipien die Charakterzüge der Klasse noch nicht scharf aus. Diese Therocephalia sind eine Übergangsgruppe, in denen, wie das gewöhnlich in solchen geschah, einzelne Mitglieder die noch wenig gefestigten Eigenheiten teilweise abstreifen oder in aberranter Weise selbständig modifizieren. Diese naturgemäßen Umstände können uns nicht abhalten, diese Außengruppe der Klasse zuzuzählen, in deren weiterer Entwicklung ihre Selbständigkeit und ihre Konvergenz zu den Säugetieren im allgemeinen immer klarer hervortritt. Nur die Schildkröten machen hiervon in mancher Beziehung eine Ausnahme, sie bleiben bei ihrer eigenartigen Organisation in vielen Verhältnissen auf einer niederen Stufe stehen, die man bisher als Reptilstufe auffaßte, weil man unbewußt geneigt war, die systematische Reihenfolge der alten Klassen als Ausdruck einer stufenweisen Entwicklung derselben anzusehen.

Paratheria sind kurz gedrungene, soweit bekannt Eier legende Vierfüßler mit kurzem wohl abgesetzten Rumpf, kurzem oder mäßig langem Hals und Schwanz. Ihre Füße sind dick und schwerfällig, ihr Kopf niedrig, ihr Gehirn klein, ihre Nasenlöcher vorn gelegen, meist vereinigt. Ihre Haut ist

¹⁾ Über die Paratheria, eine neue Klasse von Wirbeltieren. Zoolog. Anzeiger XXXVI. Nr. 6/7. Sept. 1910. In dieser Arbeit hatte ich die Cotylosaurier teilweise bei den Paratherien eingereiht, während ich sie hier aus systematischen Gesichtspunkten vorzog, noch den Miosauriern zuzuzählen.

durch hornige, seltener durch kalkige Bildungen geschützt, die hornigen zu Schuppen oder Haaren modifiziert. Ihr Skelett ist dick und schwerfällig bis zu den Gelenken verknöchert und stark mit Leisten und Fortsätzen als kräftigen Muskelansätzen modelliert. Ihr Schädel, der bei den Ausgangsformen noch stegal gebaut war, weist einen Durchbruch in der Schläfenregion auf und wird damit synapsid, d. h. mit einem einzigen kräftigen Jochbogen versehen und dem entsprechend mit einem einzigen weiten oberen Schläfendurchbruch. Die Gaumenfläche ist im ersten Stadium ihrer Entwicklung (Therapsida) noch einfach, wird dann aber mehr oder weniger diplopalatin, d. h. die Maxillen und meist auch die Palatina bilden im vorderen Teil der Schnauze einen doppelten Gaumen, hinter dem die inneren Nasenlöcher (Choanen) münden. Demgemäß ist auch der hintere Teil des Gaumens säugetierartig gebaut mit reduzierten Pterygoiden und Parasphenoid. Ohrkapseln (*Bullae osseae*) sind erst in Ausbildung begriffen und fehlen älteren Typen noch gänzlich. Das Hinterhauptsgelenk ist ursprünglich dreiteilig, wird aber dann dicondyl, mit zwei exoccipitalen Gelenken. Der Unterkiefer zeigt in verschieden hohem Maße eine Vergrößerung des Dentale auf Kosten der übrigen primären Unterkieferknochen. Das Gebiß ist primitiv isodont, säugetierartig heterodont, oder rückgebildet und teilweise oder ganz durch Hornscheiden ersetzt.

Im Schultergürtel sind Scapula und Coracoid deutlich gesondert, meist auch ein Praecoracoid, sowie eine Clavicula und Interclavicula vorhanden. Das Becken umfaßt mehrere Wirbel, und zeigt im Ilium, Ischium und Pubis normale reptilartige Ausbildung.

Das Gliedmaßen skelett ist schwerfällig geformt, mit Endkrallen versehen. Die Phalangenformel ist normal säugetierartig 2.3.3.3.3 oder nähert sich doch bei den ältesten Vertretern diesem Typus. Ein vortretender Ellenbogen (*Olecranon*) ist vielfach ausgebildet.

Die Wirbel sind im allgemeinen kräftig gebaut, besonders auch ihre oberen Bögen, mit denen der Wirbelkörper gewöhnlich fest verwachsen ist. Die Rippen sind kräftig in der Regel zweiköpfig und über den ganzen Rumpf ausgedehnt. Untere Bögen am Schwanz sind schwach entwickelt. Zwischenwirbelstücke fehlen.

Die Formenkreise ordnen sich in folgender Weise an, wobei ich als Hauptordnungen die Stufen normaler Entwicklung in die erste Reihe stellte.

Hauptordnungen:	Nebenordnungen:
I Therapsidi	I α Dinocephali
	I β Testudinati
II Theriodonti	II α Anomodonti
	? Monotremati

I. Hauptordnung †**Therapsidi** Broom.

Die fast nur aus der Karrooformation Südafrikas bekannten Vertreter dieses Formenkreises sind noch wenig genau bekannt, und fast nur Schädel-bestimmbar. Broom rechnet hierher Formen mit großen synapsiden Schädeln von Säugetierhabitus, aber mit einfachem Gaumen, meist bezahnten Pterygoiden, säugetierartig differenziertem Gebiß, in dem aber meist etwa fünf Schneidezähne vorhanden, die Eckzähne nicht lokalisiert und die Backzähne spitz sind. Im Schädel sind die Post-orbitalia noch vorhanden, aber Supratemporalia und Quadratojugalia verschwunden.

Broom unterscheidet drei Formenkreise, die ich als Unterordnungen anfführe:

1. Unterordnung Dromaeosauri Broom mit *Galechirus Scholtzi* als Typus.

2. Unterordnung Dinocephali Broom mit *Delphinognathus*, *Titano-suchus*, *Archaeosuchus* und *Scapanodon*.

3. Unterordnung Therocephali Broom mit *Alopecodon*, *Scylaeosaurus*, *Pristerognathus*, *Pardosuchus*, *Scymnosaurus* und *Glanosuchus*.

Ferner könnte hierher gehören auch die Gattung *Deuterosaurus* aus dem russischen Perm, von der außer Schädelfragmenten auch einzelne Skeletteile gefunden sind.

Fig. 197. *Lycosuchus vanderrieti* Broom. Neue Rekonstruktion des Schädels auf Grund der Figuren von Broom. Unt. Trias. Südafrika.

In einem sehr bemerkenswerten Formenkreis südafrikanischer Paratherier, über die Broom erst vorläufig berichtet hat, zeigt das Gebiß den Übergang von der isodonten zur heterodonten Bezahnung, in dem die vordersten Zähne des Maxillare größer werden, damit den Charakter

von Eckzähnen annehmen und nun die Gebißreihe gliedern. Hier sind nun bei einigen dieser Formen mehrere Eckzähne vorhanden (Fig. 197).

In eine Nebenordnung I α werden verschiedene Typen zu stellen sein, die noch näherer Aufklärung bedürfen, so namentlich die oben genannten Dinocephali, während die Dromasauri und Therocephali in die Hauptreihe zu stellen sind. Das britische Museum besitzt außerdem noch ein großes Material derartiger Funde aus dem oberen Perm und der Trias Südafrikas, das vielleicht auch zur Aufstellung weiterer Nebenordnungen Veranlassung geben wird.

Es scheint mir auch nicht ganz ausgeschlossen, daß sich die Ichthyosaurier hier durch Übergang zur schwimmenden Lebensweise abgezweigt haben könnten. Ihr Schädelbau mit seiner geschlossenen Wangenregion, die als einfacher Jochbogen erscheint, würde im Anschluß an Therapsiden seine nächste Erklärung finden. So lange wir aber noch so wenig Sicheres über die Vorfahren der Ichthyosaurier wissen, läßt sich solchen Möglichkeiten kaum nachgehen.

1 β Nebenordnung **Testudinata**, Schildkröten.

Die Schildkröten sind sehr einseitig spezialisierte Formen, die ihren alten noch reptilartigen Paratheriertypus bis zur Gegenwart bewahrt haben, und deshalb auch bisher zu den Reptilien gestellt wurden. In der Vereinigung ihrer Nasenlöcher, der Bildung eines doppelten Gaumens, eines einfachen Jochbogens und eines dreiteiligen Hinterhauptgelenks, sowie in ihrer primären Zehenformel 2.3.3.3.3 sind sie echte Paratherier. In der Zahnlosigkeit und Hornschnabelbildung stehen sie den Anomodontiern nahe und auch den Monotremen. Ihre wesentliche Spezialisierung beruht auf ihrer Rumpfpanzerung. Dieselbe beschränkt sich nicht wie bei anderen auf epidermale Hornbildungen, (Schildpatt), sondern wird in tieferen Lagen der Haut verstärkt durch Ausbreitung der oberen Bögen (Neuralia) von 8 Rumpfwirbeln und der diesen angeschlossenen Rippen (Costalia). Zur Vervollständigung dieses Panzers werden Randplatten herangezogen (sog. Marginalia). Alle diese bilden den Rückenpanzer oder den Carapax. Im seitlichen Anschluß an diesen wird ein Bauchpanzer (Plastron) gebildet, teils aus den Elementen des Schultergürtels, Claviculae (Epiplastr), Interclavicula (Entoplastron) und Verschmelzungskomplexen von Bauchrippen, die sich in mehreren Paaren anordnen (Hyoplastra, Mesoplastra, Hypoplastra und Xiphiplastr hinten). Durch die 4 Beine wird das Plastron eingeengt, so daß die Mesoplastra gewöhnlich verschwinden.

Die Urformen sind schwerfällige plumpe Landtiere mit hoch gewölbtem Panzer und zahlreichen Marginalien. Dieser Typus hat sich etwas vereinfacht in den Landschildkröten bis jetzt erhalten. Andere

gingen ins Wasser, lernten schwimmen und platteten dazu ihren Panzer ab, den die beweglichen Seeschildkröten (Cheloniden) mehr und mehr reduzierten (Fig. 203). Bei diesen Schwimmformen tritt, wie auch sonst bei solchen, eine Vermehrung der Fingerglieder ein. Ihr Kopf wird nicht mehr wie bei den Landschildkröten unter den Panzer zurückgezogen, sondern bleibt beim Schwimmen vorgestreckt und schafft sich ein neues Schutzdach durch Ausdehnung der Parietalia über ihre primäre Schläfengrube (tegaler Schädeltypus Jaekels). Bei dem Endglied der Seeschildkröten Dermochelys (Fig. 204) ist der eigentliche Schildkrötenpanzer ganz reduziert und ein Buckelpanzer wieder an seine Stelle getreten. Die Morphologie und historische Entwicklung der Schildkröten läßt an diesen Vorgängen wohl kaum mehr zweifeln.

Ihre bisherige Einteilung danach, ob ihre Beckenknochen mit dem Panzer fest oder lose verbunden sind, in Plenrodira und Cryptodira läßt sich an fossilen Formen und namentlich den primitivsten dieser Typen schwer durchführen. Wir müssen ihnen noch einen primitiven Typus voransetzen, für den Boulenger den Namen Amphichelydia einführte. Von diesem lassen sich dann nach O. P. Hay die Cryptodira und Plenrodira in verschiedenen Richtungen ableiten. Es scheint mir nun aber zweckmäßig, die Chelonii und Trionychii, die beide in engerer Beziehung zu den Cryptodiren als zu den Pleurodiren stehen, als selbständige Nebenreihen der ersteren anzusehen und demnach die Unter-

Fig. 198. Rückenpanzer von Proganochelys Quenstedti Baur. Keuper Württembergs. Etwa $\frac{1}{7}$. (Nach E. Fraas.)

ordnung der Cryptodira auf deren Land- und Sumpftypen zu beschränken. Wir erhalten dann folgendes System.

1. Unterordnung Amphichelydii Lydeker 1889.

Landschildkröten, deren Becken noch nicht fest mit dem Panzer verwachsen ist, deren Bauchpanzer (Plastron) noch ein mittleres Paar sogenannter Mesoplastra enthält, deren Kopf und Hals noch nicht die scharfe Spezialisierung der jüngeren Typen aufweist, und deren Schädel noch Nasalia aufweist, die später verschwinden bzw. von der Oberseite des Schädels verdrängt werden. Hierhin gehören außer einigen noch fraglichen Resten aus dem Muschelkalke die Proganochelys aus dem Keuper Württembergs, ferner die Mehrzahl der jurassischen und ein Teil der cretaceischen Formen u. a. Platychelys, Baena, Compsemys.

2. Unterordnung Pleurodiri.

Land- und Sumpfschildkröten mit voll verknöchertem Panzer, deren Becken fest mit dem Panzer verwachsen ist, deren Kopf unter horizontaler Biegung des Halses unter den Panzer gezogen, wird und deren

Fig. 199. Hydromedusa sp. mit posttemporalem Bogen, mit kleinen Nasalien vor den Lacrymalia (L), Mx Maxillaria, Pt Palatina, J Jugalia, Po Postorbitalia, Fr Frontalia, Pa Parietalia, Pt Pterygoidea, Q Quadrata, St vermutlich die Prootica anderer Autoren, Os Supra-occipitalia, Op Opisthotica, Ol Occipitalia lateralia, Oc Condylus occipitalis, Sq Squamosum.

Plastron in der Regel der Mesoplastra entbehrt. Der Schädel zeigt z. T. noch eine posttemporale Brücke (Fig. 199).

Hierhin gehören außer einer Anzahl weit verbreiteter fossiler Formen die gegenwärtig in den australischen Landgebieten heimischen Pelomedusen (Fig. 199) und Chelyidae.

3. Unterordnung Cryptodiri.

Land- und Sumpfschildkröten mit stark gewölbtem, normal verknöchern dem Panzer, deren Becken nicht oder nur teilweise mit dem Panzer verwachsen ist, deren Kopf unter vertikaler Biegung des Halses zurückgezogen wird. Mesoplastra fehlen dem Plastron.

Fig. 200. Anlage des Rückenpanzers bei einer Jugendform von *Testudo*. $\frac{2}{1}$.
(Nach Jaekel.)

Diese formenreichste Abteilung der Schildkröten umfaßt die Chelydridae, Cinosternidae, Testudinidae, Emydidae, die Anosternidae, Dermatemydidae, die Platysternidae und die Tritosternidae. Viele dieser Familien haben seit der Kreide fossile Vertreter.

4. Unterordnung Trionychii, Weichschildkröten.

Sumpfbewohner mit flachem, grubig skulpturiertem Knochenpanzer, der echten Schildpattes und der Randplatten entbehrt und auch weiche, überwachsene Kiefer aufweist.

Hierhin gehören die Trionychiden und Plastomeniden.

5. Unterordnung Chelonii, Seeschildkröten.

Seeschildkröten mit teilweise aufgelöstem oder ganz reduziertem flachem Panzer, deren Füße zu Paddeln umgewandelt sind, deren Zehen

Fig. 201. *Chelon ischyros* Wieland. Obere Kreide, Dakotah. $\frac{1}{8}$. (Nach Wieland.)

überzählige Glieder aufweisen, und deren Krallen bis auf die letzte reduziert sind. Der Kopf zeigt eine große, rückwärtige Ausdehnung der Parietalia als Schutz der hinteren Schädelregion, die herausgestreckt bleibt und deshalb eines Schutzes bedarf. Hierher stelle ich außer den jurassischen Acichelyden die Cheloniden (Fig. 202), die cretaceischen Toxocheliden, Protostegiden (Fig. 201), trotz Hays und anderer gegen- teiliger Auffassung auch die Familie der Dermochelydidae (Fig. 204),

Fig. 202. Gaumenfläche des Schädels von *Chelone viridis* Schneider, der Suppenschildkröte. $\frac{1}{2}$. (Nach Jaekel.)

Fig. 203. *Toxochelys Bauri* Wieland. Rückenpanzer mit den für die Chelonii typischen Unterbrechungen zwischen den Rippenenden. $\frac{1}{6}$. (Nach Wieland.)

Fig. 204. *Dermochelys coriacea*. Jungendliches Exemplar. Küste von Kamerun. $\frac{1}{2}$. (Nach Jaekel.)

die sich mit der oberen Kreide selbständig zu einem eigenartigen Typus mit einem mosaikartigen Buckelpanzer spezialisiert haben. Auch dieser Typus der Chelonii hat, wie die Trionychii, einen selbständigen Seitenweg eingeschlagen.

17 Nebenordnung † **Anomodontii** Owen.

Indem wir den oft unzweckmäßig ausgedehnten Begriff der Anomodontier wieder auf seinen Typus, die Formen um Dicynodon, beschränken, verstehen wir darunter sehr spezialisierte Paratherier, die sich offenbar einer eigenartigen Nahrungsaufnahme anpaßten und ihre Bezahnung rückbildeten zugunsten einer hornigen Schnabelbildung, wie sie Schildkröten besitzen. Ihr Gaumen ist diplopalatin, aber so, daß nur die Maxillen an der Überwölbung der Choanen Anteil nehmen. Ihr Hinterhauptsgelenk noch dreiteilig zusammengesetzt. Ihr Unterkiefer ist sehr dick und schwerfällig, seine hinteren Elemente zwar klein, aber aber anscheinend noch vollzählig entwickelt. Ihr Extremitätenskelett schwerfällig, die Phalangenformel 2.3.3.3.3.

Man kann die Anomodontier zerlegen in drei Familien:

1. die Endothiodontidae (Fig. 205) mit Caninen und schwachen Zähnen dahinter. Endothiodon Owen, Opisthoctenodon Broom, Esoterodon Broom, Prodicynodon Broom.

Fig. 205. *Endothiodon bathystoma* Owen (Restauration auf Grund der Darstellungen von Broom). Trias, Karrooformation Südafrikas.

2. Dicynodontidae mit einem Paar großer Eckzähne im Oberkiefer und einer dicken Verknöcherung der Schnauze. *Dicynodon* mit flach gewölbtem Schädel, *Lystrosaurus* mit einem starken Knick in der vorderen Frontalregion und *Sagecephalus* mit einer tiefen Einsattelung (Sage = Sattel) in der Parietalregion und stärkster Verdickung der Schnauze (Fig. 206—209).

Fig. 206. *Dicynodon* sp. Schädel *A* von der Seite, *B* von vorn, *C* von hinten. Untere Trias, Karrooformation Südafrikas. (Nach einem Exemplar des Brit. Mus.) $\frac{1}{4}$.

Fig. 207. Unterkieferast eines *Dicynodonten*, mit großem Dentale, die einen punktiert umrandeten Hornschnabel trug, dahinter das Spleniale und Complementare, dahinter links das Quadratum mit der Gelenkrolle für das Quadratum; die Lage des Angulare ist durch einen unterbrochenen Strich angezeigt. $\frac{1}{3}$. (Nach einem Exemplar des Brit. Mus.)

Fig. 208. Rechtes Beckenskelett eines Dicynodonten. Oben das Ilium, rechts das Pubis, links unten das Ischium. Zwischen allen die Gelenkpfanne. $\frac{1}{3}$. (Nach einem Exemplar des Brit. Mus.)

Fig. 209. Rekonstruktion des Schädels eines anscheinend unbeschriebenen Dicynodonten *Sagecephalus pachyrhynchus* n. g. n. sp. mit sehr verdickter breiter Schnauze, breiter, tiefer, trichterförmiger Einsenkung an der Epiphyse, dünnem Jochbogen.

(Original im Brit. Mus.) Untere Trias, Karrooformation Südafrikas. $\frac{1}{4}$.

3. Udenodontidae, zahllose Formen mit einer vorspringenden Ecke an Stelle der Eckzähne des Oberkiefers, schwacher Ausbildung der Schnauzenregion, und flacher Oberseite des Schädels (Fig. 110—212).

Fig. 210. *Udenodon* sp. Oberseite des Schädels nach einem Exemplar des Brit. Mus. (nat.-hist.). Trias, Karrooformation Südafrikas. *Pm* Praemaxillae, *N* Nasalia, *L* Lacrymalia, *M* Maxillaria, *F* Frontalia, *Ptf* Postfrontalia, *Po* Postorbitalia, *J* Jugalia, *Pa* Parietalia mit der Epidyse (*Ep*), *Qj* Quadratojugale, *Q* Quadratum, *S* Squamosum, *Fm* Foramen magnum, *C* Condylus, *Tr* Transversa, *Pt* Pterygoidea.

Fig. 211. *Udenodon* sp. Derselbe Schädel in Seitenansicht. Bezeichnungen wie in Fig. 206.

Fig. 212. *Udenodon* sp. Derselbe Schädel wie Fig. 210. Unterseite. Bezeichnungen wie in Fig. 210 und 211. *V* Vomer, *Pa* Palatina, *T* Transversa, *Pt* Pterygoidea.

II. Stufe. Hauptordnung †**Theriodonti**.

Typisch entwickelte Paratheria mit kräftigem Jochbogen, doppeltem (diplopalatinem) Gaumen, mit doppeltem Hinterhaupts-Gelenk, mit sehr vergrößertem Dentale im Unterkiefer, mit einreihiger thecodonter Kieferrandbezahnung, die in 5—3 Schneidezähne, einen Eckzahn und zahlreiche Backzähne gegliedert ist, die eine dominierende Hauptspitze haben und nach hinten zu vordere und hintere Nebenspitzen ausbilden. Postfrontalia, Supratemporalia und Quadratojugalia sind noch vorhanden. Scapula mit Acromion. Zehenformel 2.3.3.3.3.

Eine ununterbrochene Reihe führt von den Therocephali, die z. T. noch einfachen Gaumen, mehrere Eckzähne und andere indifferente Merkmale aufweisen, in direkter Reihe zu den Theriodonten, in denen wir wohl das Prototyp der Säugetierentwicklung zu erblicken haben. Sie nähern sich diesem Typus in ganz entschiedener Weise, bleiben aber doch in den meisten Verhältnissen noch auf niederer Stufe. Ihre

Bezahnung ist zwar säugetierartig gegliedert, aber die einzelnen Backzähne sind noch sehr primitiv. Bei dem am besten bekannten Cyno-

Fig. 213. Zahnreihe des Oberkiefers von *Cynognathus crateronotus* Ow. Trias, Karroo-formation, Südafrika. Der erste Prämolare ist rekonstruiert. $\frac{1}{1}$.

gnathus (Fig. 213) sind sie sehr stark komprimiert, vorn und hinten nicht nur kantig, sondern auch noch wie Reptilzähne fein gekerbt.

Fig. 214. Oberseite eines Schädels von *Gomphognathus* aus der oberen Trias der Karroo-Formation Südafrika. $\frac{2}{3}$. (Nach einem Exemplar des Brit. Mus.)

Bei einigen sind die Backzähne so nach innen ausgedehnt, daß sie vermutlich auch innere Höcker aufwiesen.

Fam. Galesauridae mit spitzen Backzähnen und eigentümlich ausgebreiteten hinteren Rumpfrippen. *Cynognathus* (Fig. 213) *Galesaurus*. Fam. Lycosauridae mit einfach abgestumpften Molaren, *Lycosaurus*, *Cynodraco*; Fam. Gomphognathidae mit breiten Backzähnen. *Gomphognathus* (Fig. 213, 214) *Microgomphodon*, *Trirachodon*, *Diademodon*.

Fig. 215. Hinterseite desselben Schädels von *Gomphognathus* (Original Brit. Mus.).
Es zeigt besonders deutlich die eigentümliche Bogenbildung des Squamosum.

IIa Nebenordnung **Monotremati.**

Die Monotremen wurden den Säugetieren angereiht, da man die Paratherien noch nicht kannte, sonst würde man wohl kaum Bedenken getragen haben, sie bei diesen einzureihen. Nicht nur durch ihre Fortpflanzung mit Eiern, und dem Mangel einer echten Säugung der Jungen entfernen sie sich von den Säugetieren, sondern auch durch viele anatomische Merkmale. Ihr Schultergürtel zeigt die primitive Gliederung in die vier Stücke Suprascapulare, Scapulare, Coracoid und Praecoracoid. Ihre Schnabelbildung findet kein Analogon bei den Mammalia, wohl aber bei den Schildkröten und Dicynodonten unter den Paratheriern. Auch die Ausdehnung ihrer Pterygoiden und die Erhaltung ihres Articulare im Unterkiefer paßt zu den Paratherien. Ihre Halsrippen bleiben von den Wirbeln gesondert. Die ganze Skelettbildung ihrer Gliedmaßen stimmt mit Paratheriern überein. Ihre Embryonen scheinen noch in größerer Ausdehnung am Körper rudimentäre Schuppen statt Haare zu besitzen, im erwachsenen Zustand sind erstere auf den Schwanz beschränkt. Wenn man andererseits die große Menge von Säugetiercharakteren der Monotremen in Betracht zieht, muß man erwägen, daß ihnen ein sehr langer Zeitraum zur Verfügung stand, die bei den Theriodontiern schon stark pointierten Säugetiereigenschaften weiter auszubilden. Innerhalb der direkten Nachkommen der Theriodontier in der Hauptreihe sind die Säugetiercharaktere ja noch schneller entwickelt worden, und viele Wege standen wohl der Entwicklung auf so kompli-

zierter Grundlage wie der dritten Stufe der Paratherien-Organisation nicht mehr offen. Ob mancherlei organisatorische Beziehungen der Monotremen zu den Marsupialiern in obigem Sinne als Konvergenz-Erscheinungen zu deuten sind oder ob die Monotremen sich erst später abgesondert haben, als die Paratheria sich schon zu haplodonten Säuge-

Fig. 216. *Ornithorhynchus paradoxus* Blumenbach. Das Schnabeltier australischer Flußgebiete.

Fig. 217. *Echidna hystrix* Cuv. Neuholland. Bauchfläche eines Weibchens mit der Bauchtasche zur Aufnahme der Jungen. (Nach Haacke.)

tieren entwickelt hatten, wird wohl immer fraglich bleiben. Mir scheint es namentlich im praktischen System richtiger, sie als jüngsten aberranten Seitenzweig der Paratherier aufzufassen. Ihre beiden Vertreter Ornithorhynchus und Echidna sind in sehr verschiedenen Richtungen spezialisiert und als Vertreter von Unterordnungen aufzufassen.

VII. Hauptklasse **Mammalia** Aristoteles.

Durch die Annscheidung der Paratheria wird die Klasse der Säugetiere wieder zu einem eng geschlossenen Formenkreise, der durch eine Menge charakteristischer Kennzeichen systematisch zusammengehalten wird. Fast alle erfuhren bisher durch die Einreihung der Monotremata eine bedenkliche Lockerung. Nimmehr ergibt sich unter vollem Ein-schluß aller fossilen Formen folgende

Definition: Mammalia sind lungenatmende, warmblütige, in der Regel behaarte Tetrapoden mit großem Gehirn, einfacher Nase, doppeltem (diplopalatinem) Gaumen und doppeltem Condylus, bei deren lebenden Vertretern das Herz mit doppelter Kammer und Vorkammer versehen ist, die Ontogenie mit Amnion und Allantois meist ganz im Uterus erfolgt und nach der Geburt durch Säugung gefördert wird.

Ihr Skelett ist kräftig verknöchert und jeder Knochen energisch geformt. Unterkiefer, Wirbel, Schulter und Beckengerüst in sich fest verwachsen. Schädel mit großer Gehirnregion, weiten einfachen Durchbrüchen, ohne Epidyse, mit doppelten Condylen, diplopalatinem Gaumen, kleinen Pterygoiden, ohne Transversa und Parasphenoid, ohne Postnasalia, Postorbitaria, Posttemporalia; Unterkiefer ohne selbständige Splenialia, Angularia, Supraangularia und Complementaria. Zähne thecodont befestigt, auf den äußeren Kiefernrand beschränkt; die Backzähne kompliziert geformt, die hinteren mehrwurzelig. Wirbelkörper mit flachen Epiphysen, mit den oberen Bögen fest verwachsen. Scapulare und Coracoid zu einer Scapula verwachsen, Interclavicula fehlt, ebenso fehlen die Cleithra. Rippen im hinteren Teil des Rumpfes rückgebildet. Becken mit geschlossener Pfanne, distal verbreiterten Pubis und Ischia. Im Sacrum bei normaler Funktion 3 und mehr Wirbel verwachsen. In den Gliedmaßen prävalieren Radius und Tibia vor Ulna und Fibula. Ulna normal mit Olekranon.

Die Metapodien öfters verwachsen, die Zehenformel 2.3.3.3.3 nur bei marinen Typen überschritten.

Trias bis jetzt, häufig erst seit dem Tertiär.

Die Mammalia stammen von Paratherien ab und wohl von deren typischen Vertretern, den Theriodontiern, die vornehmlich in der oberen Trias Südafrikas verbreitet sind. Die Säugetiere haben erst im Tertiär die anderen Klassen der Tetrapoden verdrängt und sich namentlich auf dem Festlande heimisch gemacht. Als Lauf-, Sprung-, Kletter-, Grab- und Schwimmtiere haben sie fast alle guten Nährplätze erobert; nur ihre fliegenden Vertreter haben gegenüber den Vögeln zurückstehen müssen. Der vielseitigen Anpassung entspricht eine große Mannigfaltigkeit der Formen, deren stammesgeschichtliche Zusammenhänge wenigstens bei den niederen Vertretern noch nicht aufgeklärt sind.

Ihre systematische Einteilung auf Grund der Embryonalentwicklung ist gegenüber den älteren Formen undurchführbar, und die systematische Verwertung des Beutels erscheint ebenfalls bedenklich, da auch andere als die Beuteltiere Beutelanlagen besitzen, und der Besitz des Beutels wohl eine allgemeine Entwicklungsphase der Mammalität bedeutet.

Die Ausscheidung der Monotremata ermöglicht ihre sehr divergenten Vertreter auf einige große Formenkreise zu verteilen. Klar hebt sich jetzt allmählich der Zusammenhang der höher entwickelten Typen heraus, die hier als Holotheria zusammengefaßt sind.

Die systematische Gliederung der Säugetiere ist seit den letzten Jahrzehnten nicht mehr zur Ruhe gekommen. Immer neue Formen der Vorzeit wurden bekannt; sie wiesen Beziehungen oft zu verschiedenen Abteilungen der lebenden auf, und wurden oft allzuneig als Stammformen der letzteren angegeben. Eine ausgezeichnete Darstellung dieser Wandlungen und des Entwicklungsganges des Säugetiersystems hat soeben W. K. Gregory¹⁾ gegeben. Indem ich auf diesen gründlichen Bericht verweise, möchte ich nur folgende bedentsamen Etappen der neueren Geschichte unserer Forschung hervorheben. Von den Einteilungen, die nur die lebenden Formen berücksichtigen, sehe ich ab, dagegen ließen sich die auf die Monotremen bezogenen Abteilungen hier nicht ganz beiseite stellen. R. Owen hielt die Einteilung in Placentalia und Implacentalia aufrecht. Während letztere außer den Monotremen nur die Marsupialia enthalten, teilt er die Placentalia nach der Ausbildung ihres Gehirns in Archencephala (Homo), Gyrencephala (Unguiculata, Ungulata, Mutelata (Sirenia, Cetacea) und Lissancephala (Bruta, Chiroptera, Insectivora, Rodentia) ein.

¹⁾ The Orders of Mammals (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. XXVII. New-York 1910).

Gill¹⁾ suchte 1870 die hier noch ganz unsicheren genetischen Beziehungen klarer zum Ausdruck zu bringen und unterschied drei Unterklassen Monodelphia: I „primate series“ (Anthropoidea, Lemuroidea), II „feral series“ (Fissipedia, Pinnipedia, Cetacea), III „Insectivore series“. IV „Ungulate series“, V „Rodent series“, VI „Edentate series“. Dann folgte die Unterklasse der Didelphia, die alle Marsupialia umfaßte, und die Unterklasse der Ornithodelphia (Monotremata).

Huxley²⁾ unterschied 1880 zunächst folgende Stadien der Entwicklung des Säugetierastes: Hypotheria, deren Vertreter wir noch nicht kennen, Prototheria (die durch die Monotremen repräsentiert werden), Metatheria (zu denen die Marsupialia gehören) und Eutheria, die sich also mit den Placentalia der älteren Autoren im Umfang deckten. Diese Eutheria werden nun gegliedert in Edentata, Chiroptera, Carnivora, Cetacea, Insectivora, Hyracoidea, Ungulata, Sirenia, Proboscidea, Rodentia, Lemuroidea, Primates.

Flower³⁾ übernahm 1883 die drei Unterklassen der Ornithodelphia oder Prototheria, der Didelphia oder Metatheria und der Monodelphia oder Eutheria, und zerlegte die letzteren in 9 Ordnungen: I. Edentata, II. Sirenia, III. Cetacea, IV. Ungulata, V. Rodentia, VI. Chiroptera, VII. Insectivora, VIII. Carnivora, IX. Primates.

Zittel⁴⁾ unterschied wieder als Unterklasse A Eplacentalia mit den Monotremata, Allotheria, Marsupialia, B-Unterklasse Placentalia mit den Edentata, Cetacea, Sirenia, Ungulata, Tillodontia, Rodentia, Insectivora, Chiroptera, Carnivora, Primates.

Cope⁵⁾ übernahm Gill's Unterklassen der Prototheria und Eutheria und unterschied in den letzteren I. Didelphia, II. Monodelphia. Die letzteren wurden eingeteilt in Cetacea, Sirenia, Edentata, Chiroptera, Bunotheria (Pantotheria, Creodonta, Insectivora, Tillodontia, Tamiodonta), Carnivora, Ancylopoda, Taxeopoda, Taxodontia, Proboscidea, Diplarthra.

Die große Menge neuer auf mangelhaft bekannte Formen begründeten Ordnungen fossiler Tiere, die hier von Cope eingeführt wurden, mußte vorerst die Lust zu weiteren systematischen Gliederungsversuchen der gesamten Säugetiere unterdrücken.

¹⁾ On the Relations of the Orders of Mammals (Proc. Am. Assoc. Adv. Sc. 1870).

²⁾ Th. Huxley: On the application of the Laws of Evolution to the Arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia (Proc. Zool. Soc. 1880).

³⁾ Flower: On the Arrangement of the Orders and Families of existing Mammalia. (Proc. Zool. Soc. London 1883.)

⁴⁾ Zittel: Handbuch der Paläontologie. Band IV, S. 61. München 1891.

⁵⁾ Cope: Syllabus of lectures on Geology and Paleontology. (Univ. Pennsylvania) 1891—98.

Weber¹⁾ bemühte sich 1904 in seinem System der lebenden Säugetiere, die fossilen an der richtigen Stelle einzunordnen, und klärte das System dadurch, daß er einige, einander durch Konvergenz genäherte Formenkreise wie die Edentata in natürliche Verwandtschaftskreise zu zerlegen suchte. Dieses Bestreben ergab I. Unterklasse Monotremata, II. Unterklasse Marsupialia, III. Unterklasse Monodelphia. Diese enthalten nun die Insectivora, Chiroptera, Galeopithecidae, Tubulidentata (Orycteropos), Pholidota (Manis), Xenarthra (amerik. Edentata), Rodentia, Tillodontia, Carnivora, Cetacea, Perissodactyla, Artiodactyla, Condylarthra, Ancylopoda, Litopterna, Amblypoda, Toxodontia, Hyracoidea, Proboscidea, Sirenia, Prosimiae, Simiae, zu denen auch die Anthropomorphen gerechnet sind. Diese Ordnungen ergeben die große Zahl von 24 und haben damit an Übersichtlichkeit viel verloren.

Der genannte William K. Gregory, dem ich den größten Teil dieser Angaben entnommen habe, kam nun auf Grund eingehender Studien, namentlich der fossilen Formen Amerikas, 1910 zu folgendem System: A-Unterklasse Promammalia *Haeckel* (Protodonta *Osborn*), B-Unterklasse Prototheria *Gill*, *Huxley* (Monotremata), C-Unterklasse Theria *Parker* u. *Haswell* = Eutheria *Gill*. Die letzteren werden zerlegt in zwei „Infraclasses“, für die uns ein deutscher Ausdruck zum Unterschied von Unterklasse fehlen würde, I. Metatheria *Huxley* (Triconodonta, ?Trituberculata, Marsupialia), II. Eutheria *Huxley* [= Monodelphia *Blainv.*, Placentalia *ant.*] mit folgenden „Überordnungen“: 1. Therioidea (Insectivora, Ferae = Carnivora), 2. Archonta (Menotyphla, Dermoptera, Chiroptera, Primates), 3. Rodentia (Glires), 4. ?Edentata (?Tambliodonta, ?Tubulidentata, ?Pholidota, Xenarthra), 5. Paraxonia *Marsh* (Artiodactyla), 6. Ungulata (Protungulata, Amblypoda, Barytheria, Sirenia, Proboscidea, Hyraces, Embrithopoda, Notungulata, Mesaxonia), 7. Cetacea. Abgesehen von den vielerlei Klärungen, die dieses System in der Beurteilung einzelner fossiler Ordnungen bringt, liegt ein wesentlicher Fortschritt desselben darin, daß in den deutsch nicht zu übersetzenden Begriffen der Infraclasses neue phyletische Zusammenhänge der alten Ordnungen zum Ausdruck gebracht werden. Im besonderen sind dann namentlich die Formenkreise der Ungulata in ihre phyletischen Bestandteile zerlegt.

Da uns aus dem ganzen Mesozoicum fast nur Zähne und Kieferteile überliefert sind, und im ältesten Tertiär, wo günstige Chancen paläontologischer Überlieferung einsetzen, schon die meisten Ordnungen der Mammalia differenziert sind, so kann die Stammesgeschichte dieser

¹⁾ Weber: Die Säugetiere. G. Fischer, 1904.

Klasse nur sehr lückenhaft und unbefriedigend sein. Von den Ahnenreihen der Gruppen fehlt meist jede Spur.

Immerhin haben sich einige entwicklungsgeschichtliche Tatsachen und einige Formenreihen schon jetzt klar herausgehoben. Die Stellung der Insectivoren vorwärts zu den Chiropteren, Lemuren und Carnivoren, rückwärts zu den Didelphiden bietet uns einen sicheren Pfad durch das Labyrinth von Formenkreisen. Wir haben:

Wurzel: Theriodonte Paratheria.

Mammalia.

Stammreihe: Polyprotodonte Marsupialia.

Hauptreihe:

Wenig Formenkreise werden in dem Sinne monophyletisch sein, daß sie aus einem Elternpaare hervorgingen. Möglich ist das allenfalls bei Typen, die durch Metakinese¹⁾ entstanden sind, wo ein, bestehende Dissonanzen der inneren Organisation auflösender individueller Umschlag als zweckmäßig und bequem sofort erbliche Konstanz erlangte. Auf allen übrigen Wegen der Entwicklung werden mehr oder weniger große Formenkreise als Ausgangspunkt neuer in Betracht kommen. Findet die Umbildung auf epistatischem, also „miogenetischem“ Wege statt, so würde ein unreifes Jugendstadium den Ausgangspunkt bilden. Die Ursache zur Entwicklungshemmung, die wohl meist in äußeren Umständen zu suchen ist, kann aber verschiedene Arten oder noch breitere Formenkreise betreffen und auf das gleiche Jugendstadium zurückgeführt haben. Die aus solchen dann weiter entwickelten Formenreihen werden die verschiedene Herkunft nun schwerlich erkennen lassen, ihre Ahnen werden aber immerhin in engem Kreise zu suchen sein.

Noch weniger monophyletisch werden solche Abteilungen sein, die aus einer orthogenetischen Weiterentwicklung älterer Phasen mehr oder weniger langsam entstanden sind, wo aber der Organisationsänderung nur ein Weg der Fortbildung offen stand.

¹⁾ O. Jaekel: Über verschiedene Wege der phylogenetischen Entwicklung. G. Fischer, Jena 1910.

Wenn sich also normal gebaute kleine Säugetiere günstig weiter entwickelten, d. h. wenn sie sich gut ernährten und kräftiger wurden und sich demnach an immer größere Bentetiere heranwagten, so konnten aus verschiedenen der leistungsfähigsten „Insectivoren“ die größeren und kräftiger organisierten „Carnivoren“ hervorgehen. Die Einheit solcher Abteilungen wird von der Organisationsbreite ihrer Vorfahren abhängen. Sie können monophyletisch im weiteren Sinne sein, aber sie können auch polyphyletischen Zuwachs aus anderen Formenreihen erhalten haben.

Ein solcher Fall trifft anscheinend zu für die bisher für einheitlich gehaltene Gruppe der Huftiere oder Ungulata. Ziemlich breit ist offenbar die physiologische Basis für den Übergang von der carnivoren zur herbivoren Lebensweise. Während die Zähne hierbei eine Anzahl gleicher Merkmale annehmen, kann die Bewegung und damit die Gestaltung der Füße trotz gewisser Anpassungen sehr verschiedene Bahnen der Entwicklung einschlagen. Während die Huftiere bisher eine systematische Einheit bildeten, ist durch die neueren Untersuchungen amerikanischer Paläontologen, die W. K. Gregory jetzt einheitlich verarbeitet hat, höchst wahrscheinlich gemacht, daß die Artiodactylen, zu denen die Anthracotheridae, Hippopotamidae, Suidae und die Wiederkäuer gehören, sich selbständig von alttertiären oder cretaceischen Vorfahren abgezweigt haben und mit den übrigen „Huftieren“ in keinem phyletischen Konnex stehen. In solchem Falle ist ein polyphyletischer Typus noch zerlegbar, wenn er wenigstens in gewissen Organisationsverhältnissen die hereditären Eigenarten ungestört behalten konnte. Wenn dagegen Raubtiere ihre Jagdgründe vom Land in das Wasser verlegten und sich in diesem heimisch machen mußten, so wird mit der Möglichkeit zu rechnen sein, daß verschiedene Formenkreise durch die Anpassung an die alles umgestaltenden Lebensbedingungen so beeinflußt wurden, daß sie sehr bald einen eng geschlossenen Habitus annahmen. Cetaceen und andere Wassertiere, wie zum Beispiel die Phoken, erscheinen als enge Einheiten, und wir werden schwerlich in die Lage kommen, jemals eine eventuelle Polyphyly bei ihnen nachweisen zu können. Denn wenn uns auch wirklich aus ihren ältesten Formenkreisen eine relativ große Zahl von Resten bekannt werden sollte — solche Übergangstypen sind ja immer individuenarm gewesen und schon deshalb äußerst selten — so wird über die Beurteilung solcher Funde schwerlich Einigkeit zu erzielen sein. Die einen werden sie noch gar nicht zu den neu werdenden Formenkreisen rechnen wollen, andere werden sie für aberrante Einzelformen erklären. Solche vielleicht sehr polyphyletische Typen werden also für unser System monophyletisch bleiben.

Monophyletisch und polyphyletisch sind also keine festen Begriffe und praktisch nicht zu trennen. Wir sind auch hier überall zu Kompromissen gezwungen, nicht nur zu Kompromissen zwischen der systematischen Klarstellung einer Form und der Unsicherheit ihrer Phylogenie, sondern selbst zu Kompromissen zwischen systematischer Anordnung und klargestellten Wegen der phyletischen Entwicklung.

Die Hauptschwierigkeit einer Kongruenz der systematischen mit der phyletischen Aneinanderreihung der Formen liegt darin, daß jene — wenigstens in der bisher üblichen Art — die Formenkreise in eine Reihe hintereinander schob, während die natürliche historische Entwicklung in verschiedenen Reihen divergierend erfolgte. Wir müssen also, wenn wir System und Phylogenie in bessere Übereinstimmung bringen wollen, vor allem, wie dies hier geschehen ist, die einreihige Anordnung im System aufgeben.

Der mehrfach in Einzelgebieten gemachte Versuch, diesem Zweck durch alternierende Buchstaben und Nummerbezeichnungen gerecht zu werden, hat sich deshalb wenig bewährt, weil solche Zahlen keine Begriffe sind und keine konkreten Erinnerungsbilder hinterlassen. Sie sind nützlich im einzelnen, um eine Menge in richtiger Folge zu ordnen, aber als begriffliche Erinnerungsbilder sind Bezeichnungen vorzuziehen wie Stammast, Hauptast, Nebenast, Hauptreihe, erste, zweite Nebenreihe usw., deren Folge dann mit verschiedenen Buchstaben- und Zahlenreihen geklärt werden kann. Wir würden nun die phyletisch sicher gestellten Beziehungen innerhalb der Säugetiere nach Ausscheiden der Monotremata in folgender Weise zum Ausdruck bringen können:

Klasse **Mammalia**.

1. Stufe. Unterklasse **Miotheria**.

Hauptordnungen:	Nebenordnungen:
I. Haplodonti	I α Multituberculati
	I β Diprotodonti

2. Stufe. Unterklasse **Mesotheria**.

II. Insectivori	II α Rodentii	
	II β Tillodontii	
	II γ Xenarthri	} Edentati
	II δ Tubulidentati	
	II ϵ Pholidoti	
	II ζ_1 Prosimiae	} Primates L.
	2 Simiae	
	3 Bimani	
		Archonta
		Greg.

3. Stufe. Unterklasse **Holotheria**.

III. Carnivori	III _a Cetacei
	III _β Artiodactyli
	III _{γ₁} Ungulati
	γ ₂ Sirenii

Wie anderwärts so liegen auch hier nur wenige Typen in der Hauptrichtung der Entwicklung, die meisten Formenkreise sind von der Hauptrichtung abgewichen und in Seitenrichtungen gedrängt. Die römischen Zahlen mit dem Zusatz der griechischen Buchstaben verweisen dabei auf die vermutliche Ausgangsgruppe, der Wechsel der griechischen Buchstaben α , β , γ auf die Selbständigkeit, ihre Gleichheit z. B. II_{γ₁}, II_{γ₂} auf den phylogenetischen Zusammenhang der Nebenordnungen.

1. Stufe. Unterklasse **Miotheria m.**

Niedrig organisierte kleine Landtiere, mit kleinem nur in jüngster Zeit angewachsenem Gehirn, schmaler Schädelkapsel, flachem Schädeldach, mit wenig spezialisiertem Gebiß, das bei normaler Ausbildung zahlreiche einfach gebaute Backzähne aufweist. Vermutlich waren alle Beuteltiere, deren Entwicklung ohne Allantois erfolgte.

Dadurch, daß sich anscheinend auch hier schon in früher Zeit von den normalen Insekten und Fleischfressern frugivore Typen absonderten und fremdartig spezialisierten (Multituberculata, Diprotodonta) und von den fossilen Formen fast nur Kieferfragmente bekannt sind, läßt sich eine umfassende Definition dieses Formenkreises zurzeit noch nicht geben.

1. Hauptordnung **Haplodonti m.**

Unter diesem Namen möchte ich in erster Linie Osborns Protodonta und Triconodonta zusammenfassen, d. h. aus ersteren nur den normal gerichteten Teil der Formen, nicht den aberranten, der nach Osborns Einteilung zu den Monotremen überleiten sollte. Ich konnte in dieser Verquickung des Wunsches, die Monotremen als niederste an die Spitze der Mammalia zu bringen, mit dem unverkennbar richtigen Hauptprozeß der Zahnentwicklung der Säugetiere keinen Nutzen erblicken, und habe deshalb die Monotremen lieber zu den Paratherien als zu den echten Mammalia gestellt. Als Protodonta kämen dann zunächst nur die beiden triassischen Kieferreste in Betracht, die als Dromatherium und Microconodon beschrieben sind. Sie stehen an der Grenze zwischen Cynodontiern und Triconodontiern, und wenn wir ihnen als Stammtypen der Säugetiere einen höheren Wert beilegen als den Cynodontiern, so

können wir uns dabei nur auf ihr Gebiß und ihre geringe Größe stützen, sondern auch darauf, daß *Cynognathus* u. a. durch ihre sonderbare Rippenbildung und einige andere Merkmale nicht unmittelbar als Stammformen der jüngeren in Betracht kommen.

Haplodonti sind primitive mesozoische Mammalia mit heterodontem Gebiß, 4—3 Incisiven, einem Canin, zahlreichen Backzähnen, die vor und hinter einem Hauptkegel Nebengegel und deren hintere z. T. schon die Bildung eines Innenkegels aufweisen. Die Reihe der Incisiven ist nicht abgelenkt. Die Backzahnschneiden sind komprimiert oder gerundet im Querschnitt, die hinteren Unterkieferknochen rudimentär. Der Coronoidfortsatz ist breit. Wahrscheinlich waren alle Beuteltiere.

1. Unterordnung $\frac{1}{2}$ Protodonti Osborn.

Backzähne sehr zahlreich, komprimiert, ohne Innenkegel. Nur Reste des Unterkiefers erhalten. *Microcondon* und *Dromatherium*, Trias.

Fig. 218. *Dromatherium sylvestre* Osb. Ob. Trias. Nord-Carolina. $\frac{2}{1}$. (Nach Osborn.)

2. Unterordnung $\frac{1}{2}$ Triconodonti Osborn.

Zahnbau mehr kompliziert. Backzähne mit gerundeten Spitzen und die hinteren mit Innenkegel. *Amphilestes*, *Phascolotherium* und *Triconodon* im Jura.

Fig. 219. *Triconodon mordax* Owen. Oberster Jura. Purbeck, England. $\frac{2}{1}$
(Nach Osborn.)

Anscheinend führte die Entwicklung von den Protodonten in diesem Sinne durch die Triconodonten und Trituberculaten Osborns direkt zu den polyprotodonten Marsupialiern über, die wir hier kürzer als Didelphii bezeichnet haben. Ob jene älteren mesozoischen Typen Beuteltiere

waren. läßt sich nicht feststellen, aber sehr wohl annehmen, da die Verquickung der Jungen mit der Bauchfläche der Mutter und damit also die Mammalität am leichtesten verständlich wird, unter der Annahme einer Beutelbildung. Diese scheint allerdings bei den Beuteltieren stärker spezialisiert zu sein, als wir dies für Vorfahren aller Mammalia anzunehmen brauchen. Leider ist bei den älteren Haplodonten das hinterste Ende des Unterkiefers nicht erhalten, so daß auch bisher nicht festzustellen war, ob dasselbe die für die lebenden Beuteltiere charakteristische Einbiegung des unteren Fortsatzes besaß.

3. Unterordnung Trituberculati Osborn.

Der Unterkiefer anscheinend einheitlich ossifiziert. 8—6 Molaren, 5—4 Praemolaren vorhanden. Die oberen Backzähne in der Kieferachse verlängert, ihre Spitzen durch Bildung winkliger Falten zu Kauzähnen, tuberculo-sectorialen Typen, modifiziert. Hierhin gehören jurassische Formen wie *Amphitherium*, *Amblotherium*, *Dryolestes*, und einige cretaceische Reste.

4. Unterordnung Didelphii, Opossums.

Polyprotodontia Owen im eng. Sinne.

Kleine ursprünglich wohl baumbewohnende bekrallte Vierfüßler mit Beutel und kleinem Gehirn, meist ohne Placentabildung (*Eplacentalia*) mit eingebogenen hinteren Kieferwinkeln, mit normal gegliedertem Gebiß mit zahlreichen einfach gefalteten Molaren.

Früher weit verbreitet, sind sie gegenwärtig auf Australien beschränkt mit Ausnahme der Didelphiden oder Beutelratten, die in Südamerika leben und früher auch in Europa heimisch waren.

Fig. 220. Schädel von *Marmosa simonsi*. (Nach W. K. Gregory.)

Hierher gehören wahrscheinlich einige Reste aus der oberen Kreide Nordamerikas, wie *Didelphops* und *Pedionmys* und die z. T. schon tertiären Didelphiden mit *Marmosa* als einfachster Form, Dasyuriden, Myrmecobiiden, Thylaciniden, Notoryetiden und Perameliden.

Fig. 221. *Dasyurus viverrinus* Geoffr. Lebend. Australien, Vandiemenland.
(Nach Vogt u. Specht.)

Fig. 222. *Myrmecobius fasciatus* Waterh. Lebend im südwestlichen Australien.
(Nach Lydekker.)

Iß Nebenordnung **Multituberculata** Cope.

Die Stellung dieser Ordnung erscheint mir insofern fraglich, als sie sich möglicherweise nicht erst von den haplodonten, sondern schon früher selbständig von Theriodontiern mit breiten mehrhöckerigen Zähnen abgeleitet haben könnte, bevor noch deren Gebißtypus durch

Ausbildung der Caninen präzisiert war. Da aber andererseits die uns bisher bekannt gewordenen Reste den Typus echter Säugetiere zu haben scheinen, so scheint es mir richtig sie hier anzureihen. So wenig bedentsam diese Frage in phylogenetischer Hinsicht ist, so wichtig ist sie für das System. Wenn wir die Multituberculata zwar als Säugetiere aber als selbständige Nachkommen der gomphodonten Theriodontier ansehen müßten, so würden sie systematisch dem ganzen übrigen Säugetierstamm gegenübergestellt werden müssen. Die dann gegenübergestellten beiden Abteilungen müßten im Range von Unterklassen besondere Bezeichnungen erhalten. Dann würden die des Hauptastes wohl zweck-

Fig. 223. *Tritylodon longaevus* Ow. Obere Trias. Basuto-Land, Südafrika.
 $\frac{2}{3}$ nat. Größe. (Nach Owen.)

mäßig als Eutheria, die Multituberculaten und ihre Nachkommen als Allotheria Cope bezeichnet werden können. Fraglich ist ferner, wie auch Gregory soeben in seinen Orders of mammals hervorgehoben hat, ob sie zu den diprotodonten Marsupialiern in ancestralem Konnex stehen, oder ob hier nur gleichgerichtete Anpassungen vorliegen. Es schien richtig in dieser Beziehung noch Vorsicht walten zu lassen. Hierhin gehören Trias-Formen wie *Tritylodon* und *Triglyphis*, jüngere Typen wie *Bolodon* und *Plagianlax*, *Ctenacodon*, *Meniscoessus*, *Neoplagianlax* und *Polymastodon*, ihre letzten Vertreter im untersten Tertiär.

Die Multituberculati sind kleine wahrscheinlich frugivore Säger, deren Molaren mit Höckern in mehreren Reihen versehen sind, Eckzähne fehlen, ein Paar Schneidezähne, vermutlich J_2 eckzahnartig vergrößert.

13 Nebenordnung **Diprotodonti** Owen.

Herbivore vierfüßige z. T. hüpfende Marsupialier mit einem vergrößerten Schneidezahn, keinem Eckzahn, persistenten Prämolaren, Molaren mit 4 Höckern oder zwei Querjochen. Hierhin gehören die anstralischen Känguruhs oder Macropodidae, Phalangeriden, Tarsipediden, Phaseolomyiden, Diprotodontiden, Thylacoleoniden, sowie deren unmittelbare Vorfahren, die sich in China, Europa und Amerika gefunden haben, ferner eine Anzahl älterer ausgestorbener Typen, die einen Übergang von den Didelphi zu den Diprotodonten zu begründen scheinen, wie namentlich Perameles in der Kreide und Propolymastodon im Tertiär Amerikas, und als typische Diprotodonten die Epanorthiden und Garzoniiden im Tertiär Amerikas.

Fig. 224. *Halmaturus Parryi*, ein Känguruh von New-Süd-Wales, Australien.
(Führer d. Brit. Mus. Nat. Hist.)

2. Stufe. Unterklasse **Mesotheria** m.

Kleine, selten große, insectivore, omnivore oder herbivore Landbewohner mit mäßig kräftigem Gebiß, das in einzelnen Zähnen sehr spezialisiert sein kann, aber im ganzen auf keiner großen Höhe steht. Gliedmaßen mäßig spezialisiert, Metapodien selbständig, die 5 Zehen in der Regel normal entwickelt, mit festen Krallen oder Plattnägeln versehen. Haut behaart, bisweilen gepanzert. Gehirn sehr verschieden hoch entwickelt, Ontogenie mit Allantois und normaler Säugung.

II. Hauptordnung **Insectivori**, Insektenfresser.

Die Insektenfresser schließen sich eng an die Triconodonten (I2) und die Didelphiden (I4) an. Ihr engenetischer Fortschritt gegenüber

den genannten liegt in der stärkeren Ausbildung des Gehirns in der Reduktion der Zahnzahl, in der Komplikation der Backzähne und in der Reduktion der marsupialen Durchgangsscharaktere des Säugetierstammes. Ihre besonderen Kennzeichen sind folgende:

Kleine meist pentadactyle und plantigrade Krallenträger mit normalem Gebiß $\frac{2.1.4.4-3}{3.1.4.4-3}$. Eckzähne klein. Backzähne meist vier- oder fünfspitzig. Milchgebiß normal. Gehirn klein. Meist Claviculae und Foramen radiale am Humerus vorhanden. Pollex und Hallux nicht opponierbar. Meist versteckt z. T. im Wasser lebend. Bei den lebenden ist der Uterus zweihornig, die Testikel präpenial gelegen.

Fossil erst seit dem Tertiär sichergestellt; jetzt in Nordamerika, Eurasion und Afrika verbreitet. Hierhin gehören die Unterordnungen

Unterordnung Menotyphla Haeckel

mit den auch fossil gefundenen Cladobatidae (Fig. 225) Asiens und den Macroscelidae Afrikas.

Fig. 225. *Cladobates (Tupaja) tana* Wagn. Skelett aus Gregory. Lebend. $\frac{1}{2}$. Sumatra. (Nach Blainville.)

Unterordnung Lipotyphla Haeckel

mit den tertiären Pantolestidae, den Talpidae (Maulwürfe), Soricidae (Spitzmäuse), den † Leptictidae, Erinaceidae (Igel), Potamogalidae, † Apternodontidae, Centetidae, Chrysochloriden und † Necrolestiden.

Fig. 226. *Centetes ecaudatus* Wagn. Lebend in Madagaskar. $\frac{1}{3}$. (Nach Pander und d'Alton.)

Fig. 227. *Erinaceus europaeus* L., der gemeine Igel Europas.
(Nach einem Exemplar des Brüsseler Museums.)

Fig. 228. *Chrysochloris trevelyani* (Goldmull). Lebend Südafrika. (Nach Günther.)

Als weitere Unterordnungen gehören hierher, wie ich dem eben erschienenen Buche H. F. Osborns: „The age of mammals“ entnehme, die alttertiären †Hyopsodonti mit *Hyopsodus* und die †Proglires, die an Diprotodonten und Rodentier erinnern, mit den Familien der Apatemyidae (*Apatemyis*, *Uintasorex*, *Trogolemmr*) und die †Mixodectidae (*Mixodectes*, *Olbodotes*, *Indrodon*, *Cynodontomys*, *Microrypops*).

IIa Nebenordnung **Chiropteri**, Fledermäuse.

Carnivore oder frugivore Nachkommen der Insectivoren, deren Arme durch Verlängerung der 2—5 Finger und zwischengespannte Flughäute zu Flügeln umgebildet sind. Gehirn ziemlich groß. Gebiß normal, Back-

zähne trituberculär oder bogig gefaltet, Prämaxillen und deren Incisiven bisweilen in Rückbildung. Uterus mehr oder weniger zweiteilig.

Die fast 600 lebenden Arten verteilen sich auf die beiden Unterordnungen der

a) Megachiroptera, zu denen die Pteropodidae oder fliegenden Hunde gehören und

Fig. 229. *Pteropus* sp. Skelet. (Nach Pander und d'Alton.) Sunda-Inseln.

Fig. 230. *Pteropus*, der fliegende Hund, in Hängelage fressend.
(Nach J. Wolf.)

b) Microchiroptera die Kleinfledermäuse mit den z. T. schon tertiären Familien der Rhinolophiden, Phyllostomidae, Emballonuridae, Natalidae und Vespertilionidae.

II_β Nebenordnung **Galeopitheci**,

die auf den lebenden Galeopithecus basiert ist, der früher zu den Lemuren gerechnet wurde, aber nach neueren Forschungen einen eigenen Typus repräsentiert, da er sich nicht nur durch die sonderbare Flughaut sondern auch durch andere Merkmale wie eigene Zahnformel $\frac{2.0.3.3}{2.1.3.3}$ unterscheidet, die allerdings in ihrer Beurteilung Schwankungen unterliegt.

Fig. 231. Galeopithecus volans L., der Flattermaki. Lebend. Sundaarchipel und Philippinen. $\frac{1}{4}$. (Nach Pander und d'Alton.)

II_γ Nebenordnung **Prosimiae**.

Die an die Insectivoren angeschlossene Nebenordnung der Halbaffen steht in engem verwandtschaftlichem Konnex mit den Simiae, und weil sie damit die bedeutsamste Entwicklungsreihe des Tierreiches einleitet, die schließlich zum Menschen führte, so hat man diese Seitenreihe zusammenfassen wollen und sie als Primates oder Archonten bezeichnet. Wir konnten derartige geschlossene Seitenäste des Stammes systematisch als eigene Abteilung zusammenfassen, aber eine besondere Veranlassung zu ihrer Begründung war eigentlich nur darin gegeben, daß wir in diesem Falle die Ahnenreihe der Anthropoiden früher nur bis zu den Halbaffen oder Lemuren zurückverfolgen konnten. Nachdem wir diesen Stammbaum jetzt rückwärts mindestens bis zu den Insectivoren fest-

stellen können, und verschiedene primitive Lemuren noch kaum höher als Insectivoren entwickelt sind, ist die untere Grenze einer so begrenzten Überordnung rein willkürlich. Bedeutsam bleibt aber die Tendenz dieses Seitenastes, das Gehirn sehr zu vergrößern und dabei den Schwerpunkt der Entwicklung vom Körper auf den Geist zu verlegen. Aber auch hierin bilden die Lemuren keine scharfe Grenze. Wir betrachten also die Ordnungen der Lemuren, Simiae und der Bimani als selbständige Ordnungen und bringen ihren genetischen Zusammenhang durch ihre Buchstabenbezeichnungen Hγ 1—3 zum Ausdruck.

Die Prosimiae sind vierfüßige herbivore Baumbewohner mit langem, nicht zum Greifen dienendem Schwanz, großem Gehirn, der Zahnformel meist $\begin{smallmatrix} 2.1.3.3 \\ 2.1.3.3 \end{smallmatrix}$. Die Endzehen meist mit Plattnägeln besetzt. Hallux und Pollex opponierbar. Orbita hinten geschlossen.

Fig. 232. Tarsius tarsi Erxl. Lebend. Ostindien. (Nach Burmeister.)

Die gegenwärtig in der Umgebung des Indischen Ozeans besonders in Madagaskar verbreiteten Tiere sind dicht behaart und meist Nachtschwärmer.

M. Weber teilt die Prosimiae in zwei Unterordnungen, von denen die

Unterordnung Tarsii Weber

die primitivste Form umfaßt (Fig. 232).

Augen riesig vergrößert, Gehirnmasse nach hinten gedrängt. Untere Incisiven aufrecht. Tibia und Fibula im Unterschenkel verschmolzen. Calcaneus (Fersenbein) und Naviculare verlängert. Tarsius bildete vielleicht den Ausgangspunkt für die Simiae, als fossile Vertreter dieses Typus kommen in Betracht die Anaptomorphidae mit Anaptomorphus, Necrolemur u. a. im Eozän von Nordamerika. Eine sehr primitive Stellung auch gegenüber den Lemuren nehmen die Notharctidae mit Notharctus und Polycodus im unteren Eozän Nordamerikas ein.

Unterordnung Lemuri, Lemuren

mit niederliegenden Schneidezähnen und Eckzahn im Unterkiefer. Orbita mit weitem hinterem Durchbruch. Tibia und Fibula getrennt. Hierher gehören verschiedene fossile Formen seit dem Tertiär; außer den genannten Notharctidae die Adapidae mit Adapis und Plesiadapis, ferner die lebenden Familien der Lemuriden und Nycticebiden sowie die etwas abseits stehenden Chiromyiden.

Fig. 233. Schädel von *Megaladapis madagascariensis* Forsyth Mayor, ein Adapide des Quartärs von Madagaskar. $\frac{1}{4}$. (Nach einem Modell des Brit. Mus. (Nat. Hist.).)

Fig. 234. *Lemur mongoz* L. Lebend. Madagaskar. $\frac{1}{7}$.
(Nach Pander und d'Alton.)

II₇₂ Nebenordnung **Simiae**, Affen.

Stark behaarte, baunbewohnende, geschwänzte Vierfüßler mit großem Gehirn, opponierbarem Hallux, mit separatem Zwischenkiefer. Die Arme kürzer als die Hinterbeine. 5 Finger und 5 Zehen, die in der Regel mit Plattenägeln an den Endgliedern besetzt sind. Zahnformel

$$\begin{array}{c} 2 \cdot 1 \cdot 3 - 2 \cdot 3 - 2 \\ 2 \cdot 1 \cdot 3 - 2 \cdot 3 - 2 \end{array}$$

Die Affen zerfallen in

- a) Unterordnung *Platyrrhini*, Breitnasen,
Affen von Süd-Amerika, mit breitem Nasenseptum. *Hapalidae*, *Cebidae*.

Fig. 235. *Ateles ater* Cuv. Ecuador und Peru. (Nach Beddard.)

Fig. 236. Skelett von *Ateles beelzebuth* Geoffr. Im nördlichen Südamerika.
(Nach Pander und d'Alton.)

b) Unterordnung Catarhini. Schmalnasen.

Affen der alten Welt, mit schmalem Nasenseptum und der Zahnformel
 $\frac{2.1.2.3}{2.1.2.3}$. Arme kürzer als Beine. Schwanz meist lang. Gesäß-
 schwielen vorhanden.

Fig. 237. Vorderansicht eines Schädels von *Mesopithecus pentelici* Beyrich.
 Miocän. Pikermi b. Marathon. $\frac{3}{4}$. (Nach Beyrich.)

Hierhin gehören von lebenden die Meerkatzen, Paviane, Makake, Stummelaffen und Schlankaffen der alten Welt, von ausgestorbenen Formen des jüngeren Tertiärs *Oreopithecus*, *Mesopithecus*, *Dryopithecus*.

II₇₃ Nebenordnung **Bimani.**

Schwanzlose, teilweise aufrecht gehende Affen und der Mensch. Die extreme Vergrößerung des Gehirns als Sitz unseres Denkvermögens unterscheidet den Menschen nur graduell von seinen unmittelbaren Verwandten, unter denen die schwanzlosen Affen dem Menschen anatomisch viel näher stehen als den geschwänzten Affen.

Die Bimani sind durch aufrechten Gang, Einlagerung des rudimentären Schwanzes in das Becken, kurzes Brustbein, gerundeten nicht

Fig. 238. *Hylobates syndactylus* Wagn., der Gibbon von Sumatra.

komprimierten Thorax, 16—18 Rumpfwirbel und die z. T. sehr lange Ansbildung der vorderen Gliedmaßen als Arme ausgezeichnet. Gesäßschwieneln fehlen. Die Haare sind am Arm dem Ellbogen zugewendet. Coecum mit Wurmfortsatz. Oben 5, unten 4 getrennte Höcker auf den Backenzähnen.

Hierhin gehören als

a) Unterordnung Hylobati.

für den *Hylobates syndactylus*, den Gibbon Südost-Asiens und der benachbarten Inseln (Fig. 238).

b) Unterordnung Paranthropi m.

Diese als Anthropomorphen im engeren Sinne bezeichneten Menschenaffen haben sich in anderen Richtungen entwickelt als das Menschengeschlecht, das vielleicht von Hylobatiden seinen Ausgang genommen hat. Es dürfte daher zweckmäßig sein, sie auch in der Kollektiv-Benennung aus der unmittelbaren Stammreihe des Menschen

Fig. 239. *Anthropithecus (Simia L.) troglodytes* Blumenbach sp., der Schimpanse (nach einer Photographie). $\frac{1}{8}$

anzuschließen. Daher gab ich ihnen den Namen Paranthropi. Sie sind abgesehen von verschiedenen primitiven Affenmerkmalen, wie kleinerem Gehirn, totaler Behaarung, vortretendem Schnauzenteil und Erhaltung des Zwischenkiefers und Opponierbarkeit der großen Zehe, besonders durch starke Verlängerung der Arme, den Gang auf dem äußeren Rande der Fußsohle, starke Augenwülste und z. T. durch Ausbildung einer Mittelkante auf dem Schädel selbständig entwickelt.

Hierher gehören der Orang-Utang, der „Waldmann“ von Borneo und Sumatra (*Simia satyrus* L.), zweitens der Schimpanse (*Anthropopithecus troglodytes* L.), drittens der Gorilla (*Gorilla gorilla* Wym.), die beide in Afrika leben. Alle drei stellen „Sammelarten“ vor, die wohl in verschiedene Lokalformen zerlegt werden können.

Von fossilen Formen rechnet man hierher Dryopithecus und Pliopithecus, die durch Unterkiefer im Miozän von Südfrankreich bekannt wurden, und verschiedene Zähne im jüngeren Tertiär Europas und Südasiens.

c) Unterordnung Anthropi m.

Sie umfassen nur den Menschen und seine unmittelbare Vorfahrenreihe, in der *Pithecanthropus erectus* Dub. aus dem unteren Diluvium von Trinil in Java morphologisch betrachtet die erste Stelle einnimmt. Ebenso alt erscheint der „Neandertaler“, dessen erste Reste in einer Höhle des Neandertales bei Düsseldorf gefunden und lange in ihrer Bedeutung durch Virchow diskreditiert wurde, der sie für Reste eines

Fig. 240. Schädel des *Homo Heidelbergensis* Schöten sack, in der Rekonstruktion des Schädels von Aix la Chapelle mit dem Unterkiefer von Heidelberg. (Nach Boule.)

pathologischen Individuums erklärte. Jetzt kennen wir derartige Reste auch von anderen Orten, namentlich durch Klaatsch aus Mähren genauer und wissen, daß der Neandertaler eine primitive Rasse bildete, für die Schwalbe den Namen *Homo neanderthalensis* vorschlug. Den nachweislich ältesten Rest im Diluvium bildet der Unterkiefer von Maner bei Heidelberg, der in den Sanden mit *Elephas antiquus* gefunden wurde. Ihm scheint der kürzlich bei Aix la Chapelle gefundene Schädel nahezustehen, den Marc. Boule in Paris mit dem Heidelberger Unterkiefer kombiniert hat (Fig. 240). Je älter die Menschenreste sind, um so mehr nähern sie sich dem Typus der Affen. *Pithecanthropus* scheint den *Hylobatiden* am nächsten zu stehen.

Anhang der zweiten Stufe.

IIδ Nebenordnung **Rodentii**, Nagetiere.

Kleine, meist herbivore, krallentragende Sohlengänger mit je 2 sehr verlängerten hypselodonten Schneidezähnen (Nagezähne) mit obliterierenden Eckzähnen, langem Diastema. Tympanicum ursprünglich ringförmig, dann eine *Bulla ossea* bildend.

Die sehr formenreiche und über die ganze Erde verbreitete Ordnung zerfällt in zwei Unterordnungen, die anscheinend schon vom Eozän an, wo sich ihre ersten Vertreter finden, getrennt sind. Weniger spezialisiert sind die sogenannten

1. Unterordnung **Duplicidentati**,

die nur die Gruppe der Hasen umfaßt, die hinter den großen Schneidezähnen noch ein zweites Paar kleiner Incisiven tragen, konstant oben 3, unten 2 Prämolaren. Obere Zahnreihen breiter als die unteren. Kiefergelenk breit. *Leporidae*, *Ochotonidae* (*Lagomyidae*), beide seit dem Oligozän.

2. Unterordnung **Simplicidentati**

mit beweglichen und verschiebbaren Unterkieferhälften, schmalem Kiefergelenk, engerer Stellung der oberen Zahnreihen, die großen Abteilungen

Fig. 241. *Hystrix javanica* Cuv. Ein Stachelschwein Südasiens und der Sundainseln.

der Hystricognathen und der Sciuromnathen umfassend, deren erstere die †Theridomyidae und die z. T. schon tertiären Octodontidae, Hystricidae (Stachelschweine), Chinchillidae und Caviidae (Meerschweine), letztere wieder nach T. Tullberg die Sciuriden, Anomaluriden, Ctenodactyliden, Castoriden, Geomyiden, Myiden und nach M. Schlosser auch die Myoxiden enthält.

Fig. 242. Skelett des Bibers, *Castor fiber* L. Nordeuropa und Asien.
(Nach Pander und d'Alton.)

Fig. 243. *Dipus aegyptius* Hempr. & Ehrenb. Ägyptische Springmaus. $\frac{1}{3}$.
(Nach Pander und d'Alton.)

Fig. 244. *Muscardinus avellanarius* L. Die Haselmaus des nördlichen Mitteleuropas.
(Nach einer älteren Abbildung von A. Müller in der Gartenlaube.)

II_ε Nebenordnung **Tillodonti.**

Ein in der Kreide und dem ältesten Tertiär Nordamerikas seltener Typus großer Formen mit nagetierähnlichem Gebiß, großen Incisiven, rudimentären Caninen und einer größeren Zahl relativ einfach gebauter hnftierartiger Backzähne, scheint nach neueren Untersuchungen keine Beziehungen zu den Nagetieren zu haben, wohl aber nach Wortmann solche zu den Xenarthra und rückwärts mit primitiven Insectivoren in

Konnex gestanden zu haben. Ein leidlich vollständiges Skelett ist nur von *Tillotherium fodiens* Marsh aus dem Eozän von Wyoming bekannt. Ob ihm die *Stylinodonten* und einige isolierte Zahnformen, die hier eingereiht werden, wirklich zugehören, erscheint auch noch fraglich. Nach Osborn nehmen diese letzteren als *Taeniodonten* oder *Ganodonten* eine Übergangsstellung zu den *Xenarthra* ein.

II § Nebenordnung **Xenarthri.**

Träge behaarte, beschuppte oder gepanzerte, krallentragende, insectivore oder herbivore Sohlengänger mit degeneriertem Gebiß und obliterierten Vorderzähnen. Tympanicum ringförmig. Rumpf- und Beckenwirbel mit akzessorischen Gelenkfortsätzen (*Xenarthra*). Uterus einfach. Vagina nicht ausgebildet. Testikel innerhalb der Bauchhöhle. Penis ohne Eichel.

Diese meist noch als *Edentata* mit den *Homarthra* zusammengefaßten Formen sind nach Flower, Weber u. a. so scharf von diesen geschieden, daß man zweckmäßig die *Edentata* als konvergente Gruppe anhebt und ihre beiden Ordnungen selbständig macht. Über ihre Herkunft ist noch nichts Genaueres bekannt. Cope leitete sie von *Tillodontiern* ab. Die *Xenarthra* umfassen folgende gegenwärtig ganz auf Südamerika beschränkte, früher auch in Nordamerika vertretene Familien:

Unterordnung *Tardigradi*, Faultiere.

Dichtbehaarte herbivore Baumbewohner mit rundlichem Kopf, sehr langen Armen und kurzem Schwanz. 2—3 Zehen vorhanden, durch Haut verbunden (*syndactyl*). Alle Wirbel getrennt, Schädel mit unvollständigem Jochbogen, rudimentären Prämaxillen, mit Schlüsselbeinen

Fig. 245. *Bradypus tridactylus* L. Skelett des dreizehigen Faultieres des tropischen Südamerika. (Nach Pander und d'Alton.)

(Claviculis). Höchstens $\frac{5}{4}$ stiftförmige Zähne vorhanden. Hierher die Bradypodidae Süd- und Zentralamerikas (Fig. 245).

Unterordnung $\frac{1}{2}$ Gravigradi, Megatherien, Riesenfaultiere.

Plumpe, große Pflanzenfresser, mit langen, plumpen Beinen, deren Sohlen nach innen gekehrt, deren Zehen meist mit großen Krallen versehen sind. Haut behaart, ohne größere Knochenbildungen. Schädel niedrig, meist absteigender Jochfortsatz, Postorbitalbrücke unterbrochen, Tympanikum ringförmig, Zähne schmelzlos, dauernd nachwachsend (hyselodont), oben 5—4, unten 4—3, meist in geschlossener Reihe, bisweilen der vorderste eckzahnartig. Hierhin gehören von den fossilen Formen Südamerikas das riesige Megatherium, dann Scelidotherium, Mylodon, das mit Haut und Haaren erhaltene Grypotherium und Megalonyx.

Unterordnung Placophori, Gürteltiere (Loricata, Hicanodonta).

Schwach behaarte, mosaikartig gepanzerte, schwerfällige Bodenbewohner, mit geschlossener Postorbitalbrücke, mit teilweise verwachsenen Hals- und Rumpfwirbeln, mit zahlreichen (wenigstens $\frac{7}{7}$) Backzähnen. Tibia und Fibula an den Enden verwachsen. Hierher die Chlamyphoridae, Dasypodidae, Glyptodontidae, die eozänen Metachiromyidae; jüngere fossile Repräsentanten sind die am stärksten spezialisierten Glyptodonten mit ungegliedertem Panzer, während die kleinen, lebenden Dasypodiden, mit Dasypus (Fig. 246) und Tatusia, ihren Rückenpanzer beweglich erhielten und sich in ihm einrollen können.

Fig. 246. *Tatusia novemcincta* L. Das bekannteste der lebenden Gürteltiere. $\frac{1}{3}$. Südamerika bis Texas. (Nach Haacke.)

Unterordnung Myrmecophagi, Ameisenfresser (Vermilingua).

Mäßig große, dicht behaarte, zahulose Insectivoren, mit sehr langem Kopf, kleinen Augen, Ohren und Mund, mit langer, wurmförmiger Zunge, mit großer Klau an der dritten Zehe. Hierher Myrmecophaga (Fig. 247), Tamandua und Cyclosturus, sämtlich in tropischen Gebieten Amerikas.

Fig. 247. *Myrmecophaga jubata* L. Tropische Gebiete Amerikas. $\frac{1}{16}$. (Nach Haacke.)

II 2 Nebenordnung **Pholidota** M. Weber,

allein auf das in Südafrika und Indien lebende, dort auch fossile Schuppentier *Manis* beschränkt. Es sind langschwänzige, krallentragende, insektenfressende, fünfzehige Sohlengänger mit vollständigem Panzer, großen, dachziegelartig übergreifenden Hornschuppen. Mund zahnlos mit langer, vorstreckbarer Zunge.

Fig. 248. *Manis tricuspis* Rafinesque, ein westafrikanisches Schuppentier. $\frac{1}{4}$.
(Nach Flower.)

III. Unterklasse **Holotheria** m.

Die dritte Stufe der Mammalia bezeichnet den Höhepunkt der Klasse nicht in der Spezialisierung eines einzelnen Organes wie die Primates in der Vervollkommnung des Gehirns, sondern in der gesamten, und ich möchte sagen, normalen Entwicklung des Klassentypus. In dieser Beziehung stehen die Raubtiere offenbar an der Spitze, der Löwe ist auch im Volksbewußtsein der König der Tiere. Die Cetaceen und Huftiere sind aberrante Seitenreihen dieses Typus.

III. Hauptordnung **Carnivori**, Raubtiere.

Die Raubtiere sind eine fest geschlossene Abteilung kräftig entwickelter Vierfüßler mit krallenbesetzten Zehen, normal gegliedertem Gebiß mit stark entwickelten Eckzähnen. Clavicula rückgebildet. 1 Zehe nicht opponierbar. Ihre gesamte Organisation weist unzweideutig auf Insectivoren als ihre Stammformen hin.

Sie umfassen alttertiäre Urformen, die sogenannten Creodonta, danach zwei Haupttypen, die landbewohnenden Fissipedier und meerbewohnenden Seehunde oder Pinnipedier. Es erscheint nicht zweckmäßig, die älteren Vertreter als Creodonta ihren jüngeren Nachkommen als systematische Einheit gegenüberzustellen, aber die Formenreihen, die von jenen zu den lebenden Formenreihen überleiten, sind noch nicht in allen Teilen aufgeklärt. Ein Vergleich der älteren und jüngeren Formen lehrt eine Verkürzung der Gebißreihe, die bei den älteren noch 4 Prämolaren und 3 Molaren aufweist, während die letzteren bei lebenden Formen fast ganz verkümmern können, eine Vereinfachung in der Fußwurzel und stärkere Furchung des Großhirns.

1. Unterordnung †Protoferi m..

entspricht den *Carnivora primitiva* Wings und umfaßt die alttertiären Formen wie *Hyaenodon* mit 4 Prämolaren und 3 Molaren, keinem be-

Fig. 249. Schematischer Durchschnitt der Handwurzelknochen (Carpus) eines primitiven „creodonten“ Raubtiers. (Nach Gregory.)

sonders ausgebildeten Reißzahn, primitiver Fußwurzel und Foramen ulnare im Humerus.

Fig. 250. *Cynodictis gregarius*. Oligozän, Cedar Creek, Colorado U. S. A. $\frac{1}{4}$.
(Nach Matthew.)

2. Unterordnung Protelidi,

die nur den lebenden *Proteles cristatus* (Lalandii) Sparman von Süd- und Ostafrika umfaßt, der gewöhnlich zu den Hyänen gestellt wird, aber schon durch den Mangel eines Reißzahnes eine Sonderstellung einnimmt.

3. Unterordnung Felidi

im Sinne der Aeluroidea Flower, Epimycteri Cope, und der Herpestoidea Winge. Die Unterordnung soll also umfassen die Katzen, die Viverriden, die Herpestiden und die Hyaeniden. Von diesen sind die Katzen die weitaus bekanntesten Vertreter, sodaß ich den Namen der Unterordnung nach ihnen bilden zu sollen glaubte.

Fig. 251. *Nasua narica*. Skelett und Körperform. (Nach Pander und d'Alton.)

4. Unterordnung Urso-Canidi m.

die die Bären und Hunde umfassen und also den Arcto-Cyonidae Flower, den Hypomycteri Cope und den Arctoidea Winge entsprechen würden. Den Namen Urso wollte ich ihrer Sammelbezeichnung Canidi nicht missen. Sie enthalten die Familien der Musteliden, der Caniden, der Ursiden.

Fig. 252. *Mustela martes* L., der Baummarder Europas. (Nach einer Photographie des Brüsseler Museums.)

Fig. 253. *Parailurus anglicus* B. Dawkins sp., Ober-Miozän. Baroth-Köpecz, Ungarn. $\frac{3}{4}$. (Rekonstruktion von M. Schlosser.)

5. Unterordnung Phocidi, Seehunde.

Die Seehunde, die Pinnipedia des alten Systems, die vermutlich von den terrestrischen Vorfahren der Ursiden abstammen. Sie enthalten die Otariiden, die Trichechiden und die Phociden.

Fig. 254. *Otaria* sp. nach einer Photographie.

Fig. 255. *Arctocephalus lobatus* Gray, der australische Seebär. (Nach Gray.)

III α Nebenordnung **Cetacei**, Wale.

Die Cetaceen, die die zahntragenden Delphine und die zahmlosen Bartenwale umfassen, sind sehr spezialisierte Nachkommen terrestrischer Carnivoren. Im ältesten Tertiär Ägyptens liegen die Übergangsformen von diesen zu den primitiven Delphinen. Unklar bleibt zunächst noch die Vorfahrenreihe der zahmlosen Wale. Man teilt die ganze Ordnung in die

1. Unterordnung †*Archaeoceti* Flower, Urwale.

Zahnwale mit mehrspitzigen, mehrwurzeligen Backzähnen, normalem Schädelbau mit mäßig zurückgeschobenen Nasenlöchern. kurzen Nasalien

und freien Frontalien. Hierher die Protoceten, die eine Zwischenstellung zwischen primitiven Carnivoren und Cetaceen einnehmen, im unteren Tertiär Ägyptens, und die weit verbreiteten, erheblich größeren Zeuglodonten (Fig. 256) Nordafrikas und Nordamerikas.

Fig. 256. Schädel von Zeuglodon osiris Dam. Eozän. Ägypten. $\frac{1}{5}$.
(Rekonstruktion von E. v. Stromer.)

2. Unterordnung Odontoceti, Zahnwale oder Delphine.

Zahnwale mit einspitzigen, meist sehr zahlreichen, kegelförmigen Zähnen, rückwärts geschobenen und vereinigten Nasenlöchern, reduzierten Nasalien, teilweise verdeckten Frontalien.

Fig. 257. Tursiops tursio Fabr. Ein Delphin der europäischen Meere.
(Nach Flower.)

Hierhin gehören die tertiären †Squalodonten mit mehrwurzeligen, komprimierten, randlich gekerbten Backzähnen; ferner die Physeteriden, †Eurhinodelphidae, †Aerodelphidae, Delphinidae (Fig. 257) und Platanistiden.

3. Unterordnung *Mystacoceti*, Bartenwale.

Zahnlose Wale mit Fischbein-„Barten“ in dem sehr großen Maul mit sehr kleinem Schlund. Schädel sehr groß mit getrennten, spangenförmigen, dünnen Unterkieferästen. Kopf mit getrennten Nasenlöchern (Spritzlöchern), kleinen Nasalien und Lacrymalien, freien Frontalien.

Hierher die seit dem jüngeren Tertiär vorhandenen *Balaenopteriden* und *Balaeniden* (Fig. 258.)

Fig. 258. *Balaenoptera antarctica*. Südsee. (Aus Siebold-Temminck Fauna Japonica.)

III β Nebenordnung **Diungulati** nom. nov. (*Artiodactyli* Owen).

Die bisherige Gruppe der Huftiere umfaßte Lauftiere, die sich der Pflanzennahrung und der schnellen Bewegung auf dem Boden anpaßten. Dabei verkümmern ihre Eckzähne und die Höcker ihrer Backzähne, die bei starker Abreibung flach und durch Schmelzeinfaltung gehärtet werden, und ihre mittleren Zehen richten sich auf den Zehenspitzen auf, die mit breiten Hufen verstärkt werden. Ihre ältesten bisher bekannten fünfzehigen Vertreter stehen noch den ältesten Carnivoren so nahe, daß über ihre Abstammung von diesen kaum Zweifel obwalten können. Aber es ist jetzt namentlich durch die klaren Darlegungen Gregorys höchst wahrscheinlich, daß die *Artiodactylen* mit den übrigen Huftieren nicht eines Stammes sind, sondern sich selbständig von primitiven Raubtieren abgezweigt haben.

Die *Diungulati* sind behaarte, pflanzenfressende, vierfüßige, paarzehige Huftiere, deren dritte und vierte Zehe besonders und gleichartig gekräftigt sind, während die zweite und fünfte schwächer entwickelt sind und die erste in der Regel fehlt. Der *Calcaneus* artikuliert mit der *Fibula*, der *Astragalus* artikuliert distal mit *Naviculare* und *Cuboid*. Femur ohne dritten *Trochanter*. 19 Rumpfwirbel. Von den ursprünglich vorhandenen 3 Schneidezähnen können die oberen und ebenso die Eck-

zähne verschwinden. Backzähne herbivor mit Höckern (bunodont) oder bogigen Schmelzfalten (selenodont).

Die „Paraxonia“ Marsh, die seit Owen gewöhnlich mit dem wenig klaren Namen „Artiodactyla“ bezeichnet werden, sind vor allem ausgezeichnet durch die Kräftigung ihrer III. und IV. Zehen, die Ausprägung der Gabelung ihrer Fußbildung, die schwache Ausbildung ihrer Praemolaren und was ihre Benennung betrifft, so gibt weder „artiodactyl“ noch „paraxonial“ einen klaren Begriff von der zweispaltigen Ausbildung ihrer Füße. Diungulati bringt das viel deutlicher zum Ausdruck und da wir erst in der Bildung von Systemen begriffen sind, so scheint es richtig praktische Vorschläge auch da zur Geltung zu bringen, wo andere bereits gemacht sind und teilweise Eingang gefunden haben. Die Diungulati zerfallen in die natürlichen Gruppen der Wiederkäuer und „Nichtwiederkäuer“. Da der letztere Name auch in der lateinischen Form „Non ruminantii“ als Negation wenig angebracht erscheint, so wollen wir ihn ersetzen durch

1. Unterordnung Suiformes (Non Ruminantii).

Normal kanende, meist bunodont bezahnte Diungulaten mit freien Metapodien, hinterer Orbitallücke und mittlerem Scheitelkamm. Sie ent-

Fig. 259. Die Zehengliederung eines normalen und primitiven Diungulaten (Promerycochoerus) aus dem nordamerikanischen Tertiär.

halten nach Gregory die Familien der †Trigonolestidae, †Dichobunidae, †Anthracotheridae, Hippopotamidae, †Achaenodontidae, †Entelodontidae, Dicotylidae, Suidae.

Fig. 260. *Hippopotamus amphibius* L., das Nilpferd.
(Nach einer Zeichnung von Neumann.)

Fig. 261. *Dinohyus Hollandi*. Nach einem Skelett des Carnegie museum.
Ober-Oligozän. Nebraska.

2. Unterordnung Ruminantii, Wiederkäuer.

Wiederkäuer mit verschmolzenen Metapodien III und IV, selenodonten Zähnen, geschlossenem Orbitalkranz. Sie umfassen die Familien der Camelidae, †Oreodontidae, †Anoplotheridae, †Hypertragulidae, Tragulidae, Cervidae, Merycodontidae, Antilocapridae, Giraffidae, Bovidae.

Fig. 262. *Okapia Johnstonei* Selater. Lebend. Kongostaat. (Nach Lankester.)

Fig. 263. *Cobus Maria* Gray. Lebend am weißen Nil. (Nach einem Exemplar des Field Columbian Museum.)

Fig. 264. Schädel von *Syndyoceras* eines vierhörigen Traguliden aus den oligozänen Daemonelex-Schichten von Sioux County, Nebraska. U. S. A. (Nach Osborn.)

Fig. 265. *Ovis Ammon*. Südsibirien, Pallas. (Nach einem Exemplar des Field Columbian Museum.)

III₇ Nebenordnung **Tubulidentata** M. Weber,

die im Sinne M. Webers phyletisch ganz isoliert und auf die lebende und jungtertiäre Gattung *Orycteropus* (Erdferkel) beschränkt sind. Ihre primatische Zahnstruktur hat zur Benennung der Ordnung Veranlassung gegeben und ist wohl nur als eine sekundäre Zerlegung einzelner Zähne in isolierte Höcker zu verstehen, die ihre Schmelzkappe verloren und bei hypselodontem Wachstum nach unten verlängert wurden. Verhältnisse, wie sie in den Backzähnen von *Phacochoerus* unter den Schweinen vorliegen, könnten den Ausgangspunkt dieses aberranten Zahntypen gebildet haben.

Unförmliche, schwach behaarte, insektenfressende, fünfzehige Sohlengänger mit langer Schnauze, großen Ohren. Ihre 4—5 prismatischen Backzähne aus Vasodentin.

Fig. 266. *Orycteropus aethiopus* Sunday, das äthiopische Erdferkel. (Nach Sunday.)

III₈ Nebenordnung **Ungulati**, Huftiere.

Vierfüßige, pflanzenfressende Huftiere, deren Zehenbau vielfach vereinfacht und deren Backzähne durch Einfaltung der Schmelzkappe kompliziert werden.

Bei schnellem Laufen kräftigen sich die mittleren Zehen und machen die seitlichen funktionslos, so daß sie vielfach verkümmern.

Nach Ausscheidung der Artiodactyla als „Diungulati“ (vergl. oben S. 232) umfassen die Ungulaten in diesem engeren Sinne folgende Gruppen als Unterordnungen:

1. Condylarthri.
2. Amblypodi.
3. Polydactyli (Hyracidae, Arsinotheridae, Proboscidae).
4. Mesodactyli (Perissodactyli).
5. Notoungulati.
6. Litopterni.

1. Unterordnung †Condylarthri Cope.

Alttertiäre, plantigrade Huftiere mit 5 Zehen, einfachem, zweireihigem Carpus, flachem Schädel, vollständigem Gebiß $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$.
Humerus mit Foramen ulnare. Femur mit drittem Trochanter.

Ältestes Tertiär von Nordamerika und Europa. Hierhin gehören die †Mioclanidae, Phenacodontidae, Meniscotheridae, Pleuraspidotheridae.

Fig. 267. *Phenacodus primaevus* Cope. Unteres Eozän.
Bighorn Fluß Wyoming U. S. A.

Fig. 268. *Dinoceras mirabile* Marsh. Eozän. Colorado. (Nach Marsh.)

2. Unterordnung †Amblypodi Cope.

Große, alttertiäre, nordamerikanische, plantigrade, fünfzehige Huftiere mit kleinem Gehirn, vollständigem, normal gegliedertem Gebiß mit mäßig gefalteten Zähnen. Die Carpalreihen alternieren, der Astragalus ist sehr breit, mit Tibia und Fibula artikulierend.

Hierhin gehören die Familien der Periptychidae, Pantolambdidae (Taligrada Osborn) und die großen Coryphodontidae und Dinoceratidae.

3. Unterordnung Polydaetyli m.

Diese sollen enthalten die Elefanten, Klippschliefer und Arsinotherien, und entsprechen damit der Ordnung der Subungulati Schlossers, aber mit Ausschluß der Sirenen. Die Gruppe der Proboscidier oder Rüsseltiere zerfällt ihrerseits in die sehr primitiven Moeritherien, die Badytherien, Dinotherien mit relativ kleinen und zahlreichen Backzähnen

Fig. 269. *Hyrax sinaiticus*, der Klippschliefer. Lebend. Sinai.

Fig. 270. Skelett und Umriß des indischen Elefanten, *Elephas asiaticus* Blumenbach (*indicus* Cuv.). (Nach Pander und d'Alton.)

und großen Incisiven im Unterkiefer und die Elefanten im engeren Sinne (Fig. 271) mit ihren riesigen Incisiven und ihren an Zahl sehr reduzierten in sich mehr und mehr vergrößerten Backzähnen.

Fig. 271. Die Schädelformen der Elefanten nach Lull.
Unten links Moeritherium; unten rechts Palaeomastodon; darüber Tetrabelodon;
darüber Mastodon; oben Elephas.

Fig. 272. *Arsinotherium Zitteli* Andrews, Schädel. Oberes Eozän. Fajum, Ägypten.

4. Unterordnung Mesodactyli (Perissodactyli Owen).

Zehengänger mit stark vergrößerter, zum Teil allein restierender Mittelzehe (III), mit zahlreichen, mäßig großen, stark gefalteten Zähnen.

Hierher gehören die vorn vier-, hinten dreizehigen Tapiriden (Fig. 273), die im Alttertiär durch *Lophiodon* vertreten sind, dann die Rhinocerotiden mit 4—3 Vorder- und 3 Hinterzehen (Fig. 274, 275), die schließlich einzeihigen Equiden mit den mehrzeihigen Vorfahren der Hyracotherien, der Palaeotherien, Anchitherien und Equinen (Fig. 276, 277) und der den Rhinocerotiden ähnlichen Titanotherien (Fig. 278).

Fig. 273. *Tapirus americanus* Briss. Südamerika. (Nach einer Photographie aus dem zoologischen Garten in Lissabon.)

Fig. 274.

Fig. 275. *Teleoceras fossiger*, ein Rhinocerot aus dem Miozän von Kansas U.S. A. Oben Fig. 274, das Skelett derselben Form, nach dem die untere Rekonstruktion gezeichnet ist. (Nach Osborn.)

Fig. 276. Die Zehen der tertiären und lebender Pferde, die tertiären restanriert. *a* *Orohippus*, *b* *Miohippus*, *c* *Hipparion*, *d* *Equus*. II—V die zweite bis fünfte vordere Zehe.

Fig. 277. Gruppe des mongolischen Wildpferdes, *Equus przewalskyi* Poljakow, das mit unseren nordischen Ponys verwandt ist und dessen Kopfumriß Pferde-Zeichnungen der diluvialen Menschen entspricht. (Gez. von P. Neumann in Westermanns Monatsheften.)

Fig. 278. *Brontotherium gigas*, ein Titanotherier aus dem Miozän von Süd-Dakotah U. S. A. (Nach Osborn.)

5. Unterordnung †Notoungulati Santj. Roth.

Südamerikanische tertiäre plantigrade oder semiplantigrade Pflanzenfresser mit 5—3 Zehen, mit Klauen, Krallen oder Hufen, flachen Schädeln mit dicker Mastoidregion, hohem Unterkiefer. Zahnreihe lang geschlossen, meist mit großen ersten Incisiven und prismatischen, mäßig gefalteten Backzähnen.

Hierunter werden von dem argentinischen Paläontologen Santiago Roth zusammengefaßt die Typotherii Zittel, Toxodontii Owen, Astrapotherii Ameghino und die Pyrotherii Schlosser.

Fig. 279. *Toxodon Burmeisteri*. Pampasformation. Rio Arrecifes bei Buenos Aires.
(Nach Santiago Roth.)

Fig. 280. *Macrauchenia patachonica* Owen. Diluvium. Südamerika.
(Aus Zittel, Paläontologie.)

6. Unterordnung †Litopterni Ameghino.

Südamerikanische tertiäre Huftiere mit zweireihigem Carpus und Tarsus, meist mit reduzierter Zehenzahl. Schneidezähne reduziert. Backenzähne meist vollzählig, mäßig gefaltet.

Hierhin gehören die Bnnolitopternidae, die bis in das Diluvium erhaltenen Macrauchenidae (Fig. 280), die Proterotheridae und Adiantidae.

III₆₂ Nebenordnung **Sirenii**, Seekühe.

Die Seekühe mit ihren verkümmerten Hinterbeinen und ihrer breit gestellten Schwanzflosse sind, nach den fossilen Vertretern und vielen Organisationsverhältnissen der lebenden zu urteilen, Nachkommen primitiver terrestrischer Ungulaten, vermutlich aus der Verwandtschaft alttertiärer Condylarthra. Ihre vorderen Gliedmaßen sind flossenförmig ihren hinteren rückgebildet, desgleichen ihre Behaarung. Der Schwanz ist wie bei den Walen mit einer horizontal gestellten Flosse versehen. Sie enthalten die Manatidae (Schuppentiere), die Halicoridae und die ausgestorbenen Rhytinidae.

Alphabetisches Sachregister

Acanthaspidi 38	Amphistiidae 97	Archeucephala 198
Acanthodi 71, 72	Amphitherium 206	Archonta 213
Acanthodopsidae 72	Amphiuma 129	Arctocephalus 230
Acanthopterygii 95	Anabantidae 95	Arctocyonidae 229
Acanthostoma 113, 114	Anableps 92	Arctoidea 229
Acanthuridae 95	Anacanthini 95	Aristodesmus 123
Accipitres 178	Anaptomorphus 215	Arsinotheridi 239
Aechelydae 187	Anarosauridae 148	Arsinotherium 241
Acipenseridi 50, 51	Auaspidi 37	Artiodactyli 232
Achaeodontidae 234	Anchitheridae 241	Ascidia 19, 21
Acrodelphidae 231	Auguillidae 91	Ascidii 20
Acrodontidae 58	Anomaluridae 222	Aspidorhynchi 83
Adapidae 215	Anomodontii 189	Aspredinidae 90
Adiantidae 245	Anoplotheridae 234	Asterolepidi 38
Aepyornis 175	Anostenidae 186	Asterolepis 38
Aetobatis 58, 59	Anseriformes 178	Astrapotheridae 244
Aetosauri 164	Antennariidae 98	Asymmetron 41
Affen 216	Authracosaurus 111	Ateles 216, 217
Aistopodi 118	Authracotheridae 234	Atheriniidae 95
Albulidae 89	Authropi 220	Atlantosauridae 159
Alectromorphae 175	Anthropithecus 219	Atoposauridae 164
Alepidosauridae 92	Anthropomorphi 219	Auchenosteidae 48
Alepocephalidae 90	Autilocapridae 234	Anorhynchidae 93
Alopecodon 182	Anura 130	Aulostomatidae 93
Amblotherium 206	Apatemyidae 211	Aves 167
Amblyopsidae 92	Apateon 109	
Amblypodi 239	Apodes 91	Badytheridae 239
Amblypterus 81	Appendicularia 20	Baena 185
Ameiseufresser 225	Apternodontidae 210	Balaenidae 232
Amii 84, 85	Apteryx 175, 177	Balaenopteridae 232
Ammodytidae 95	Archaeoceti 230	Balistidae 99
Amphibamus 109	Archaeomeuidae 89	Bartenwale 232
Amphibia 126	Archaeornithes 170	Bdellodus 58
Amphichelydii 185	Archaeosauria 136	Bdellostoma 40
Amphioxus 41	Archaeosuchus 182	Cestracionti 57
Amphipnoidae 91	Archegosaurus 107, 108, 111,	Cetacei 230
Amphisilidae 93	112	Cetomimidae 92

- Chaetodontidae 95
 Champsoosauri 147
 Characinidae 90
 Charadriiformes 175
 Cheirolepis 81
 Chelone 187
 Chelonii 186
 Chelydridae 186
 Chelyosoma 21
 Chiasmodontidae 95
 Chilomys 123
 Chimaeri 54, 55
 Chimaeropsis 54
 Chinchillidae 222
 Chiracanthus 72
 Chirocentridae 90
 Chiromys 215
 Chiropteri 211
 Chirothricidae 92
 Chlamydophoridae 225
 Chlamydoselachidae 60, 61
 Chondrostei 49, 50, 51
 Chrysochloridae 210
 Chrysochloris 211
 Ciconiiformes 178
 Cinosternidae 187
 Cladacanthus 54
 Cladobatidae 210
 Cladodus 60
 Clavellina 21
 Clupeidae 90
 Cobus 235
 Coccostei 47
 Coccosteus 47
 Cochliodus 53
 Coelolepis 36
 Colymbiformes 179
 Colymbomorphae 178
 Compsemys 185
 Condylarthri 238
 Conchopoma 78
 Copiula 130
 Coraciiformes 179
 Coraciomorphae 179
 Coryphaenidae 95
 Coryphodontidae 239
 Cottidae 97
 Cotylosauria 121
 Creodonti 227
 Belemnobatis 65
 Belodonti 163
 Belonorhynchi 86
 Belonostomi 84
 Beryceiden 95
 Beutelratten 206
 Bimani 218
 Birkenia 37
 Blenniidae 97
 Bolodon 207
 Bothriolepis 38
 Botryllus 21
 Bovidae 234
 Bradypus, Faultier 224
 Branchiosauri 109
 Branchiostoma 41
 Brontosauridae 159
 Brontotherium 243
 Bruta 198
 Bunodontia 199
 Bunolitopterni 245
 Calamoichthys 79
 Callorhynchus 54
 Camarosauridae 159
 Camelidae 234
 Canidae 229
 Capitosauridae 112
 Carangidae 95
 Carcharidae 63, 64
 Carnivori 227
 Castor 222
 Castoridae 222
 Casuarii 175
 Catarhini 217
 Catopteridae 83
 Catosteomi 93
 Caturus 86
 Caudata 129
 Caviidae 222
 Cebidae 216
 Centetes 210
 Centetidae 210
 Centrascidii 22
 Centriscidae 93
 Centrobati 58
 Cephalaspidi 34
 Cephalaspis 35
 Ceratiidae 98
 Ceratodus 78
 Ceratodontidae 78
 Ceratopsidae 161
 Ceratopteridae 59
 Cervidae 234
 Crocodili 164
 Cromeriidae 90
 Crossopterygii 75
 Cryptobranchia 129
 Cryptodiri 186
 Crypturi 175
 Ctenacodon 208
 Ctenodactylidae 222
 Ctenodontidae 78
 Ctenothorissidae 89
 Cuculiformes 179
 Cyamodus 151, 152
 Cyathaspis 32
 Cyclobatidae 64
 Cyclopteridae 97
 Cyclostomata 38
 Cycloturns 225
 Cynodictys 228
 Cynodontomys 211
 Cynodraco 195
 Cynognathus 194
 Cyprinidae 90
 Cyprinodontidae 92
 Dactylopteridae 97
 Dallidae 92
 Dasyceps 114
 Dasypodidae 225
 Dasyurus 207
 Datheosaurus 122, 124, 125
 Delphine 231
 Delphinognathus 182
 Dercetidae 93
 Dermatemydidae 187
 Dermochelydidae 187, 188
 Derotremen 129
 Deuterosaurus 182
 Diadectidae 123
 Diademodon 195
 Diceratosaurus 118, 120
 Dichobunidae 234
 Dicotylidae 234
 Dicynodontidae 189, 190, 191
 Didelphii 206
 Didelphops 207
 Dimetrodon 144

Dinichthyidae 48
 Dinocephali 181
 Dinoceras 238
 Dinoceratidae 239
 Dinohyus 234
 Diuornis 175
 Dinosauri 157
 Dinotheriidae 239
 Diodontidae 99
 Diplacanthi 72
 Diplocaulus 118, 121
 Diplodocidae 159
 Diplosoma 22
 Diplosomoides 19
 Dipnoa 77
 Diprotodonti 209
 Dipteri 77
 Dipus 222
 Discocephali 97
 Distaplia 19
 Diungulati 232
 Dolichosauridae 118
 Doliolum 23
 Drepanaspidi 35
 Drepanaspis 36
 Dromasauri 182
 Dromatherium 205
 Dryolestes 206
 Dryopithecus 220
 Duplicidentati 221

Echeuroidae 97
 Echidna 196, 197
 Echinorhinidae 62
 Edentata 224
 Elephas 240
 Elginia 124
 Elopidae 89
 Emballonuridae 213
 Empedias 123
 Emydidae 187
 Enchodontidae 92
 Endothiodontidae 189
 Entelodontidae 234
 Eotetrapoda 102
 Epanorthidae 209
 Eplacentalia 198
 Equidae 242
 Erinaceus 211
 Eryopidae 111

Erythrosuchus 156, 157
 Esocidae 92
 Esoterodon 189
 Euguathi 85, 86
 Eurhinodelphidae 231
 Eurypholis 92
 Eusteuotheron 76
 Eutheria 199
 Exocetus 94

Falconiformes 178
 Faultiere 224
 Felidi 228
 Fierasfer 93
 Fissipedii 227
 Fistulariidae 93, 94
 Fledermäuse 211

Gadidae 95
 Galechirus 182
 Galeopithecus 213
 Galesauridae 195
 Galli 175
 Ganocephali 101
 Ganodonti 224
 Garzoniidae 209
 Gastrosoridae 93
 Gavial 164
 Geomyidae 222
 Geosauridae 164
 Gephyrostegi 137, 138
 Gibbon 218
 Gigantactinidae 98
 Ginglymostoma 63
 Giraffidae 234
 Glanosuchus 182
 Glyptodontidae 225
 Glyptolepis 76
 Glyptopomus 80
 Gobiidae 97
 Gorilla 220
 Gomphognathus 194, 195
 Goniaspidi 33
 Goniopholidae 164
 Goniorhynchidae 90
 Goodsiria 21
 Gravigradi 225
 Gresslyosaurus 158
 Gruiformes 175
 Grypoterium 225

Gürteltiere 225
 Gymnodontes 99
 Gymnotidae 90
 Gyrencephala 198
 Gyrodus 83
 Gyproptychidae 75

Hallbaffen 213
 Halicoridae 245
 Halmaturus 209
 Halosauridae 93
 Hapalidae 216
 Haplochitonidae 92
 Haplodonti 204
 Haplomi 92
 Haplosauri 118, 119
 Haptodus 142
 Hasen 221
 Hemibranchii 93
 Hemimyarini 24
 Hemispondyla 106
 Herpestoidea 228
 Hesperornis 174
 Heterocerci 79
 Heterodontus 57
 Heteromi 20
 Heterostraci 32
 Heterostei 48
 Hexanchus 61
 Hicanodonta 225
 Hippopotamidae 234
 Holocephalia 52
 Holoptychii 75
 Holosauria 141
 Holospondyli 117
 Holostea 73
 Holotheria 227
 Homea 40
 Homo 220
 Homosteus 47
 Hoplopteryx 96
 Huftiere 227
 Hyacinidae 228
 Hybodontidae 58
 Hydromedusa 185
 Hylaeobatrachus 126
 Hylobates 218
 Hylonomidae 118
 Hyodontidae 89
 Hyopsodontidae 211

- Hyperoartia 39
 Hyperodapedon 147
 Hyperosauria 155
 Hyperotreta 39
 Hypertragulidae 234
 Hypobythius 21
 Hypomyteri 229
 Hypospondyli 39
 Hypospondylus 40
 Hypostomata 43
 Hypotheria 199
 Hyrax 239
 Hystrix 221
 Hystriognathi 222

Janassa 56
 Ichthyornithes 178, 179
 Ichthyosauri 140, 141
 Icosteidae 95
 Iguanodontidae 159, 160
 Indrodon 211
 Insektenfresser 209
 Insectivori 209
 Ischnacanthidae 72
 Jugulares 97

Kadalisaurus 142, 144
 Katzen 228
 Kneridae 92
 Koiloskiosaurus 139
 Kurtidae 97

Labidosaurus 125
 Labridae 95
 Labyrinthodonti 112
 Lacerti 154
 Lagomyidae 221
 Lamnidae 63
 Lamprididae 93
 Lanarkia 36
 Lasanius 37
 Lemur 216
 Lemuri 215
 Lepidosirenidae 78
 Lepidostei 82, 83
 Lepidotus 82
 Leporidae 221
 Lepospondyli 101, 117
 Leptictidae 210
 Leptocardia 41
 Leptolepidae 89
 Leptosteidae 48
 Limnerpeton 118
 Lipogenyidae 93
 Lipotyphla 210
 Lissencephala 198
 Litopterni 245
 Lophiodon 241
 Lophius 98
 Lophobranchii 93
 Lophotidae 98
 Loricariidae 90
 Loricata 225
 Loricati 162
 Lycosaurus 195
 Lycosuchus 182
 Lyognathi 152
 Lysorophus 128
 Lystrosaurus 189

Macaken 218
 Macrauchenia 244
 Macropetalichthys 46
 Macrophthalmia 40
 Macropodidae 209
 Macroscelidae 210
 Malacopteri 88
 Malacopterygii 88
 Malacostomata 29
 Malthidae 98
 Mammalia 197
 Manatidae 245
 Manis 226
 Marmosa 206
 Marsipobbranchii 38
 Martes 229
 Mastacembelidae 98
 Mastodon 240
 Maulwürfe 210
 Meerkatzen 218
 Meerschweine 222
 Megachiroptera 212
 Megalichthyidae 79
 Megalonyx 225
 Megalosauri 158
 Megalurus 85
 Megatherii 225
 Menaspis 53
 Mene 96
 Meniscotheridae 238
 Meniscoessus 208
 Menotyphla 210
 Merycodontidae 234
 Mesodactyli 241
 Mesosaurus 242
 Mesopetalichthys 46
 Mesopithecus 217
 Mesorhinus 163
 Mesosauri 139
 Mesotheria 209
 Metachiromyidae 225
 Metatheria 199
 Metopiidae 112
 Metriorhynchidae 164
 Microbrachidae 118
 Microbrachium 38
 Microchiroptera 213
 Microconodon 205
 Microgomphodon 195
 Microlepidoti 81
 Microlophidae 111
 Microsauria 117
 Mioclaenidae 238
 Miosauria 115
 Miotheria 204
 Mixodectidae 211
 Mola 99
 Molge 129
 Molgophidae 118
 Moeritheridae 239
 Monascidii 20
 Monodelphia 199
 Monorhina 38
 Monotremati 195
 Mormyridae 89
 Mosasauri 154
 Mugil 94, 95
 Multituberculati 207
 Muraenidae 91
 Muraenolepidae 95
 Muscardinus 223
 Mustelidae 63, 229
 Mutelata 198
 Myidae 222
 Myliobatis 58, 59
 Mylodon 225
 Mylostoma 48, 49
 Myoxidae 222
 Myriacanthiden 54
 Myrmecobius 207

Myrmecophaga 226
 Myrmecophagi 225
 Mystacoceti 232
 Mystriosuchus 164
 Myxine 40
 Myxini 40

Nagetiere 221
 Naosauri 144, 145
 Natalidae 213
 Necrolemur 215
 Necrolestidae 210
 Nectridei 118
 Nemichthyidae 91
 Neoceratodus 78
 Neoplagiaulax 208
 Neornithes 170
 Neoscopelus 92
 Notacanthi 93
 Notharetus 215
 Notoryctiden 207
 Nothosauri 147, 148
 Notidani 61
 Notopteridae 89
 Notorhynchus 62
 Notoungulati 244
 Nürschania 111
 Nycticebidae 215

Ocapia 235
 Ochotonidae 221
 Ocotodontidae 222
 Odontoceti 231
 Odontolcae 174
 Olbodotes 211
 Oligopleuridae 86
 Onychodonti 76
 Ophiderpetonidae 118
 Ophidii 155
 Ophidiidae 97
 Ophiocephalidae 95
 Opisthoctenodon 189
 Opisthomi 98
 Opossums 206
 Orang 220
 Oreodontidae 234
 Oreopithecus 218
 Orohippus 242
 Ornithodelphia 199
 Ornithorhynchus 196, 197

Orodontidae 58
 Orycteropus 237
 Ostariophysi 90
 Osteoglossidae 89
 Osteolepidi 79, 80
 Ostracionidae 99
 Otaria 230
 Otariidae 229
 Ovis 236
 Oxyglossus 130
 Oxyosteus 49

Pachycormidae 86
 Pachyosteus 48
 Palaeaspis 32
 Palaeohatteria 142, 143
 Palaeomastodon 240
 Palaeoniscidae 79
 Palaeoniscus 81
 Palaeospondylus 39
 Palaeosqualidi 59
 Palaeostraci 31
 Palaeotherien 241
 Pantodontidae 89
 Pantolambdidae 239
 Pantolestidae 210
 Paraelurus 229
 Paranthropi 219
 Parasuchia 163
 Paratheria 180
 Paraxonii 233
 Pardosuchus 182
 Pareiasauri 122, 137
 Pariotychus 124
 Passeres 179
 Paviane 218
 Pediculati 98
 Pedomys 207
 Pegasidae 94
 Pelargomorphae 177
 Pelomedusa 187
 Pelomedusen 186
 Pelosaurus 109
 Pelycosauria 144
 Perameles 209
 Peramelidae 207
 Percutores 94
 Percidae 95
 Perciformes 95
 Percopsidae 92

Perennibranchiata 129
 Periptychidae 238
 Perissodactyli 240
 Petromyzon 40
 Petromyzontes 40
 Phalangeridae 209
 Phaneropleuridae 78
 Phascotomyidae 209
 Phenacodontidae 238
 Phlyctenaspis 46
 Phocidi 229
 Pholidophoridae 83
 Pholidosauridae 164
 Pholidosteus 45
 Pholidoti 226
 Phororhacos 175
 Phractolaemidae 90
 Phrynxalus 130
 Phyllosomatidae 213
 Physeteridae 231
 Pinnepedii 227, 229
 Pistosauridae 148
 Pithecanthropus 220
 Placentalia 198
 Placochelys 151, 153
 Placodermata 44
 Placodonti 150
 Placoidea 51
 Placophori 225
 Plagiosterni 109, 110
 Plagiaulax 208
 Plastomenidae 187
 Platanistidae 231
 Platychelys 185
 Platystoidea 48
 Platyrrhini 216
 Platyrrhini 216
 Platyrrhini 216
 Platyrrhini 216
 Platyrrhini 216
 Plectognathi 98
 Plesiadapis 215
 Plesiosauroi 149
 Pleuracanthus 60
 Pleuraspidotheridae 238
 Pleurodiri 185
 Pleuronectidae 97
 Pleuronectiden 97
 Pliopithecus 220
 Podiceps 179
 Poliosauridae 144
 Polyacrodus 57

- Polycodus 215
 Polycotylus 150
 Polydactyli 239
 Polymastodon 208
 Polynemidae 95
 Polyodonti 50, 51
 Polypprotodontia 206
 Polypteri 79
 Polyrhizodus 57
 Polysphenodon 146
 Porthens 90
 Postpubici 159
 Potamogalidae 210
 Praepnibici 158
 Pristerognathus 182
 Pristidae 64
 Priostophoridae 62, 63
 Proboscidi 239
 Procellarii 179
 Procolophonii 138
 Prodicynodon 189
 Proganochelys 184, 185
 Proganosauri 139
 Proglires 211
 Promammalia 200
 Proostea 70
 Propolymastodon 209
 Prosimiae 213
 Proteles 228
 Protelidae 228
 Proterotheridae 245
 Protodonti 205
 Protoferi 227
 Protopteri 78
 Protorosauri 142
 Protostegidae 93
 Protosyngnathidae 93
 Prototheria 199
 Protriton 109
 Psammodus 54
 Psephurus 51
 Psephodus 56
 Pteranodon 166
 Pteraspidi 33
 Pteraspis 33
 Pterichthyi 37
 Pterichthys 38
 Pterodactylus 165, 166
 Pteropodidae 212
 Pterosauri 165
 Ptychodontidae
 Ptychostei 46
 Pycnodonti 84
 Pyrosoma 22
 Pyrotherii 244
 Python 155
 Pythonomorpha 154
Rajidae 64, 66
 Ratitae 175
 Raubtiere 227
 Reptilia 131
 Rhamphodus 50
 Rhamphorhynchus 165, 166
 Rheae 175
 Rhinidae 61
 Rhinobatidae 64
 Rhinolophidae 213
 Rhinoorontidae 241
 Rhinoptera 58
 Rhinoraji 64
 Rhinosteus 48
 Rhizodontidae 75
 Rhombodus 58
 Rhynchodonten 50, 51
 Rhynchosauri 146
 Rhytidinae 245
 Rodentii 221
 Ruminantii 234
Saccopharyngidae 91
 Sagecephalus 189
 Sagenodontidae 78
 Salmonidae 90
 Salpa 23
 Salpi 22
 Saurischia 158
 Saurodontidae 90
 Sauropoda 159
 Sauropterygii 147
 Scapanodon 182
 Scaridae 95
 Scelidosauridae 159
 Scelidotherium 225
 Schildkröten 183
 Schimpanse 219
 Schlankaffen 218
 Schuppentier 226
 Sciaenidae 95
 Seincosauridae 118, 119
 Sciurognathi 222
 Sciuridae 222
 Sclerocephali 110, 111
 Sclerodermi 99
 Scleroparei 97
 Sclerosaurus 123, 124
 Scombrosocidae 95
 Scombridae 95
 Scombriformes 95
 Scopelidae 92
 Scorpaeonidae 97
 Scyllaeosaurus 182
 Scyllidae 63
 Scylliolamnidae 63
 Scymnosaurus 182
 Seehunde 229
 Seekühe 245
 Selache 63
 Selachii 55
 Semionotidae 83
 Serranidae 95
 Siluridae 90
 Simia 220
 Simiae 216
 Simoedosaurus 147
 Simosauridae 148
 Simplicidentati 221
 Sirenia 245
 Solenostomidae 94
 Soricidae 210
 Sparidae 95
 Sphenisci 179
 Sphenodonti 145, 146
 Sphyaenidae 95
 Spinacidi 62
 Spitzmäuse 210
 Springmaus 222
 Squalodontidae 231
 Squalus 62
 Squatina 61
 Stachelschwein 222
 Statodonti 56
 Stegocephala 101
 Stegosauridae 161
 Stephanoberycidae 92
 Stereornithes 175
 Stereospondyli 101
 Stereosternum 139
 Stomatidae 90
 Stromateidae 95

Struthiones 175
 Stummelaffen 218
 Sturii 51
 Subungulati 239
 Suidae 234
 Suiformes 233
 Symbranchii 91
 Synaptobranchidae 91
 Synascidii 21
 Syndyoceras 236
 Syngnathidae 94

Taeniodonti 224
 Taeniosomi 98
 Taligrada 239
 Talpidae 210
 Tamandua 225
 Tamiodontia 199
 Tapiridae 241
 Tardigradi 224
 Tarsii 215
 Tarsius 214
 Tarsipedidae 209
 Tatusia 225
 Taxeopoda 199
 Teleoceras 241
 Teleosauridae 164
 Teleostea 87
 Teleostomata 66
 Temnospondyli 101
 Testudinata 183
 Testudinidae 187
 Tetrabelodon 240
 Tetraxonuridae 95
 Tetrapoda 100
 Tetrodontidae 99
 Thaliaceae 22
 Thaumatosaurus 150
 Thelodonti 36
 Thelodus 36
 Therapsidi 182
 Theridomyidae 222

Therictioidea 200
 Theriodontii 193
 Therocephali 182
 Theropleura 144
 Thyestes 35
 Thylaciniden 207
 Thylacoleonidae 209
 Tillodonti 223
 Tillotherium 224
 Titanosuchus 182
 Tolypaspis 32
 Tomistomidae 164
 Torpedinidae 64, 65
 Toxochelydae 187, 188
 Toxodontii 244
 Trachinidae 97
 Trachyacanthi 52
 Trachypteridae 98
 Tragulidae 934
 Tremataspidi 34
 Trematocephali 114
 Trematosaurus 112
 Triacanthidae 99
 Triceratops 161
 Trichechidae 229
 Trichiuridae 95
 Triconodon 205
 Triconodonti 204
 Triglidae 97
 Triglyphis 208
 Trigonolestidae 234
 Triodontidae 99
 Trionychii 187
 Trirachodon 195
 Tirostri 63
 Trissopidae 83
 Tritosternidae 187
 Trituberculati 206
 Tritylodon 208
 Trogolemur 211
 Trygonidae 59
 Tubulidentati 237

Turbinares 179
 Turnices 175
 Tursiops 231
 Tylosaurus 155
 Typhlomolge 129
 Typotherii 244

Udenodontidae 192, 193
 Uintasorex 211
 Undina 76
 Unguiculata 198
 Ungulati 237
 Uranoscopidae 97
 Urocordylidae 118
 Urodela 129
 Uronemi 77
 Urosauri 118
 Ursidae 229
 Ursocanidi 229
 Urwale 230

Vermilingua 225
 Vespertilionidae 213
 Vipera 155
 Viverra 228
 Viverridae 228
 Vultur 177

Wale 230
 Wiederkäuer 234

Xenarthri 224
 Xiphactinus 89
 Xiphiidae 95

Zahnwale 231
 Zeaeformes 96
 Zeuglodon 231
 Zeus 96
 Zoarcidae 97
 Zygaena 64
 Zygobatis 58

Arten und Varietäten

und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von **Hugo de Vries**. Ins Deutsche übertragen von Professor Dr. H. Klebahn. Mit 53 Textabbildungen. Geheftet 16 Mk., gebunden 18 Mk.

Das Problem der Befruchtungsvorgänge

und andere cytologische Fragen von **Prof. Dr. B. Némec**, Vorstand des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. böhmischen Universität Prag. Mit 119 Abbildungen im Text und 5 lithographischen Doppeltafeln. Geheftet 20 Mk., gebunden 23 Mk. 50 Pfg.

Leitfossilien.

Ein Hilfsbuch zum Bestimmen von Versteinerungen bei geologischen Arbeiten in der Sammlung und im Felde von **Professor Dr. G. Gürich**.

Erste Lieferung: **Kambrium und Silur**. Text: Bogen 1 bis 6 und Tafel 1 bis 28. Subskriptionspreis 14 Mk. 80 Pfg.

Zweite Lieferung: **Devon**. Bogen 7 bis 12 und Tafel 29 bis 52. Subskriptionspreis 14 Mk.

Kulturpflanzen und Haustiere

in ihrem Übergange aus Asien nach Griechenland und Italien sowie in das übrige Europa. Historisch-linguistische Skizzen von **Victor Hehn**. Achte wesentlich umgearbeitete Auflage, herausgegeben von **Prof. Dr. O. Schrader**, mit botanischen Beiträgen von **A. Engler** und **Ferd. Pax**. Geheftet ca. 14 Mk., in Halbfranz gebunden ca. 16 Mk. 75 Pfg.

Kleinasiens Naturschätze,

seine wichtigsten Tiere, Kulturpflanzen und Mineralschätze von **Karl Kannenberg**. Mit 31 Vollbildern und 2 Plänen. Groß-Oktav. In Leinen gebunden 14 Mk.

Beiträge zur Naturdenkmalpflege.

Herausgegeben von **Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Conwentz.**
Band I mit 36 Textabbildungen und 1 Tafel. In Halbleder
gebunden 13 Mk. 50 Pfg.

Band II, Heft 1: **Die erratischen Blöcke im Regierungs-Bezirk
Danzig** von **Dr. R. Hermann** mit botanischen Beiträgen von
Prof. Dr. G. Lindau. Mit 30 Textabbildungen und einer
lithographischen Karte. Geheftet 3 Mk. 50 Pfg.

Band III: **Die Monographie des Plagfenn-Reservates** enthaltend,
befindet sich im Druck.

Die Gefährdung der Naturdenkmäler und Vorschläge zu ihrer Erhaltung.

Denkschrift, dem Herrn Minister der geistlichen, Unterrichts-
und Medizinalangelegenheiten überreicht vom **Geh. Regierungsrat
Prof. Dr. H. Conwentz.** Vierte Auflage. In Leinen gebunden
2 Mk. 20 Pfg.

Die Heimatkunde in der Schule.

Grundlagen und Vorschläge zur Förderung der naturgeschicht-
lichen und geographischen Heimatkunde in der Schule von
H. Conwentz. Zweite vermehrte Auflage. In Leinen gebunden
3 Mk. 50 Pfg.

Schutz der natürlichen Landschaft, vornehmlich in Bayern.

Nach einem Vortrag in der zu München am 1. Oktober 1906
abgehaltenen Jahresversammlung des Bundes Heimatschutz von
H. Conwentz. Steif broschiert 75 Pfg.

Gedanken und Vorschläge zur Naturdenkmalpflege in Hohenzollern

von **Fürst Wilhelm von Hohenzollern.** Geheftet 80 Pfg.

Bibliothek für naturwissenschaftliche Praxis

herausgegeben von **Dr. W. Wächter.**

Bd. I: **Praxis der Linsenoptik** in einfachen Versuchen zur Erläuterung und Prüfung optischer Instrumente von **Dr. Wilhelm Volkmann.** Mit 36 Textabbildungen und 4 Tafeln. Taschenbuchformat. Gebunden 3 Mk. 50 Pfg.

Bd. II: **Anleitung zum praktischen Studium niederer Tiere** (Protozoa, Coelenterata, Vermes, Echinodermata) von **Dr. W. Schleip,** Privatdozenten an der Universität Freiburg i. Br. Mit 56 Textabbildungen. Gebunden 3 Mk. 50 Pfg.

Bd. III: **Die praktische Bodenuntersuchung.** Eine Anleitung zur Untersuchung, Beurteilung und Verbesserung der Böden mit besonderer Rücksicht auf die Bodenarten Norddeutschlands von **Prof. E. Heine.** Mit 25 Textabb. u. einer geolog.-agronomischen Karte. Gebunden 3 Mk. 50 Pfg.

Bd. IV: **Praktikum der experimentellen Mineralogie** mit Berücksichtigung der kristallographischen und chemischen Grenzgebiete von **Dr. Ernst Sommerfeldt,** Professor an der Technischen Hochschule zu Aachen. Mit 61 Textabbildungen und einer Tafel. Gebunden 4 Mk. 80 Pfg.

Die Bücher der „B. f. n. Pr.“ sollen dem Anfänger eine Anleitung zu praktischen Arbeiten auf allen Gebieten der Naturwissenschaft geben. Wenn auch die Elemente der einzelnen Disziplinen als bekannt vorausgesetzt werden, so wird doch das Bestreben der Mitarbeiter dahin gehen, durch Einfachheit der Darstellung und instruktive Abbildungen ihre Praktika für weitere Kreise nutzbar zu machen.

Im Interesse eines gründlichen Studiums werden in der „Bibliothek für naturwissenschaftliche Praxis“ vielfach nur Spezialgebiete der einzelnen Disziplinen behandelt, da bei dem geringen Umfang der Bände eine Anhäufung des Lehrstoffes nur auf Kosten der Klarheit möglich wäre, wodurch die Praktika für den Selbstunterricht unbrauchbar würden.

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre

von **Professor Dr. phil. et med. Erwin Baur**. Mit 80 Textfiguren
und 9 farbigen Tafeln. In Ganzleinen gebunden 10 Mk.

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

herausgegeben von **C. Correns** (Münster), **V. Haecker** (Stuttgart),
G. Steinmann (Bonn), **R. v. Wettstein** (Wien), redigiert von
E. Baur (Berlin).

Die Zeitschrift erscheint in zwanglosen Heften, von denen
fünf einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt 20 Mk.
Band I—V liegen abgeschlossen vor. Band VI befindet sich
im Erscheinen.

Die außerordentliche Entwicklung der Abstammungs- und Vererbungslehre hat in den letzten Jahrzehnten die einschlägige Literatur gewaltig anwachsen lassen, und es ist heute bereits sehr schwierig, einigermaßen einen Überblick über diese Literatur zu behalten. Die Publikationen erscheinen zudem zersplittert in geologischen, zoologischen und botanischen Fachzeitschriften, in periodischen Schriften zahlreicher naturwissenschaftlicher Vereine und in den Berichten von Akademien und Instituten. Lebhaft machte sich daher das Fehlen eines Zentralorganes fühlbar. — Diesem Übelstande begegnet die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“, deren sechster Band zu erscheinen begonnen hat. — Die Zeitschrift bringt unter Mitwirkung hervorragender Forscher

1. **Abhandlungen**, welche neues, für die Abstammungs- und Vererbungslehre wichtiges Tatsachenmaterial enthalten,
2. **kleinere Mitteilungen** aus denselben Gebieten, besonders vorläufige Mitteilungen über noch unveröffentlichte Untersuchungen, ferner Rundfragen und wissenschaftliche Diskussionen,
3. **Referate und Autoreferate** über allgemein wichtige Arbeiten.
4. **Bibliographie**.

Jackel, O. Die Wirbel

DEC 29 1922

SEP 26 1928

APR 9 1930

OCT 27 1939

WILSON
GRAB FA
MIRI

59.6 8vo

AMNH LIBRARY

100123085