

Aus der Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg  
Geiseltalmuseum (Leiter: Prof. Dr. H. W. Matthes)

## Anagenese in der Evolution der Wirbeltiere<sup>1</sup>

Von

Horst Werner Matthes

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 25. Oktober 1971)

Die heutige Flora und Fauna, jede Pflanze und jedes Tier haben eine Millionen Jahre lange Geschichte hinter sich, in der sie sich schrittweise weiter entwickelten. Die Strukturen und Funktionen dieser Ahnenkette haben vielfach unauslöschliche Spuren in ihren Bauplänen hinterlassen. Wir glauben, daß heute wesentliche Ereignisse dieser Geschichte bekannt sind, wenn auch natürlich noch vieles zu erforschen ist. Über eine Anzahl von Tatsachen und Problemen bestehen noch gegensätzliche Auffassungen, die im Rahmen dieses Überblicks hier nicht im einzelnen dargelegt werden können.

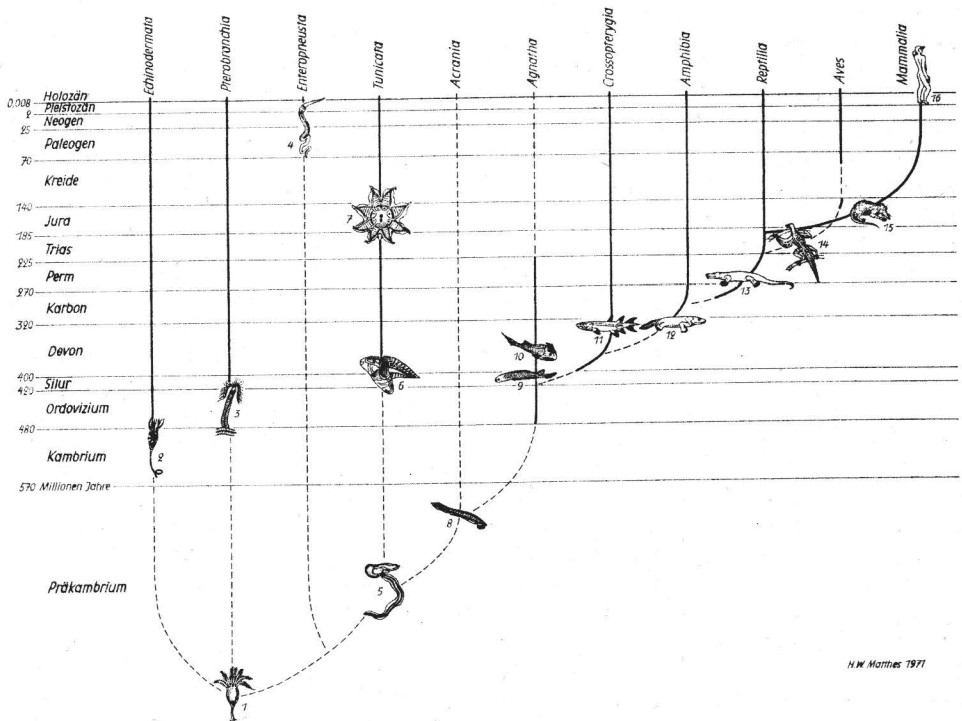
Die Evolution und ihre Richtung ist nicht im voraus eingeplant. Die in den Organismen liegenden Möglichkeiten werden von der Umwelt umgrenzt und beeinflusst, sie stellt gewissermaßen ein kompliziertes Maschenwerk dar, das vielfach nur bei entsprechenden Anpassungen den Durchtritt und damit die Überlebenschance bietet. Eine Vorausbestimmung des stammesgeschichtlichen Gesamtablaufes ist trotz kausaler Bedingtheit der einzelnen Evolutionsschritte nicht erkennbar, da viele unvorhersehbare Faktoren-Kombinationen den Weg bestimmen.

Gehen wir rund 600 Millionen Jahre in der Erdgeschichte zurück, so finden wir zu Beginn des Kambriums eine große Zahl von wirbellosen Tieren vertreten: Trilobiten, Mollusken, Echinodermen usw., aber es gibt keine Anzeichen von direkten Ahnen der Wirbeltiere. Wir müssen annehmen, daß diese weichkörperig und nicht überlieferungsfähig waren. Hartteile, insbesondere Kalkskelette, sind wohl erst im Kambrium entwickelt worden. Eine Verschiebung des  $\text{CaCO}_3$ -Gehaltes im Meerwasser könnte die Ursache dafür sein. Die Reichhaltigkeit der kambrischen Faunen gegenüber denen des Präkambriums könnte so erklärt werden. Allerdings setzt diese Annahme auch entsprechende Veränderungen oder Reaktionen im tierischen Bauplan voraus. Außer diesen geochemischen sind geologische Faktoren in Erwägung zu ziehen. Die Biotope der Organismen waren u. a. Geosynklinalen, Epikontinentalmeere, kontinentale Innensenken, Süßwasserseen und Flußlandschaften mit qualitativ, quantitativ und zeitlich unterschiedlicher Überlieferungsmöglichkeit. Eine Reihe von Autoren führt ferner biologische Ursachen an, wobei man an eine präkambrische planktonische Lebensweise mit einem Wechsel zu benthonischer zu Beginn des Kambriums denkt.

In den Kreis der Ahnen der Wirbeltiere können wir heute die Pterobranchia (Unterordovizium - Jetzt), Enteropneusta (Jetzt, mit den Eichelwürmern), die Tunicata und die Acrania mit *Branchiostoma* einbeziehen; aber nicht alle sind als unmittelbare Vorläufer zu betrachten. So gehören neben den Echinodermen die Eichelwürmer und Tunicaten wohl zu Seitenzweigen dieser Entwicklung. Von seßhaften Nahrungsstrudlern (Pterobranchia, Tunicata), die aus vorüberströmenden Wasser Nahrungsteilchen herausgreifen, führt der Weg der Evolution zu paarigen Kiemenschlitzen, in

<sup>1</sup> Erweiterte Fassung eines auf der Schulbiologentagung in Karl-Marx-Stadt am 10. Mai 1971 gehaltenen Vortrages.

derem Inneren Wimpern einen Nahrungsstrom erzeugen, dessen Inhalt im Pharynx zurückbleibt, während das Wasser durch die Schlitze wieder nach außen gelangt. Bei höher entwickelten Chordaten, wo die primäre Hautatmung nicht mehr genügt, übernehmen die Kiemenschlitze die Funktion der Atmung. Bei den Tunicaten ist ja bekanntlich eine Chorda, der Vorläufer der Wirbelsäule vorhanden, die jedoch auf den Schwanzabschnitt des Körpers beschränkt bleibt und meist schon am Ende des Larvenstadiums verlorengelht. Fossile Tunicaten sind bereits aus dem Obersilur von Schottland (*Ainiktozoon*) und aus dem Perm von Sizilien (*Permosoma*) bekannt geworden. Aus Tunicaten ähnlichen Larven dürften die eigentlichen Wirbeltiere durch Neomorphose<sup>1</sup> entstanden sein. Es bereitet heute keine unüberwindlichen Vorstellungen mehr, daß geschlechtsreife Jugendstadien die Fortpflanzung übernehmen unter Ausfall der früheren Erwachsenenstadien. In dieser Evolutionsphase wird das passive Warten auf Nahrung durch eine aktive Nahrungssuche abgelöst und so eine Höherentwicklung eingeleitet.



H.W. Matthes 1971

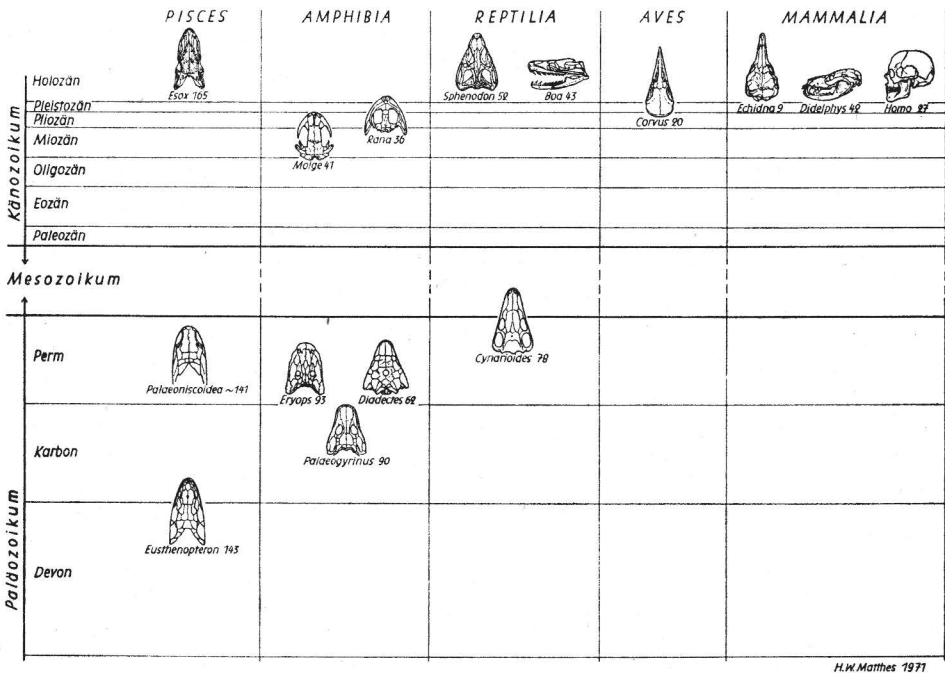
Abb. 1. Die Stammesgeschichte der Wirbeltier-Klassen und ihre Ahnen

- |  |                          |
|--|--------------------------|
| 1 Hypothetischer primitiver sessiler Armstrudler | 9 <i>Jamoyttius</i>      |
| 2 <i>Macrocystella</i>                           | 10 <i>Cephalaspide</i>   |
| 3 <i>Rhabdopleura</i>                            | 11 <i>Eusthenopteron</i> |
| 4 <i>Saccoglossus</i>                            | 12 <i>Ichthyostega</i>   |
| 5 Hypothetische Tunicaten-Larve                  | 13 <i>Limnoscelis</i>    |
| 6 <i>Ainiktozoon</i>                             | 14 <i>Proavis</i>        |
| 7 <i>Octacnemus</i>                              | 15 <i>Solenodon</i>      |
| 8 <i>Branchiostoma</i> -Stadium                  | 16 <i>Homo</i>           |

<sup>1</sup> Unter Neotonie versteht man nach Kollmann 1885 das Geschlechtsreifwerden auf einem frühen Stadium der Ontogenie. Eine fest in die Entwicklung eingefügte „normal“ gewordene Neotonie nennt Beurlen Neomorphose.

Die ersten fossilen Vertreter der Craniota (= Vertebrata im engeren Sinne), zu den kieferlosen Agnatha gehörend, sind aus dem Ordovizium von Nordamerika bekannt geworden. Gegen Ende des Silurs sind sie in erstaunlicher Vielfalt vorhanden. Diese Fische besaßen vermutlich ursprünglich einen geschlossenen Panzer, der später in Einzelelemente aufgelöst wurde, wohl um das Wachstum und die aktive Fortbewegung zu fördern. Ähnliche Entwicklungstendenzen finden wir auch beim Vergleich der paläozoischen Amphibien, den gepanzerten Dachschädlern (Stegocephalen), mit den heutigen nackten Formen oder den gepanzerten Reptilien des Mesozoikums und den heutigen Echsen und Schlangen mit kleinen beweglichen Schuppen. Diese stammesgeschichtlichen Veränderungen zeigen eine Zunahme der Plastizität an.

Vielfach ist auch eine zunehmende Verringerung der Anzahl der Bauelemente des Skeletts festzustellen. So vermindert sich die durchschnittliche Kopfknochenzahl von den Fischen mit ungefähr 165 bis auf 27 beim Menschen (s. Abb. 2). Bei Wirbellosen sind diese Tendenzen ebenfalls zu beobachten (Verringerung der Kalkplättchen bei den Crinoiden und Seeigeln im Verlaufe ihrer Stammesgeschichte usw.). Das Bau-



H.W. Matthes 1971

Abb. 2 Die Verringerung der Schädelknochenzahl in der Geschichte der Wirbeltiere. Die Zahl hinter dem Gattungsnamen gibt die Anzahl der Schädelknochen an.

material wird fortschreitend rationeller verwendet, in vollem Einklang mit der Höherentwicklung. Auf diese Einsparung und Zusammenfassung unnötiger Einzelteile bzw. Zahlverminderung gleichwertiger Teile hat bereits Haeckel 1879 hingewiesen. Zahlreiche paläontologische Beispiele führte Stromer v. Reichenbach 1912 an, der gegenüber Williston („Williston’sche“ Regel) die Priorität besitzt.

Viele Merkmale der heutigen Agnatha, d. h. der diphyletischen Cyclostoma (Rundmäuler) waren bei den Panzerfischen schon vertreten, doch all diese Formen sind nicht die direkten Ahnen der Wirbeltiere, der Gnathostomen, sie bilden verschiedene Hauptgruppen, die nicht voneinander ableitbar sind. Sie stellen nicht den Anfang, sondern das Ende einer alten Vertebraten-Evolution dar, mit zum Teil hochentwickelten Organen, wie den charakteristischen elektrischen Feldern. Wir wissen heute noch nicht, wann und unter welchen Bedingungen die Gnathostomen entstanden sind.

Oft ist die Frage nach dem ursprünglichen Biotop der ältesten Wirbeltiere gestellt worden. Die Beantwortung ist deshalb ungewöhnlich schwierig, weil die Feststellung der Salinität eines Gewässers des Altpaläozoikums, die fazielle Ausbildung der Sedimente, ein möglicher Transport post mortem, sowie der Vergleich der Organe so alter Organismen mit lebenden Formen nicht immer eindeutig geklärt werden können. Wahrscheinlich ist eine in Küstennähe marine Lebensweise der ältesten Wirbeltiere, die nicht vor dem Ende des Silurs brackischen oder limnischen Lebensraum erobern. Erst in der nachfolgenden Formation, dem Devon, sind alle Klassen und Ordnungen der Fische in mehr oder weniger großem Ausmaß auch im Süßwasser anzutreffen. Dies trifft auch für eine Reihe von Wirbellosen, z. B. Arthropoden, zu. Ferner steht die Besiedlung des Festlandes durch die Pflanzen hiermit zeitlich in Einklang.

Der Knochen der Wirbeltiere ist im Gegensatz zu früheren Meinungen bereits eine alte Erfindung. Die ältesten bekannten Wirbeltiere besaßen ihn schon und waren so besser ausgerüstet als ihre Chordaten-Ahnen. Der knochenlose Bauplan der Rundmäuler und Haie ist sekundär bzw. neotenisch zu erklären; das Vorherrschen des Knorpels bei jungen Wirbeltieren stellt eine embryonale Anpassung dar. Ursprünglich erscheint der Knochen in Form eines Hautpanzers als passiver Schutz gegen räuberische Arthropoden, später bei höheren Fischgruppen ist er im Inneren des Körpers zu finden. Wir können annehmen, daß Dermalknochen und auch schon perichondraler Knochen bei den Ahnen der Wirbeltiere mehr oder weniger vorhanden waren. Bei vielen Formengruppen herrschte später die Tendenz zur Reduktion des Knochenskelettes und zur Bildung von knorpeligen Äquivalenten vor (u. a. bei den Cephalaspida, Ostracodermata, Placodermata, Dipnoi, Crossoperygier, Selachier), während andere umgekehrt die Tendenz zu verstärkter Ossifikation erwarben (z. B. Endstadium der heutigen Teleosteer) und damit eine Voraussetzung für die Herausbildung von Landvertebraten schufen. Der Knorpel ist also ebenfalls ein sehr altes Skelettmaterial, knorpelähnliche Substanz kommt auch bei Wirbellosen vor. Auch die Verkalkung von Knorpel wurde bereits bei den ältesten Wirbeltieren festgestellt. Spjeldnaes vermutet in mehreren Linien unabhängigen Erwerb des Panzers auf Grund osmoregulatorischer Notwendigkeit bei der wechselnden Salinität des Mediums dieser ältesten Fischartigen. Dieser Deutung steht der histologische Bau des mehrschichtigen Panzers entgegen.

Jarvik weist 1960 erneut darauf hin, daß Hautknochen und Schuppen durch Vereinigung kleiner Einheiten entstehen, so daß die Annahme, der geschlossene Panzer sei das Ursprüngliche, zweifelhaft wird. Ohne die Entwicklung eines Knochenskelettes wäre die Entwicklung der höheren Wirbeltierklassen wohl nicht möglich gewesen. Von diesen niedrigen Stufen der ersten Knochenanlagen war es jedoch noch ein weiter Weg zu der modernen Struktur und Funktion des Knochens, die durch endokrine Regelungsmechanismen gesteuert wird; d. h., der Organismus reguliert auf Veränderungen der Beanspruchung seines knöchernen Skeletts oder seines Calciumionenspiegels im Blut mit Umbau oder Abbauvorgängen.

Eine neue Ära in der Fischevolution begann mit der Entwicklung von Kiefern. Dadurch ergaben sich viele neue Lebensmöglichkeiten. Das neue Patent eines Kieferbogens wurde durch Umbildung des 1. Kiemenbogens geschaffen. Man hat diese

Gruppe Aphetohyoidea genannt, sie ist vom Silur bis zum Perm verbreitet. Ihr 2. Kiemenbogen funktionierte noch als solcher und wird erst bei den übrigen Gnathostomen zum Kieferstiel umgebildet. Die erste Hauptentwicklungsphase führte also von bodenbewohnenden mehr oder weniger stationären Schlammfressern, die noch keine beißenden Mundwerkzeuge besaßen und demnach unfähig waren, größere Nahrungsteilchen aufzunehmen, zu Formen mit Kiefern und Zähnen am Ende des Silurs. Damit war eine größere räuberische Lebensweise möglich, und ein aktives Schwimmen wurde mehr und mehr vorherrschend. In den karbonischen Meeren waren diese Gnathostomen bereits sehr spezialisiert und weit verbreitet. Merkwürdigerweise fehlt jede ältere Spur von ihnen. Man hat diese Lücke dadurch zu erklären versucht, daß die Entwicklungsgeschichte der Gnathostomen im Süßwasser begann, dessen Sedimente durch darauffolgende Erosion zerstört und so nicht überliefert wurden.

Der weitere Weg der Höherentwicklung führt über die Fischgruppe der Crossopterygier, von denen einige die Möglichkeit besaßen, festes Land zu betreten.

Das Erscheinen der Knochenfische, zu denen auch die Crossopterygier gehören, geschieht plötzlich im Unterdevon mit einer einzigen unvollständig bekannten Form; im Mitteldevon sind alle Hauptgruppen, Actinopterygier, Crossopterygier und Dipnoer gut vertreten. Es ist daher anzunehmen, daß die ältere Geschichte der Knochenfische, die viel weiter zurückreichen muß, uns wegen Überlieferungslücken verborgen ist. Die Crossopterygier, Ahnen der Landwirbeltiere, atmeten teils durch Kiemen und teils durch Lungen, letzteres Patent schützte sie bei Austrocknung der Gewässer vor dem Untergang. Sie zeigen viele gemeinsame Merkmale mit den Uramphibien, den Labyrinthodontia, die Ende Devon ihren stammesgeschichtlichen Lauf beginnen, im Karbon und Perm häufig vertreten sind und in der Trias aussterben. Das Flossenskelett der Crossopterygier ist unverkennbar die Vorstufe zur Landextremität, die zunächst entwickelt wurde, um den Tieren bei Austrocknung ihrer Gewässer die Möglichkeit zu geben, über trockenes Land wieder zum Wasser zu gelangen, also ursprünglich nicht vorausplanend, damit das Festland zu erobern. Ihr Schädel kann im allgemeinen Knochen für Knochen nicht nur mit dem der Amphibien, sondern auch mit dem der Reptilien, Säuger und sogar des Menschen verglichen werden. Nach Jarvik gibt es zwei Hauptgruppen der Crossopterygier, die Porolepiformes und die Osteolepiformes, die zu Beginn des Devons unabhängig voneinander das Tetrapodenstadium erreicht haben. Sie gehören zur Ordnung der Rhipidistia. Demgegenüber hält Thomson diese Ordnung der Crossopterygier für morphologisch einheitlich und die Tetrapoda für monophyletisch entstanden. Nur weitere vergleichend anatomische Studien und neues Fossilmaterial können hier Klarheit schaffen. Die Rhipidistia sind Raubfische der flachen Binnengewässer. Sie zeigen viele Anpassungen, jedoch wenig direkte an ein halbtierrestrisches Leben, so daß noch Überlieferungslücken zu den Stegocephalen bestehen.

In flachen küstennahen Meeresteilen mit stark wechselnden Lebensbedingungen dürfte die eine oder andere Pflanzen- oder Tierart die Fähigkeit erworben haben, zunächst in weniger salzhaltige Gewässer und schließlich flußaufwärts in Gewässer des Festlandes einzudringen. Damit war der entscheidende Schritt des Lebens aus dem Wasser auf das Land vorbereitet, der für die Tiere ungleich schwieriger war als für die Pflanzen. Das Gewicht ihres Körpers konnte nun nicht mehr vom Wasser, sondern mußte von den Gliedmaßen getragen werden, deren primäre Aufgabe die Fortbewegung war. Die Wirbelsäule wurde stärker belastet und mußte sich mit veränderten Muskeln dem neuen Druck anpassen. Die Haut mußte vor Austrocknung geschützt werden, wobei die noch vorhandenen Schuppen einen Teil dieser Aufgabe übernommen haben dürften. Die Atmung wurde ganz auf Lungen umgestellt, was tiefgreifende Veränderungen im Blutkreislauf zur Folge hatte. Alle diese enormen Hindernisse, die einer Höherentwicklung entgegenstanden, wurden Schritt für Schritt überwunden.

Während wir über diese alten Amphibien, die Labyrinthodontia, gut Bescheid wissen und ihre Geschichte kennen, fehlen uns noch viele fossile Funde von den heute überlebenden Gruppen der Amphibien, den Anura, Urodela, Apoda oder Gymnophiona, die möglicherweise mit einer Gruppe karbonischer und permischer Amphibien, den Lepospondyli im Zusammenhang stehen. Insgesamt sind die Amphibien vielleicht nur ein Durchgangsstadium zwischen Crossopterygiern und Reptilien, noch vielfach fischartig lebend, können sie das Wasser nicht dauernd entbehren, ihr Skelett ist aber bereits dem der Reptilien in manchem in hohem Maß angeglichen.

Die Geschichte der Reptilien reicht zurück bis ins Karbon. Aus primitiven Amphibien hervorgegangen, erreichen sie im Mesozoikum Blüte- und Weltherrschaft; heute sind über 90 % ausgestorben; doch dürfen wir dabei nicht vergessen, daß die Vögel und Säuger aus ihnen hervorgegangen sind und heute über sie, im ewigen Drama der Evolution, dominieren. Im gesamten Bauplan verkörpern die Reptilien als primär echte Landtiere einen höheren Organisationstyp; Skelett, Muskeln, Blutkreislauf und Gehirn, wenngleich letzteres auch noch schmal bleibt im Vergleich zu dem der Vögel und Säuger, zeigen dies.

Die größte Erfindung in der neuen Organisation ist das amniote Ei, das an Land abgelegt werden kann und gegen Austrocknen und mechanische Verletzungen durch eine Anzahl von Membranen und Flüssigkeiten geschützt ist. Damit sind das noch für die Amphibien unentbehrliche Wasser und das auf das Ei folgende Lavrenstadium eliminiert. Wir wissen heute, daß die ältesten bekannten Reptilien ein amniotes Ei legten, aber die adulten Formen noch ein amphibisches Leben führten und in der Hauptsache Fischnahrung zu sich nahmen. Warum erfolgte dann die Entwicklung eines amnioten Eis? Romer deutet diese Entwicklung als Anpassung an ein jahreszeitliches Austrocknen der Gewässer, was vor allem im Jungpaläozoikum wohl vielfach der Fall war. Kuhn-Schnyder hält es für möglich, daß das amniote Ei bereits bei Amphibien entwickelt wurde, die ihre Eier dann an feuchte Stellen des ufernahen Festlandes legten, um räuberischen Wassertieren den Zutritt zu verwehren.

In der Reptilienentwicklung ist die rasche Entfaltung der Synapsida<sup>1</sup> bemerkenswert, einer Gruppe, fast so alt wie die ersten Reptilien und vom Oberkarbon bis in die untere Trias die häufigsten Landtiere darstellend. Es ist die Formen-  
gruppe, aus der die Säuger später hervorgehen sollten. Die große Masse der Reptilien gehört also nicht in die Ahnenverwandschaft der Säuger. Die primitiveren Vertreter der Synapsida, die Pelycosauria, haben sich noch nicht weit von primitiven Reptilien entfernt; sie waren noch echte Kriechtiere mit nach außen gerichteten Extremitäten. Während des Perms entfalteten sich aus ihnen säugetierähnliche Typen, die Therapsida, mit wesentlich verbesserter Fortbewegung, wie schon aus den Fährten herauslesbar ist: Knie und Ellbogen sind in die Längsachse des Körpers eingeschwenkt, eine Erhebung des Körpers vom Boden, Laufen und damit eine raschere Fortbewegung sind so möglich. Zahlreiche Funde dieser Fossilien sind in den südafrikanischen Karroo-Schichten, eine mehrere tausend Meter mächtige Serie von Land- und Süßwasserablagerungen, gemacht worden. Südafrika war vor der Trias das Zentrum einer südpolaren Vereisung gewesen. Danach herrschte, wie Jahresringe fossiler Baumstämme beweisen, ein gemäßigtes Klima mit warmen Sommern und kühlen Wintern. Charakteristisch ist dort die eigentümliche *Glossopteris*-Flora, die Beeren, Nüsse und vielleicht auch fleischige Früchte hervorbrachte. Viele Blätter zeigen Spuren von Insektenfraß, diese haben also vom ursprünglichen räuberischen Leben ein laubfressen-

<sup>1</sup> Die systematische Gruppierung der Reptilien (Unterklassen) wird z. T. nach dem Vorhandensein und der Lage der Schläfenfenster vorgenommen. Die Synapsida sind Formen mit unterem Schläfenfenster (unterhalb der Knochenverbindung Postorbitale-Squamosum). Es gehören hierzu die Ordnungen der Pelycosauria und Therapsida.

des Stadium erreicht. Die Therapsida verfügen schon über ein in Schneidezähne, Eckzähne und Molaren differenziertes Gebiß, ähnlich den Säugern, und auch die Zahnkronen zeigen z. T. bereits vollendete Anpassungen an pflanzliche und tierische Nahrung, die dadurch besser und schneller ausgenutzt werden konnte. Der dauernde Zahnersatz der Reptilien ist allmählich verlorengegangen und hat dem einmaligen Zahnwechsel der Säuger Platz gemacht, die Voraussetzung für das Heranwachsen von komplizierten hochkronigen und schmelzfaltigen Molaren, die eine lange Dauerbenutzung erlauben, ist so gegeben. Doch diese komplizierten Zähne gibt es bei den Karroo-Formen noch nicht, wohl aber müssen wir auf Grund der Milchzähne schließen, daß es bereits zu einer Art von Brutpflege mit ausgewähltem Futter durch die älteren Tiere, evtl. mit Vorkauen, gekommen ist. Foramina an der Schnauze und gefaltete Ethmoturbinal-Knochen in der Nasenhöhle weisen auf ein Haarkleid und auf Warmblütigkeit hin.

Der Erwerb der Warmblütigkeit ist wohl zu den größten Fortschritten in der tierischen Entwicklung zu rechnen, vergleichbar mit der Entwicklung eines Innenanstelle eines Außenskelettes. Die Warmblütigkeit ermöglichte eine weitere Unabhängigkeit von der Umwelt. Die Erlangung der Homoiothermie erforderte jedoch eine weitgehende Umkonstruktion des Organismus:

- a) Veränderung des Blutbildes (Vermehrung des Hämoglobins, im allgemeinen bei den Fischen 5,7 g/100 cm<sup>3</sup> bis auf 15 g bei den Säugern),
- b) Generelle Vermehrung der Blutmenge je Kilo Körpergewicht,
- c) Veränderung des Herzens (2 Kammern und 2 Vorkammern, Herzmuskelverstärkung),
- d) Intensivierung des Blutkreislaufes,
- e) Vergrößerung der reagierenden Flächen des Darmes, der Lungen und der Nieren,
- f) Durchschnittlich sechsfache Erhöhung der Wärmezeugung (erhöhter Sauerstoffverbrauch),
- g) Schaffung von Einrichtungen gegen den Wärmeverlust (Haare, Muskulatur: Kältezittern, Fettpolster) und umgekehrt für Wärmeabgabe (Schweiß, Atmung, Hautdurchblutung),
- h) Zentrale optimale Wärmeregulierung durch das Gehirn (bei höheren Säugern Schwankung unter 1 Grad C).

Die ersten Warmblütler dürften noch nicht die vollkommene Homoiothermie besitzen haben, wie wir sie heute kennen, eine stufenweise Vervollkommnung, insbesondere auf der zentralen Gehirnsteuerung basierend, ist anzunehmen. Außer an der Wurzel der Säuger ist die Warmblütigkeit bei Vögeln und den Flugsauriern unabhängig entstanden. Diese befähigte die Tiere, ungebunden durch Klima, das ihren Bedürfnissen gemäße Milieu selbst aufzusuchen (Wanderungen der Vögel und Säuger).

Die Körpertemperaturen der rezenten Tetrapoden betragen in Grad C:

Amphibien (terrestrisch)	0–37,6
Squamaten	18–47
Vögel	38–45
Säuger	30–41

Alle diese Veränderungen lassen auf eine gesteigerte Aktivität, härtere Lebensbedingungen der postglazialen Klimaverhältnisse auf den Südkontinenten schließen, die vielleicht die Wandlung vom Reptil zum Säugetier begünstigt haben. Von den herbivoren und carnivoren Zweigen der Therapsida hat sich allein der letztere als zukunftsträchtig erwiesen. Nach der Trias ist die Entfaltungskraft der Therapsida gebrochen, in der nachfolgenden Formation, im Jura, verschwinden sie endgültig.

Romer ist der Ansicht, daß ihr Niedergang in der Rivalität der Archosaurier<sup>1</sup> begründet ist, die zu einer bipeden Fortbewegung unter Verkümmern der Vorderextremitäten übergingen und mit den Saurischiern und Ornithischiern, den sogenannten Dinosauriern, während fast des gesamten Mesozoikums in großer Formenfülle die herrschenden Reptilien darstellten. Doch noch vor dem Niedergang der Therapsiden entsprangen aus ihnen die ersten Säuger in der Obertrias, die bald darauf mit ihren Hauptlinien weltweit verbreitet waren.

Diese ersten Säuger waren kleine unscheinbare Tiere mit einem maximalen Körpergewicht von 2000 g. Sie lebten im Schatten und unter der Drohung der Dinosaurier. In ihrem Bauplan noch eng mit ihren Ahnen verknüpft, behielten sie ihre kleine Statur bis nahe dem Ende der Kreidezeit. Als dann die herrschenden Reptilien ausstarben, waren sie bereit, deren Plätze einzunehmen und die Weltherrschaft anzutreten, denn inzwischen hatten sie ihre Organisation in hohem Maße stufenweise verbessert. Das betrifft insbesondere das Gehirn, das bei den Therapsida noch schmal war, während die Säuger der Oberkreide bereits große und gut entwickelte Hirnhemisphären aufwiesen. Erst damit ist ein Lernen und Üben möglich; es sind bereits intelligente Wesen in des Wortes breiter Bedeutung. Für die Erlangung höchster Gehirndifferenzierung ist die Evolution der Viviparität Voraussetzung, da erst durch sie die notwendig lange Entwicklungszeit gegeben ist. Körperentwicklung und Cerebralisierung verlaufen relativ unabhängig voneinander. Durch die innige Verbindung der Embryonen mit dem Muttertier durch dessen Placenta kann jetzt die Geburt verzögert werden, und das Jungtier tritt mit einer sehr viel besseren körperlichen und geistigen Ausstattung ins Leben, als das bei den eierlegenden Formen der Fall ist. Daran schließt sich eine Periode der Erziehung der Jungtiere in zunächst noch ständigem Kontakt mit den Eltern, also in ökologischer bester Weise. Die Verzögerung der individuellen Entwicklung und Verspätung der Geschlechtsreife besonders beim Menschen ermöglicht auch hier die lange Lern- und Jugendzeit, die zur Vermehrung der Assoziationen und damit zu vielseitigerem Handeln führt. Die hiermit verbundene zahlenmäßige Beschränkung der Nachkommenschaft, die offenbar auch mit der Körpergröße gekoppelt ist (wir finden die gleichen Verhältnisse bei Elefanten, Giraffen, größeren Nagern), konnten dabei in Kauf genommen werden, weil die Verjugendlichung und Hirnvergrößerung eine Verhaltensplastizität ermöglichte, die wesentlich größere Vorteile bot. Viele Merkmale, die den Erfolg der Säuger begründeten, scheinen zunächst nur Anpassungen und Fortschritte gewesen zu sein, die für ihr Überleben inmitten der herrschenden Reptilien notwendig waren.

Die Ahnen der höher entwickelten Säuger, der Eutheria<sup>2</sup>, am Ende des Mesozoikums waren räuberische Insektenfresser, von denen uns ihre heutigen Vertreter, die Spitzmäuse, eine ungefähre Vorstellung von ihrem früheren Leben geben. Von diesen Insektenfressern, den primitivsten Eutherien, stammen die höchstentwickelten Formen, die Primaten, ab (Cope's Regel der nichtspezialisierten Abstammung). Nach McKenna 1963 sind kreidezeitliche leptictiden-ähnliche Insektivoren die Ahnen. Der genaue Zeitpunkt der Trennung der Primaten von diesen archaischen Insektivoren und ihr Evolutionszentrum sind noch ungewiß, liegt jedoch früher als man bisher annahm.

<sup>1</sup> Sie gehören dem diapsiden Bauplan mit 2 Schläfenfenstern an und zeigen in ihren Stammlinien viele unabhängig erworbene morphologische Merkmale und einen weitgehenden Parallelismus. Charakteristisch ist die Tendenz zu einem halbaufrechten Laufen auf den Hinterbeinen; es gibt jedoch Linien, die quadruped bleiben oder sekundär wieder so werden. Die Unterklasse der Archosauria umfaßt die Ordnung der Thecodonta, Crocodylia, Pterosauria, Saurischia und Ornithischia.

<sup>2</sup> Der Name „Placentalia“ ist besser durch Eutheria zu ersetzen, da ein gleiches Organ mit gleicher Funktion konvergent bei Eidechsen und durch Parallelentwicklung bei gewissen Marsupialiern vorhanden ist.



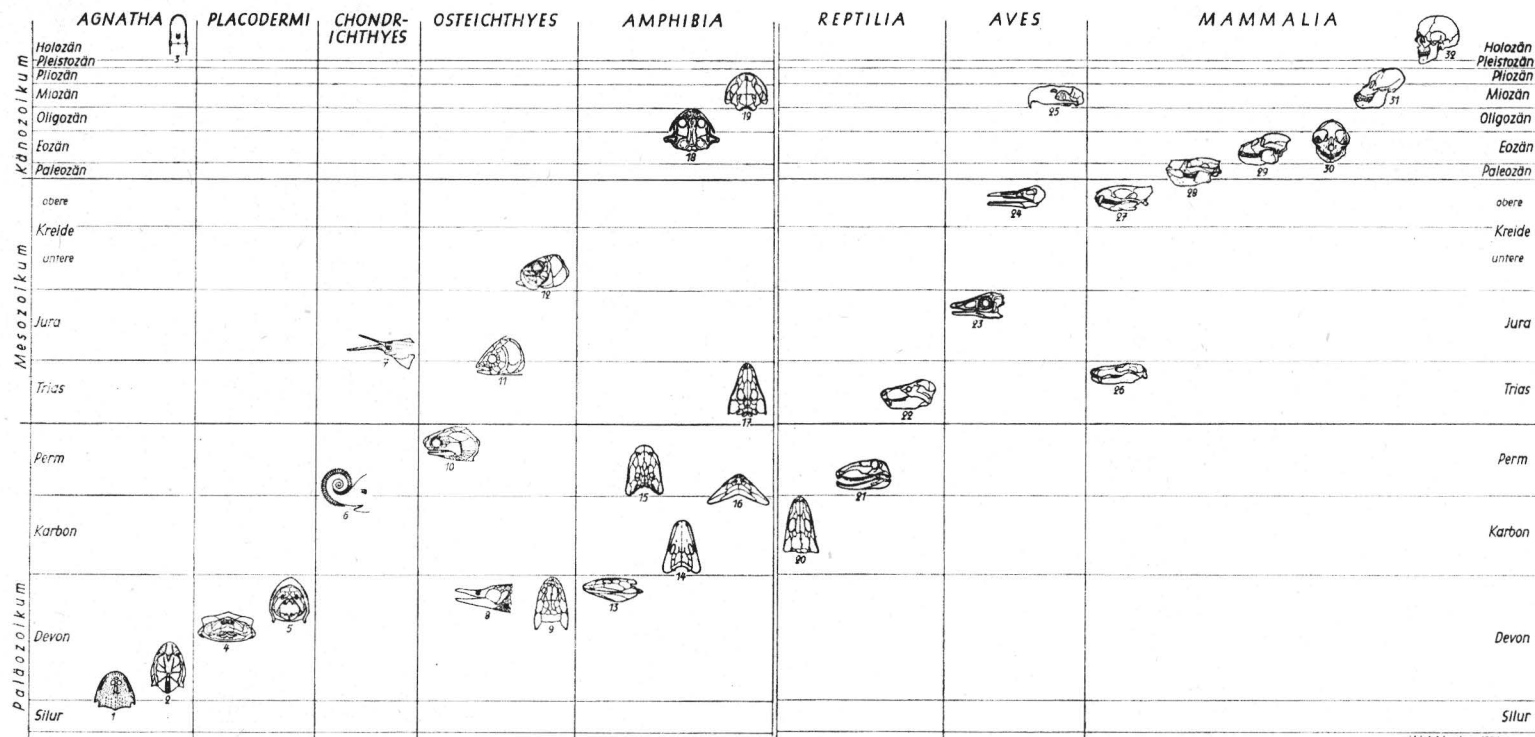


Abb. 3 Der Wandel des Schädels in der Geschichte der Wirbeltiere

- |   |  |  |
|---|--|--|
| 1 <i>Thyestes</i> (Oberes Silur – Unteres Devon)      | 12 <i>Leptolepis</i> (Obere Trias – Obere Kreide)    | 23 <i>Archæopteryx</i> (Oberer Jura)                           |
| 2 <i>Pteraspis</i> (Unteres Devon)                    | 13 <i>Ichthyostega</i> (Oberes Devon)                | 24 <i>Ichthyornis</i> (Obere Kreide)                           |
| 3 <i>Petromyzon</i> (Rezent)                          | 14 <i>Pholidogaster</i> (Unteres Karbon)             | 25 <i>Phororhacos</i> (Unteres – Mittleres Miozän)             |
| 4 <i>Bothryolepis</i> (Mittleres – Oberes Devon)      | 15 <i>Eryops</i> (Unteres Perm)                      | 26 <i>Sinoconodon</i> (Obere Trias)                            |
| 5 <i>Dinichthys</i> (Oberes Devon)                    | 16 <i>Diplocaulus</i> (Oberes Karbon – Unteres Perm) | 27 <i>Deltatheridium</i> (Obere Kreide)                        |
| 6 <i>Helicoprion</i> (Oberes Karbon – Mittleres Perm) | 17 <i>Mastodonsaurus</i> (Untere – Obere Trias)      | 28 <i>Plesiadapis</i> (Oberes Paleozän)                        |
| 7 <i>Squaloraia</i> (Untere Jura)                     | 18 <i>Palaeobatrachus</i> (Eozän – Miozän)           | 29 <i>Adapis</i> (Mittleres – Oberes Eozän)                    |
| 8 <i>Rhynchodipterus</i> (Oberes Devon)               | 19 <i>Salamandra</i> (Oligozän – Jetzt)              | 30 <i>Necrolemur</i> (Mittleres – Oberes Eozän)                |
| 9 <i>Eusthenopteron</i> (Oberes Devon)                | 20 <i>Hylonomus</i> (Oberes Karbon)                  | 31 <i>Dryopithecus</i> (Proconsul), (Unteres Miozän – Pliozän) |
| 10 <i>Palaeoniscus</i> (Oberes Perm)                  | 21 <i>Ophiacodon</i> (Unteres Perm)                  | 32 <i>Homo</i> (Pleistozän – Jetzt)                            |
| 11 <i>Lepidotes</i> (Obere Trias – Obere Kreide)      | 22 <i>Cynognathus</i> (Untere – Mittlere Trias)      |  |

H.W. Mathes 1971

Der Nahrungswechsel von hauptsächlich insektivor zu hauptsächlich herbi- oder frugivor ist für die erste Entfaltung der Primaten bestimmend. Hinzu kommt, daß sie mit wenigen Ausnahmen baumbewohnend sind. Ihre damit verbundene notwendige Behendigkeit und Anpassungsfähigkeit, von hoch entwickelten motorischen Zentren des Gehirns gesteuert, verdanken die höchstentwickelten Formen ihren stammesgeschichtlichen Erfolg. Die Vervollkommnung von Nervensystemen und Sinnesorganen bei relativ sparsamen Energieaufwand ist für die Anagenese besonders wichtig, da aus diesen Verbesserungen eine größere Wendigkeit in der Einstellung zu wechselnden Außenfaktoren gegeben ist (Gehirnsieg der Eutherien Nordamerikas nach Überschreiten der Panama-Landbrücke im Pliozän über die südamerikanischen Beuteltiere und Xenarthra. Es kommt hinzu, daß das Primaten-Skelett im allgemeinen im Gegensatz zu den meisten anderen Säugern ohne größere Spezialisierung geblieben ist. Zur besseren Umklammerung von Zweigen wurden der gegenüberstellbare Daumen und die größere Zehe entwickelt. Im umgekehrten Verhältnis zu den meisten anderen Säugern wird das Geruchsorgan gegenüber dem Sehorgan bei den höheren Primaten weitgehend reduziert. Die seitlich gerichteten Augen der niederen Primaten sind bei den höheren Formen nach vorn gerichtet, womit das stereoskopische Sehen mit Tiefeneffekt und Entfernungsschätzen entwickelt wurde. Es ist anzunehmen, daß diese Spezialisierung bereits in mehr oder weniger Vollkommenheit bei den Vögeln erreicht wurde, also mindestens im Jura.

Vermutlich bereits im Mitteleozän konnten die Primaten Gegenstände erkennen und ihre Bedeutung einschätzen; auch die Verknüpfung von Tast- und Gesichtssinn dürfte bereits hier bis zu einem gewissen Grade bestanden haben. Die Vorderextremität wurde zu Greifhänden spezialisiert und konnte damit zur zusätzlichen Prüfung von Gegenständen eingesetzt werden. Die feinere Arbeitsteilung des Vorderhirns ergab mit den vielseitig verwendbaren Händen größere Auslesevorteile plastischen Handelns.

Der Schritt vom Baum zum terrestrischen Leben ist wegen Fundlücken im Alttertiär nicht durch Fossilien zu belegen. Eine allgemeine Zurückdrängung der Wälder und das Platzgreifen von Grassteppen mag den Übergang zum Bodenleben begünstigt haben. Die Konkurrenzüberlegenheit des körperlich schwachen Menschen, die auf den vorherigen Fortschritten hauptsächlich in der Gehirnentwicklung, den Augen und den Händen beruht, ermöglichte sein Überleben und schließlich seine unbestrittene Welt Herrschaft.

Durch die Untersuchung von Schädelausgüssen wissen wir besonders auf Grund der Arbeiten von T. Edinger heute gut Bescheid über die zunehmende Differenzierung und Arbeitsteilung der Gewebekomplexe des Hirns von den Fischen bis zu den Säugern und dem Menschen mit seinen heute rund 13 Milliarden Hirnzellen. Mit fortschreitender Phylogenese wird unter anderem auch die elektrische Energie mehr und mehr im Gehirn konzentriert, während sie bei niederen Tieren vermutlich im ganzen Körper verteilt ist, so daß z. B. auch nur hier Regenerationen von Gliedmaßen auf natürlichem Weg oder durch künstliche elektrische Reizung möglich sind.

Nach Müller 1969 lassen sich zwei stammesgeschichtliche Cerebralisationsprozesse unterscheiden. Im ersten erfolgt eine Beschleunigung, die den Übergang vom Nesthocker zum primitiven Eutherien-Nestflüchter bewirkt, im zweiten erfolgt die Höherentwicklung zum fortgeschrittenen Eutherien-Nestflüchter. Bei den Säugern wird das Vorderhirn zum dominierenden, den anderen Hirnabschnitten zum Teil übergeordneten Hirnteil, wobei der hier neu entstehende mehrschichtige Cortex die übergeordnete Funktion der Koordinierung und verfeinerten Auswertung übernimmt. Die Hirnkapazität nimmt im Unterpleistozän überall nur langsam zu und erreicht erst seit dem Mittelpleistozän rezente Hirngrößen. Ist bei den Australopithecinen das Stirnhirn nur

wenig bedeutender als beim Schimpansen, zeigen *Pithecanthropus* und *Homo neanderthalensis* bereits ein wesentlich stärker ausgebildetes Stirnhirn, der basale Cortex (für konsequentes Denken und Handlungsfolgen, schöpferische Leistung) ist jedoch noch kaum gefaltet. Die zunehmende Vervollkommnung des Hirns und der Sinnesorgane ist durch den großen Selektionswert der dadurch möglichen zweckentsprechenden Reaktionen ihrer Träger erklärbar.

Die bei den Pongiden noch fehlende oder nicht als solche funktionierende motorische Sprachregion, die Brocasche Region, ein zusätzlich entstandenes Gebiet des seitlichen Stirnhirns, den Gebieten für Tongedächtnis, Mund- und Zungenbewegung benachbart, dürfte bereits schon bei den Australopithecinen vorhanden gewesen sein. Die Herstellung von einfachsten Geräten und Werkzeugen setzt wahrscheinlich bereits einen Dingbegriff, eine Benennung der Dinge durch einen charakteristischen Sprachlaut voraus. So haben die Mundwerkzeuge des Menschen zusätzlich eine neue Funktion bekommen, die der Sprachwerkzeuge. Ihre morphologischen Kriterien sind nach Kipp 1966 folgende:

1. Der kurze Kiefer mit dem breit-hufeisenförmigen Zahnbogen.
  2. Der hochgewölbte Gaumen, der zusammen mit dem vorigen den hohen und weiten Mundraum als sogenannte Vokalhöhle ergibt und auch der Zunge Spielraum für die Erzeugung der Konsonanten gibt.
  3. Die Zähne sind von gleichmäßiger Höhe und bilden eine lückenlos geschlossene Reihe.
  4. Die Schneidezähne stehen senkrecht im Kiefer.
  5. Die Ausmaße des Milchgebisses stimmen mit dem der zweiten Dentition überein.
- Die Kontinuität der in der Kindheit erlernten Sprachbewegungen ist nur so möglich.

Diese Besonderheiten des menschlichen Gebisses treffen bereits bei den Australopithecinen zu und finden von der Ernährungsseite keine ausreichende Erklärung. Allerdings dürfen wir annehmen, daß wie jede Entwicklung auch die der Sprache stufenweise vor sich ging und bei den fossilen Hominiden graduelle Unterschiede durchaus vorhanden waren. Ein averbales Denken war sicher auch bei den Pongiden

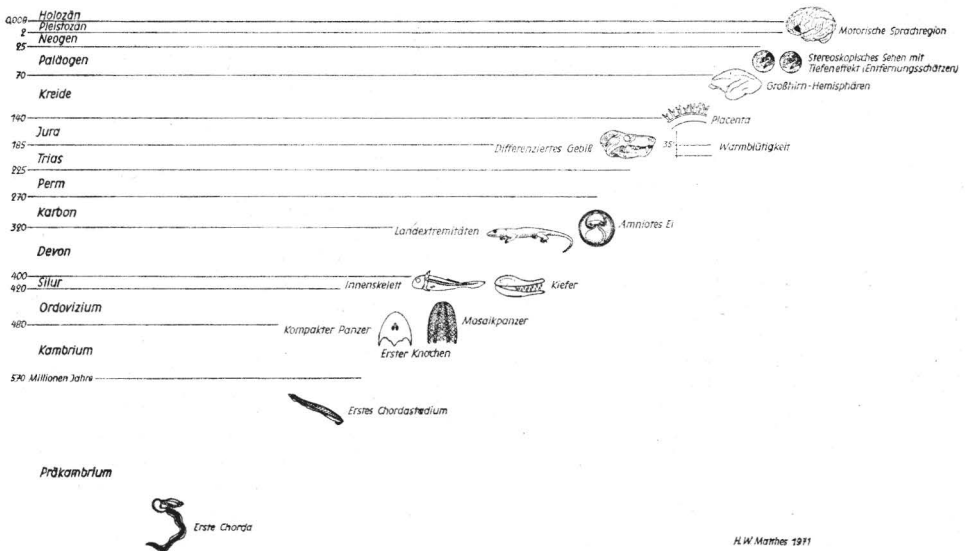


Abb. 4 Die wichtigsten Neuerwerbungen in der Geschichte der Wirbeltiere

vorhanden, aber nur bei den Hominiden kam es durch Denken vermittelt eines Wortschatzes zu abstrakten Begriffen, zur Erkennung seines eigenen Ichs, zum Erkennen der Gesetze dieser Welt und zu einer  $\pm$  planmäßig gestalteten Zukunft.

Der 600 Millionen Jahre lange Weg, den die Wirbeltiere und mit ihnen der Mensch zurückgelegt haben, war kein einfacher und direkter, er führte durch viele Hindernisse und an vielen Sackgassen vorbei, die Selektion umsteuerte diese sicher, wenn auch dadurch vielfach unerwartete Richtungsänderungen hervorgerufen wurden. Eine allgemeine Tendenz zur Höherentwicklung ist nicht vorhanden. Dauergattungen und ein oft zu beobachtender Abbau von Organen zeigen dies. Unspezialisierte Abstammung und Zunahme der Komplikationen oder der Rationalisierung sind nach Rensch die Hauptfaktoren der Anagenese.

#### Quellenangabe der Abbildungen<sup>1</sup>

- Abb. 1 2 in Anlehnung an Jaekel und Bather aus Cuénot 1953  
 3 nach Schepotieff 1905  
 6 aus Tarlo 1960, nach Scourfield  
 7 nach Delage und Hérouard 1898  
 9 nach Ritehie 1968  
 11 in Anlehnung an Gregory und Raven 1951  
 12 nach Jarvik 1955  
 13 nach Case 1911  
 14 nach Heilmann 1926  
 15 nach Verrill 1907
- Abb. 2 *Eusthenopteron* nach Jarvik 1942  
*Esox* aus Gregory 1933  
*Palaeogyrinus* nach Watson 1930  
*Eryops* nach Broom 1930  
*Diadectes* nach Olson 1947  
*Molge* nach Abel 1919  
*Cynarioides* nach Broom 1932  
*Boa* nach Boas 1911  
*Corvus* nach einem vom Fachbereich Zoologie der Sektion Biowissenschaften der Universität Halle durch Herrn Dr. Piechocki zur Verfügung gestellten Schädel  
*Echidna* nach van Bemmelen 1901
- Abb. 3 1 nach Jaekel 1927  
 2 nach Kiaer 1928  
 4 nach Stensiö 1942  
 5 nach Heintz 1931  
 6 nach Obrutschew 1953  
 7 nach Dean 1906  
 8 nach Säve-Söderbergh 1937  
 9 nach Bryant und Stensiö 1919/1922  
 10 nach Westoll 1934  
 11 aus Rayner 1948  
 12 aus Rayner 1937  
 13 nach Jarvik 1952  
 14 nach Watson 1930  
 15 nach Broom 1913  
 16 nach Moodie 1916  
 17 aus Säve-Söderbergh 1935  
 18 nach Spinar 1966  
 19 nach Herre 1935  
 20 nach Carroll 1964  
 21 nach Romer und Price 1940  
 22 aus Broom 1933  
 23 nach Heilmann 1926  
 24 nach Marsh 1880  
 25 nach Andrews 1899  
 26 nach Patterson und Olson aus Romer 1966  
 27 nach Gregory und Simpson 1926  
 28 nach Russell 1964  
 30 nach Simons 1960  
 31 nach Le Gros Clark und Leakey 1953

<sup>1</sup> Für die Zeichnungen danke ich Frau Herold, Herrn Dr. Piechocki für die Ausleihe des *Corvus*-Schädels.

## Schrifttum

- Abel, O.: Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin 1919.
- Broom, R.: The Mammal-like Reptiles of South Africa. London 1932.
- Bryant, W. L.: On the structure of Eusthenopteron. Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci. 1 (1919).
- Carroll, R. L.: The earliest reptiles. J. Lim. Soc. London (Zool.) 45 (1964) 61–83.
- Claus, C., K. Grobben und A. Kühn: Lehrbuch der Zoologie. Berlin 1932.
- Clemens, W. A.: Mesozoic mammalian evolution. Ann. Rev. Geology and Systematics I (1970) 357–390.
- Colbert, E. H.: Evolution of the vertebrates. New York 1955.
- Dose, K.: Über den Ursprung des Lebens. Ein Bericht über die 3. internationale Konferenz in Pont-à-Mousson. Die Naturwissenschaften 57 (1970) 555–560.
- Eaton, Th. H.: The stem-tail problem and the ancestry of chordates. J. Paleont. 44 (1970) 969–979.
- Edinger, T.: Recent advances in Paleoneurology. Progress in Brain Res. 6 (1964) 147–160.
- Gregory, W. K.: Evolution emerging. New York 1951.
- Gregory, W. K., und G. G. Simpson: Cretaceous mammal skulls from Mongolia. Amer. Mus. Nov. No. 225 (1926) 1–20.
- Gross, W.: Polyphyletische Stämme im System der Wirbeltiere. Zool. Anzeiger 173 (1964) 1–22.
- Heilmann, G.: The origin of birds. London 1926.
- Hürzeler, J.: Quelques réflexions sur l'histoire des Anthropomorphes (Problèmes actuels de Paléontologie). Coll. Int. CNRS (1961) 441–450.
- Hürzeler, J.: Questions et réflexions sur l'histoire des Antropomorphes. Ann. Paléont. Vert. 54 (1968) 195–233.
- Jarvik, E.: Théories de l'évolution des Vertébrés. Paris 1960.
- Jarvik, E.: Die Raspelzunge der Cyclostomen und die pentadactyle Extremität der Tetrapoden als Beweise für monophyletische Herkunft. Zool. Anzeiger 175 (1965) 101–143.
- Jefferies, R. P. S.: Primitive fossil Chordates with Echinoderm affinities. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. 16 (1968) 241–339.
- Kipp, F. A.: Indizien für die Sprachfähigkeit fossiler Menschen. Stuttgarter Beitr. zur Naturkde. Nr. 170 (1966) 1–5.
- Kretzoi, M.: Geschichte der Primaten und der Hominisation. Symp. Biol. Hung. 9 (1969).
- Kuhn, O.: Umfangreiche Polyphyly der Amphibien und Reptilien. N. Jb. Geol. Pal. Mh. (1964) 169–176.
- Kuhn, O.: Die Großgliederung der Amphibien und Reptilien. N. Jb. Geol. Pal. Mh. (1968) 513–521.
- Kuhn, O.: Die Evolution der Fischartigen und Fische. Naturf. Ges. Bamberg, Ber. 44 (1969) 1–23.
- Kuhn-Schnyder, E.: Geschichte der Wirbeltiere. Basel 1953.
- Kuhn-Schnyder, E.: Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung. In Heberer: Evolution der Organismen. Stuttgart 1968.
- Lambrecht, K.: Handbuch der Palaeornithologie. Berlin 1933.
- Le Gros Clark, W. E. und L. S. B. Leakey: The Miocene Hominoidea of East Africa. Brit. Mus. Nat. Hist., Fossil Mammals of Africa, No. 1 (1951) 1–117.
- Liptak, P.: On the evolutionary systematics of Hominidae. Symp. Biol. Hung. 9 (1969).
- Maier, W.: Systematik und Stammesgeschichte der Cercopithecoidea. Z. f. Säugetierkunde 35 (1970) 193–214.
- McKenna, M. C.: Paleontology and the origin of the Primates. Folia Primatologica 4 (1966) 1–25.
- McKenna, M. C.: Classification, range and development of the Prosimian Primates (Problèmes actuels de Paléontologie). Coll. Int. CNRS Nr. 163 (1967) 603–610.

- McKenna, M. C.: The origin and early differentiation of Therian mammals. *Ann. New York Acad. Sci.* **167** (1969) 217–240.
- Matthes, H. W.: Die Verbreitung der Säugetiere in der Vorzeit. *Handbuch der Zoologie* **8** (1962) 1–198.
- Matthes, H. W.: Aus der Geschichte der Tiere. *Beiträge zur Abstammungslehre* **1** (1966) 98–127.
- Matthes, H. W.: Bericht über das Allunions-Symposium der Akademie der Wissenschaften der UdSSR zur Paläontologie des Präkambriums und Frühen Kambriums in Novosibirsk vom 25. bis 30. Oktober 1965. *Ber. deutsch. Ges. Geol. Wiss. A, Geol. Pal.* **12** (1967) 717–735.
- Matthes, H. W.: Zur Paläogeographie und Stammesgeschichte der eozänen Wirbeltiere des Geiseltales. *Hercynia N. F.*, **7** (1970) 199–249.
- Müller, F.: Verhältnis von Körperentwicklung und Cerebralisation in Ontogenese und Phylogenese der Säuger. *Verh. Naturf. Ges. Basel* **80** (1969) 1–31.
- Napier, J. R.: The evolution of bipedal walking in the Hominids. *Arch. Biol. Liège, Suppl.* **75** (1964) 673–708.
- Piveteau, J.: *Traité de Paléontologie. VII. Primates, Paléontologie Humaine.* Paris 1957.
- Piveteau, J.: Quelques aspects de l'évolution des Primates non-humains. *Symp. Biol. Hung.* **9** (1969).
- Radinsky, L. B.: The fossil evidence of Prosimian brain evolution. *Advances in Primatology* **1** (1970) 209–224.
- Raw, F.: Outline of a theory of origin of the vertebrate. *J. Paleont.* **34** (1960) 497–539.
- Rayner, D.: The structure of certain Jurassic Holosteans with special reference to their neurocranium. *Phil. trans. R. Soc. London, Ser. B* **233** Nr. 601 (1948) 287–345.
- Rensch, B.: *Neuere Probleme der Abstammungslehre.* Stuttgart 1954.
- Rensch, B.: Gerichtete Entwicklung in der Stammesgeschichte. *Nova Acta Leopoldina N. F.* **21** (1959) 101–115.
- Romer, A. S.: *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.* Hamburg 1959.
- Romer, A. S.: The "ancient history" of bone. *Ann. New York Acad. Sci.* **109** (1963) 168–176.
- Romer, A. S.: *Vertebrate Paleontology.* Chicago 1966.
- Romer, A. S.: Early reptilian evolution re-viewed. *Evolution* **21** (1967) 821–833.
- Romer, A. S.: Major steps in vertebrate evolution. *Science* **158** Nr. 3809 (1967) 1629–1637.
- Romer, A. S., und L. W. Price: Review of the Pelycosauria. *Geol. Soc. Amer. Occas. Pap.* **28**, 1–538.
- Russel, D. E.: Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist.* **13** (1964) 1–324.
- Säve-Söderbergh, G.: On *Rhynchodipterus elginensis* n. g. n. sp. representing a new group of Dipnoan-like Choanata from the Upper Devonian of East Greenland and Scotland. *Arkiv f. Zool. B* **29** (1937) 1–8.
- Simon, W.: *Leben im Präkambrium.* Jb. Heidelberg. Akad. Wiss. 1966/67, 125–131.
- Simons, E. L.: Fossil Primates and the evolution of some Primates locomotor systems. *Amer. J. Phys. Anthropol.* **26** (1967) 241–253.
- Simons, E. L.: Recent advances in Paleoanthropology. *Yearbook Phys. Anthropol.* 1967 (1969) 14–23.
- Simons, E. L.: The origin and radiation of the Primates. *Ann. New York Acad. Sci.* **167** (1969) 319–331.
- Spinar, Z. V.: Some further results of the study of Tertiary frogs in Czechoslovakia. *Cas. Min. Geol.* **11** (1966) 431–440.
- Spjeldnaes, N.: The Palaeoecology of the Ordovician Vertebrates of the Harding Formation. *Problèmes actuels de Paléont.* Nr. 163 (1967) 11–20.
- Stensiö, E. A.: Upper Devonian vertebrates from East Greenland. *Meddel. om Groenland* **86** (1932) 1–212.
- Stensiö, E. A.: On the snout of Arthrodiros. *K. svenska Vet. Akad. Handl.* **23** (1942) 1–70.

- Stromer, E. v. Reichenbach: Lehrbuch der Paläozoologie, II. Wirbeltiere. Leipzig 1912.
- Szalay, F. S.: The beginnings of Primates. *Evolution* 22 (1968) 19–36.
- Tarlo, L. B.: The invertebrate origins of the vertebrates. *Int. Geol. Congr.* 1960 Copenhagen, Part XXII, 113–123.
- Thoma, A.: Le caractère aromorphotique de l'évolution humaine à la lumière des nouveaux fossiles. *Symp. Biol. Hung.* 9 (1969).
- Thomson, K. S.: Notes on the relationships of the Rhipidistian Fishes and the ancestry of the Tetrapods. *J. Paleont.* 41 No. 3 (1967) 660–674.
- Tobias, P. V.: The cranium of *Australopithecus* (*Zinjanthropus bosei*). Oldewai George, 2 Edn. Cambridge 1967.
- Traquair, R. H.: The ganoid fishes of the British carboniferous formations. *Palaeoniscidae*, Parts 1–7. *Monogr. Palaeontographical Soc.* 31 (1877), 55 (1901), 61 (1907), 63 (1909), 64 (1911), 65 (1912), 67 (1914).
- Wahlert, G. v.: *Latimeria* und die Geschichte der Wirbeltiere. Eine evolutionsbiologische Untersuchung. *Fortschr. Evolutionsforsch.* 4 (1968) 1–133.
- Watson, D. M. S.: A sketch classification of the Pre-Jurassic Arthropod vertebrates. *Proc. Zool. Soc. London* (1917) 167–186.
- Watson, D. M. S.: The structure of certain palaeoniscids and the relationships of that group with other bony fish. *Proc. Zool. Soc. London* (1925) 815–870.
- Watson, D. M. S.: On some points in the structure of palaeoniscid and allied fish. *Proc. Zool. Soc. London* 49 (1928) 49–70.
- Williston, S. W.: *Osteology of the reptiles*. Harward Univ. Press 1925.
- Young, J. Z.: *The Life of Vertebrates*. Oxford 1964.

Prof. Dr. Horst Werner Matthes,  
Geiseltalmuseum,  
DDR-402 Halle (Saale),  
Domstraße 5