

Abhandlungen  
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften  
Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung  
Neue Folge. Heft 54  
1944

---

# Gesicherte Ergebnisse der Paläozoologie

Von  
Ernst Stromer  
München

Mit 2 Tabellen

Vorgelegt am 5. März 1943

München 1944  
Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften  
in Kommission bei der C. H. Beck'schen Verlagsbuchhandlung München

Druck von A. W. Zickfeldt, Osterwieck/Harz

## INHALTS-VERZEICHNIS

	Seite
Vorwort . . . . .	5
Einleitung . . . . .	7
1. Seit dem Beginn des Unterkambriums sind Hunderte von Jahr- millionen verflossen. Dabei dürfte auf das Paläozoikum weitaus die längste Zeit und wahrscheinlich auf das Mesozoikum über ein Viertel, auf das Känozoikum aber nur ungefähr ein Achtel entfallen . . . . .	8
2. Die fossilen Formen lassen sich größtenteils in die Stämme und Klassen des Systems der rezenten einreihen . . . . .	9
3. Die großen Tierstämme sind schon vom Kambrium an ganz getrennt vorhanden . . . . .	10
4. Die Faunenfolge ist vom untersten Kambrium an ununterbrochen . . . . .	11
5. Die Lebensdauer der systematischen Einheiten mindestens bis zu den Klassen hinauf ist begrenzt und sehr verschieden lang . . . . .	11
6. Im allgemeinen sind primitive Formen geologisch langlebig, höher organisierte und spezialisierte kurzlebig . . . . .	12
7. Verschwundene Tiergruppen kehrten nicht wieder . . . . .	16
8. Oft gar nicht verwandte Tierformen spielten zeitweise die Rolle von späteren . . . . .	17
9. Meeres- und Süßwasserbewohner sind seit dem älteren, Landbewohner seit dem jüngeren Paläo- zoikum nachgewiesen, unter den ersteren auch Hochseebewohner, aber noch keine Tiefseefauna. Fliegende Tiere kennt man erst vom Oberkarbon an . . . . .	17
10. Tiergeographische Unterschiede waren seit dem Unterkambrium vorhanden und wechselten stark, auch oft verhältnismäßig rasch . . . . .	20
11. Das in der Gegenwart nicht seltene Beschränktsein primitiver Formen oder von Relikten auf den Süden ist, wenigstens für das Känozoikum, auch für fossile öfters nachgewiesen . . . . .	25
12. Die diskontinuierliche Verbreitung von Tiergruppen ist schon öfters insofern aufgeklärt, als Fossil- funde erwiesen haben, daß die betreffenden Gruppen einst ganz anders und meistens in größerem Formenreichtum erheblich weiter verbreitet waren, daß es sich also um Relikte handelt . . . . .	26
13. Neben allmählichem Auftauchen, Blühen und Schwinden von Tiergruppen bis -arten findet sich öfters auch plötzliches Entfallen und Vergehen . . . . .	28
14. Riesen traten gewöhnlich zur Zeit des Höhepunktes einer Tiergruppe oder danach auf. Im all- gemeinen nahm die Riesengröße seit dem Unterkambrium bis zur Gegenwart zu; im einzelnen scheint in Stammreihen sehr häufig die Körpergröße in allerdings sehr verschiedenem Maße zu- zunehmen . . . . .	32
15. Die großen Umwälzungen in der Landpflanzenwelt gingen denjenigen in der Tierwelt, auch in der marinen, voran . . . . .	39
16. Jede Periode, auch jede ihrer Unterstufen, hat eine bezeichnende Lebewelt, die sich aber zwischen die vorhergehende und nachfolgende ohne allgemeine Unterbrechung einreicht . . . . .	41
17. Die ältesten Faunen sind am fremdartigsten und im allgemeinen fand eine allmähliche Annäherung an die Gegenwart statt . . . . .	42
18. Mehrfach fand in gewissen Zeiten, aber nur in sehr weitem Sinne gleichzeitig, in oft sehr ver- schiedenem Tiergruppen eine gleichsinnige Entwicklung statt . . . . .	43

	Seite
19. Eine Verringerung und zugleich stärkere Festlegung der Zahl zuerst zahlreicher und in der Zahl sehr variabler und oft gleichartiger Skelett-Teile ist die Regel. Sehr häufig wurden ursprünglich ziemlich gleichartige Skelett-Elemente dabei in Form und Größe differenziert . . . . .	48
20. Panzer- oder Skelettrückbildungen sind häufig und bereits oft im einzelnen verfolgbar. Neubildungen sind zwar nicht selten anzunehmen, aber bisher nur in wenigen Fällen im einzelnen verfolgt . . . .	51
21. Die Erreichung stärkerer Beweglichkeit spielte seit dem Unterkambrium eine erheblich größere Rolle als das Umgekehrte . . . . .	55
22. Eine Zunahme der Komplikation und auch oft eine solche der Konzentration war häufig, wenn auch bisher nur teilweise im einzelnen verfolgt . . . . .	58
23. Es fand ein Fortschritt von niederen zu höheren Formen statt . . . . .	61
24. Die abgestufte Mannigfaltigkeit und die Vergrößerung des Abstandes der extremen Formen nahm zu	63
Schlußfolgerungen . . . . .	67
Literaturliste . . . . .	94
I. Tabelle der geologischen Verbreitung besonders langlebiger Gattungen . . . . .	110
II. Tabelle der geologischen Verbreitung, des Höhepunktes und des Auftretens von Riesenformen einiger Tiergruppen . . . . .	112

## VORWORT

In zahlreichen Veröffentlichungen (1909, S. 3/4; 1928, S. 6, 56/57, 62; 1940, S. 6) habe ich immer wieder den anfänglichen Stand und die Lückenhaftigkeit unserer paläozoologischen Kenntnisse betont und vor wenigen Jahren eigens darüber mit Folgerungen daraus geschrieben (1931; 1940 a; 1941). Dadurch zog ich mir den Vorwurf zu, daß ich den wissenschaftlichen Wert der Paläozoologie herabsetze. Da ich Derartiges vorausgesehen hatte, habe ich (1940 a, S. 274) schon angekündigt, daß ich auch über positive Ergebnisse unserer Wissenschaft schreiben würde. Dies geschieht nun in der vorliegenden Abhandlung. Da sie zugleich einen Abschluß meiner seit fast einem halben Jahrhundert gepflegten Tätigkeit als Paläozoologe bedeutet, wird man hoffentlich verzeihlich finden, daß ich unter den vielen Literaturnennungen, die auch Fernerstehenden ein kritisches Urteil erleichtern und ein Weiterarbeiten ermöglichen sollen, auf meine Veröffentlichungen besonders oft hinweise. Man wird wohl auch verstehen, daß ich vor allem fossile Wirbeltiere als Beispiele anführe, weil ich mich weitaus überwiegend mit solchen beschäftigt habe.

Nur unter großen Schwierigkeiten und sehr langsam konnte ich mein Werk vollenden, obwohl ich seit vielen Jahren Vorarbeiten dazu gemacht habe. Vielfache anderweitige, ganz unwissenschaftliche Beschäftigung hat mich seit langer Zeit stark gehemmt und ebenso wie jetzt der Krieg und dessen schwere Folgen für meine engere Familie die nötige geistige Sammlung sehr erheblich beeinträchtigt; selbstverständlich spüre ich auch die Last meiner Jahre. Dazu kommt noch, daß infolge des neuen Weltkrieges gerade eine Literaturarbeit wie diese nicht genügend durchführbar ist. Denn nicht nur ist die Beschaffung der Literatur sehr erschwert, sondern die neuere ausländische größtenteils überhaupt nicht erhältlich.

Ich bin mir deshalb vollkommen darüber klar, daß diese umfangreiche Abhandlung von vornherein unzulänglich, lückenhaft und in vieler Beziehung veraltet sein muß. Wenn ich sie trotzdem abschloß und sie zu veröffentlichen wage, so geschieht es, weil ich einerseits weiß, daß ich bei meinem Alter nicht warten kann, bis einige Zeit nach den Friedensschlüssen die jetzt fehlende ausländische Literatur für mich erhältlich ist, und weil ich andererseits auf Grund sehr langer Erfahrung doch manches darlegen kann, was noch nicht oder doch nicht in entsprechender Klarheit und in diesem Zusammenhange veröffentlicht worden ist. Vor allem aber glaube ich, daß das Wesentliche meiner Ausführungen unerschüttert bleibt, auch wenn nachgewiesen wird, daß ich Wichtiges übersehen und einschlägige Literatur insbesondere der letzten Jahre nicht berücksichtigt habe.

Einen Ausgleich für die erwähnten Hemmungen fand ich überdies darin, daß mir nicht nur die Schätze der hiesigen Staatsbibliothek in gleicher Weise wie seit Beginn meiner wissenschaftlichen Tätigkeit zur Verfügung standen, sondern daß Herr Prof. Beurlen als Direktor des Instituts und der Sammlung der Paläontologie dahier den alten liberalen Geist meines Lehrers Zittel in vollstem Maße aufrecht erhielt, indem er mich völlig frei in der trefflichen Institutsbibliothek wie in der berühmten Sammlung schalten ließ, wie ich es eben

für die Zwecke meiner Arbeit für nötig hielt. Er wie zahlreiche Fachgenossen, deren Namen ich hier nur kurz aufzähle, hat mich außerdem durch bereitwillige Auskunft über einschlägige Literatur sehr zu Dank verpflichtet. Ich gebe ihm hier Ausdruck gegen die Herren Professoren K. Andree (Königsberg), H. Balß (Zool. Sammlung, München), Beurlen, Broili, Dacqué und Schröder (München), Mollison (Anthropol. Institut, München), O. Renner (Botan. Institut, Jena), R. Richter (Frankfurt a. M.), Dietrich, Janensch, Schindewolf und Weißermel (Berlin), Trauth (Wien) und Zimmer (Zool. Sammlung, München). Nicht zum wenigsten habe ich schließlich dem Beck'schen Verlage zu danken, der wie bei all meinen zahlreichen Veröffentlichungen an dieser Stelle mir stets das größte Entgegenkommen erwiesen hat.

M ü n c h e n , den 31. Dezember 1942

*Ernst Stromer*

## EINLEITUNG

„Man wird sich durch die Erfahrung überzeugen, wie es bisher der Fortschritt der Wissenschaft bewiesen hat, daß der reellste und ausgebreitetste Nutzen für die Menschen nur das Resultat großer und uneigennütziger Bemühungen sei, welche weder tagelöhnermäßig ihren Lohn am Ende der Woche fordern dürfen, aber auch dagegen ein nützliches Resultat für die Menschheit weder am Ende eines Jahres noch Jahrzehnts, noch Jahrhunderts vorzulegen brauchen.“ Goethe um 1792.

In zwei neueren Arbeiten (Stromer 1940 a; 1941) habe ich die z. T. dauernden, z. T. nur derzeitigen Wissenslücken bezüglich der Morphologie und Anatomie, Ontogenie, Physiologie und Ökologie, räumlicher und zeitlicher Verbreitung eigens erörtert, Schlüsse daraus gezogen und hervorgehoben, daß der Stand unserer Wissenschaft ungefähr dem der Zoologie im 18. Jahrhundert entspräche. Obwohl ich mich dabei bemüht habe, positive Kritik zu üben, mußte selbstverständlich, besonders bei Fernerstehenden, der Eindruck erweckt werden, als ob die Paläozoologie noch sehr wenig genügend Gesichertes bieten könne. Nun behandle ich, um das Gegenteil zu erweisen, eigens ihre positiven Leistungen. Es soll aber nur bezüglich besonders wichtig erscheinender Fragen geschehen, also keineswegs auch nur in annähernder Vollständigkeit. Dabei führe ich von Literatur vor allem solche neuere an, in der weitere zu finden ist. Ich will damit die Nachprüfung des von mir hier Vorbrachten tunlichst erleichtern.

Zunächst muß ich hervorheben, daß der erwähnte Vergleich (Stromer 1928, S. 57; 1941, S. 9) mit dem einstigen Stande der Zoologie insofern ein falsches Bild gibt, als im 18. Jahrhundert sämtliche Naturwissenschaften bis auf Astronomie und Physik sich im Anfangsstadium befunden haben, während jetzt die Nachbar- und Hilfswissenschaften der Paläozoologie größtenteils weit vorangeschritten sind, was auch in ihr richtige Fragestellungen und deren Lösungen selbstverständlich sehr erleichtert. Ferner ergab sich aus den angeführten Abhandlungen, daß genaue und sichere systematische Bestimmungen oder zeitliche Festlegungen, Verfolgen lückenloser, größerer Reihen in räumlicher und zeitlicher Beziehung, volle Aufklärung über individuelles Wachstum und Geschlechtsunterschiede und über ähnliche Fragen meistens noch sehr zu wünschen übrig lassen, kurz, daß intensive Forschung in Paläozoologie nur überaus lückenhafte oder noch unsichere Ergebnisse haben kann, wobei es leider z. T. bleiben muß. Deshalb hebe ich hier hervor, daß im Bunde besonders mit historischer Geologie und mit Paläogeographie große Züge der Geschichte der Tierwelt sich in vieler Beziehung genügend klar und sicher erkennen und Schlüsse daraus ziehen lassen, daß also eine extensive Forschungsmethode bereits jetzt wesentliche, gute Ergebnisse bringen kann<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Nach dem Vorgang Wilsers (1931, S. 75) hat R. Wedekind (1935 und 1937) diese Forschungsmethode konsequent bezüglich stratigraphisch besonders wichtiger Klassen mariner Wirbelloser für stratigraphische Zwecke im großen angewandt, allerdings dabei stark schematisiert.

Wie auch sonst, besteht der Fortschritt unserer Wissenschaft übrigens vielfach darin, daß sich Fragen zwar noch nicht lösen, aber immer genauer festlegen lassen, d. h., daß gewisse Lösungsmöglichkeiten sich völlig oder doch mit großer Wahrscheinlichkeit ausschließen lassen, so daß nur wenige oder schließlich nur eine einzige übrig bleibt<sup>2</sup>. Von solch vorläufigen Ergebnissen will ich aber im folgenden absehen, denn hier sollen nur gesicherte in 24 Sätzen angegeben und begründet, die wesentlichen, wenn auch oft unsicheren Folgerungen daraus aber zum Schluß zusammenfassend gezogen werden. Durch möglichst klare Heraushebung des Gesicherten hoffe ich auch für der Paläozoologie ferner Stehende eine solide Grundlage schaffen zu helfen und vielerlei unnützen und irreführenden Spekulationen den Boden zu entziehen. Vor allem aber will ich beweisen, wie grundlegend wichtige Befunde unsere Wissenschaft für die Geschichte der Erde und ihres Lebens und besonders für die Stammesgeschichte beiträgt, was auch weltanschauliche Bedeutung hat.

#### Satz 1

*Seit dem Beginn des Unterkambriums sind Hunderte von Jahrmillionen verflossen. Dabei dürfte auf das Paläozoikum weitaus die längste Zeit und wahrscheinlich auf das Mesozoikum über ein Viertel, auf das Känozoikum aber nur ungefähr ein Achtel entfallen.*

Die Entwicklung der Lebewelt, soweit sie uns bekannt ist<sup>3</sup>, wie die ganze Erdgeschichte erfordert sicher einen sehr langen Zeitraum. Es geht dies für die Zeit vom Unterkambrium an schon aus den mannigfachen und z. T. sehr bedeutenden Veränderungen in der Umwelt wie in der Tierwelt hervor, wozu ich nur auf die Sätze 8 bis 10, 13 und 15 bis 24 hinweise. Astronomische Daten zur Berechnung liegen höchstens für das Quartär in den Strahlungskurven von Milankovitsch (1938) vor, wonach für das Diluvium mindestens 600 000 bis etwa eine Million Jahre anzunehmen sind (Soergel 1937, S. 48 ff.). Der Versuch, die Entwicklungsgeschwindigkeit verhältnismäßig gut bekannter Säugetierstämme der Tertiärzeit zu genaueren Zeitberechnungen zu verwenden (Matthew 1914), mußte scheitern, denn die Entwicklung erscheint wesentlich durch die Umwelt beeinflusst. Diese war nun sicher stets mannigfaltig und änderte sich in höchst verschiedener Stärke und Schnelligkeit, deren Be-

---

<sup>2</sup> Für die Fragen der Polverlagerungen und Kontinentalverschiebungen, die für tiergeographische und stammesgeschichtliche Fragen von größter Bedeutung sind, hat man z. B. die Möglichkeit einer großen Zahl von Kombinationen. Sie wird aber stark verringert, sobald gut bekannte und datierte fossile Floren und Faunen aller möglichen Länder und Zeiten klimatische und tiergeographische Schlüsse zu ziehen erlauben. Steinmann konnte ferner noch die Ansicht vertreten, daß die von ihm angenommenen, vermittelnden Formen zwischen den Trias- und Kreideceratiten deshalb unbekannt seien, weil sie während der Jurazeit nur im Gebiete des heutigen indopazifischen Ozeans gelebt hätten. Nachdem man aber seitdem rings um diese Gebiete und auch in ihnen eine ganze Anzahl jurasischer Ammonitenfaunen ohne jede Spur ceratitischer Formen gefunden hat, ist die auch aus anderen Gründen unwahrscheinliche Hypothese Steinmanns, daß die ceratitischen Ammoniten der Kreidezeit unmittelbar mit Ceratiten der Trias verwandt seien, völlig unhaltbar geworden. Ebenso ist die Katastrophentheorie, wonach am Ende jeder Periode erdumspannende, gewaltige Umwälzungen die Lebewelt ganz oder doch größtenteils vernichtet haben und daß Neuschöpfungen das Erscheinen neuer Floren und Faunen verursacht haben, bei dem jetzigen Stande des Wissens endgültig erledigt.

<sup>3</sup> Die präkambrischen Faunen sind viel zu wenig und größtenteils in so unsicheren Resten bekannt, als daß ich sie hier irgend mitbehandeln dürfte.

rechnung kaum möglich ist<sup>4</sup>. Es ist daher von vornherein unwahrscheinlich, daß die Veränderung von erblichen Merkmalen der Säugetiere in auch nur einigermaßen gleichbleibender Stärke und Geschwindigkeit erfolgt ist<sup>5</sup>. Der Paläozoologe kann also aus dem Umstande, daß seit dem Ende der letzten Eiszeit, in etwa 20 000 Jahren, eine Entwicklung in der Tierwelt kaum nachweisbar ist, während sie seit dem Beginn des Paläozoikums bis in die Gegenwart außerordentlich stark war und auch in einzelnen Perioden sehr bedeutend, nur den Schluß ziehen, daß sehr große Zeiträume dafür anzunehmen sind, aber er ist nicht in der Lage, bestimmte Zahlen dafür einzusetzen.

Deshalb bleiben für die Zeitmessungen der früheren Perioden jetzt nur Schätzungen nach Methoden, die sämtlich mehr oder minder große Fehlerquellen haben (Königsberger in Salomon I, 1924, S. 27—30; II, 1926, S. 13—17; Bubnoff 1935; Rüger 1942) und nur in weiten Grenzen schwankende, überdies unter sich stark verschiedene Ergebnisse zeitigen. Am besten erscheint zur Zeit der Zerfall von Uran und Thorium mit Helium- und Bleibestimmung brauchbar. Danach wäre für das Diluvium eine Dauer von etwa 800 000 Jahren, für das ganze Känozoikum von ungefähr 55 bis 65 Millionen, für das Mesozoikum über das Doppelte und für das Paläozoikum über das Fünffache anzunehmen, während nach anderen Methoden für die seit dem Ende der letzten Eiszeit in Mitteleuropa anzusetzende Gegenwart etwa 20 000 Jahre anzusetzen sind. Sicher sind jedenfalls die großen Ären sehr verschieden lang und die älteren immer länger und ist auch für die einzelnen Perioden eine stark verschiedene Länge anzunehmen<sup>6</sup>. Jedenfalls darf man als erwiesen annehmen, daß die Zeit vom Unterkambrium bis jetzt Hunderte von Jahrillionen dauerte, in denen der Paläozoologe die Geschichte der Lebewelt verfolgen und wenigstens schon in wesentlichen Zügen feststellen kann.

#### Satz 2

*Die fossilen Formen lassen sich größtenteils in die Stämme und Klassen des Systems der rezenten einreihen.*

Dies ist aus jedem Lehrbuche der Paläozoologie zu ersehen. Allerdings waren einige Gruppen, wie z. B. *Pelmatozoa*, *Brachiopoda*, *Agnatha* und *Reptilia* einst viel mannigfacher als gegenwärtig und umfaßten so fremdartige Formen mit, daß dafür besondere Ordnungen, ja sogar Unterklassen oder Klassen aufgestellt werden mußten.

Nachdem neuerdings die + *Archaeocyathidea* sicher als *Spongien* erwiesen (Simon 1939), die + *Conulariidea* als wahrscheinliche Verwandte der *Scyphozoa* erkannt worden sind (Bouček 1939, S. 127) und die + *Placodermata* als niedere Wirbeltiere einwandfrei fest-

<sup>4</sup> Sowohl die organische wie die anorganische Umwelt wie ihr Wechsel ist für die geologische Vergangenheit nie mit genügender Genauigkeit und Sicherheit festzustellen. Man denke nur an das Mikroklima, die örtliche Bodenbeschaffenheit, Feuchtigkeit und die davon abhängige Flora bei landbewohnenden Tieren!

<sup>5</sup> Siehe dazu vor allem Diener 1925, S. 232 bis 237!

<sup>6</sup> Ich habe dies schon in den Tabellen meines Lehrbuches (Stromer 1909 und 1912) auszudrücken versucht und halte es für sehr bedauerlich, daß dies Beispiel außer bei O. Wilckens (1919, Fig. 7) und Romer (1933, S. 3, 20 ff.) fast keine Nachahmung gefunden hat. Denn selbstverständlich wird ein ganz falsches Bild der Geschichte der Erde und ihrer Lebewelt vorgetäuscht, wenn man sie, wie üblich, in die wissentlich falschen Schemata gleichlanger Perioden einzwängt, statt das zwar noch sehr unvollkommene Schema zu wählen, das immerhin grundsätzlich richtige Vorstellungen erweckt.

gestellt (Kiaer 1924; Stensiö 1927; 1932<sup>7</sup>), sind nur einige Gruppen von Wirbellosen in ihrer Stellung noch ganz unsicher: die + Graptolithi, deren zweiseitig symmetrische Sricula gegen die übliche Einreihung in Hydrozoa spricht (Bulman 1938, S. 62 bis 64), die + Tentaculita und + Hyolithida, die meistens zu den Mollusken gestellt werden (Broili 1924, S. 504 bis 506), die + Conodonta, die bald für Kieferchen von Würmern (H. W. Scott 1934) oder Radulae von Gastropoda (Loomis 1936), bald für Zähne von Cyclostomata (Gunnel 1932, S. 324) oder Kiemenzähnen von + Placodermata (H. Schmidt 1934) und neuerdings für innere Organe erklärt wurden (W. Haß 1941), die + Machaeridea, die zu Echinodermata gerechnet wurden (Withers 1926), dann aber zu Mollusca (Wolburg 1938), endlich die + Receptaculida, deren systematische Stellung noch völlig ungeklärt ist (Rauff 1892, S. 73 bis 75; Girty 1895, S. 270 bis 287).

Auch bei den + Trilobita erscheint übrigens immer noch nicht entschieden, ob es sich um Zugehörige der Crustacea oder Arachnoidea handelt (Fedotow 1925; Störmer 1934, S. 77 bis 79; Schulze 1936), und die Stellung der + Stromatoporidae zu den Hydrozoa ist ebenso wenig einwandfrei; denn die paläozoischen sind neuerdings mit inkrustierenden Foraminifera in Beziehung gebracht worden (Hickson 1934; Parks 1935). Allerdings blieben dabei die zeitlich und morphologisch zu Tubulariae vermittelnden Formen des Mesozoikums unbeachtet.

Bemerkenswerterweise sind dies sämtlich paläozoische und meistens altpaläozoische Tiergruppen, die also in der fernsten Zeit lebten oder doch blühten und deren fremdartigen Charakter besonders hervortreten lassen.

### Satz 3

*Die großen Tierstämme sind schon vom Kambrium an ganz getrennt vorhanden.*

Man kann es aus jedem Lehrbuche der Geologie oder Paläontologie ersehen, allerdings auch, daß man Reste von Wirbeltieren erst vom Untersilur an nachgewiesen hat. Sie sind dort aber schon so weit verbreitet und so differenziert, daß man kambrische Vorläufer annehmen muß (Stromer 1920, S. 10 und 13; Bryant 1936; Heintz 1938 a, S. 58). Daß man solche noch nicht gefunden hat, erklärt sich vielleicht daraus, daß die ältesten Wirbeltiere wahrscheinlich Süßwasserbewohner waren und man kambrische wie auch untersilurische Süßwasserablagerungen noch kaum kennt (Chamberlin 1900; Pompeckj 1913, S. 1146/7; Romer and Grove 1935, S. 851)<sup>8</sup>.

<sup>7</sup> Weitere Literatur siehe in Kuhn 1940!

<sup>8</sup> Den bemerkenswerten Versuch Gislens (1930), die Wirbeltiere von + Carpoidea abzuleiten, und zwar gerade untersilurische und kambrische dafür heranzuziehen, kann ich nicht als gelungen ansehen. Einerseits scheint er mir nämlich die bei rezenten niedersten Wirbeltieren vorkommenden Asymmetrien in ihrer stammesgeschichtlichen Bedeutung sehr zu überschätzen; es kommen ja solche auch bei höheren Wirbeltieren vor und sind hier zweifellos sekundär, z. B. das zentrale Blutgefäßsystem aller Amniota, die Lunge der Schlangen und der Schädel der Denticeti; andererseits sind die + Carpoidea doch grundlegend anders organisiert als die Vertebrata. Es dürfte z. B. ihr allerdings in seiner Struktur noch ganz ungenügend bekannter Plattenpanzer die typische Raumbaustruktur der Echinodermata besessen haben, die kein Analogon in den Knochen oder Dentingebilden der Wirbeltiere hat. Hierfür ist von einer gewissen Bedeutung, daß Dehm (1934) Übergänge von + Carpoidea zu + Hydrophoridae nachgewiesen hat, so daß sie von normalen Pelmatozoa nicht mehr so getrennt erscheinen, wie es Gislens annehmen konnte. So-

## Satz 4

*Die Faunenfolge ist vom untersten Kambrium an ununterbrochen.*

Dies ist aus jedem Lehrbuche der Geologie wie der Paläontologie (z. B. Stromer 1912, S. 265) zu ersehen, zugleich aber doch auch, daß zahlreiche Lücken vorhanden sind, die jedoch nur scheinbare und örtlich begrenzt sind als Folge von Lücken in der Ablagerung, von nachträglicher Zerstörung, Fossilarmut oder Facieswechsel (Stromer 1940 a, S. 269; 1941, S. 8, 9). Wenn plötzlich manche Tiergruppen auftauchen, z. B. + Clymeniidae im Oberdevon, Insecta im Oberkarbon und Primaten, Raub- und Huftiere im Paläocän, oder verschwinden, wie + Blastoidea im oberen Perm und + Dinosauria in der obersten Kreide, so erscheint es erklärlich durch Ein- oder Abwandern, rasche Entfaltung und Ausbreitung oder schnellen Verbreitungsrückgang, wobei uns die Gegend der Herkunft oder Zuflucht (Entstehungszentrum, beziehungsweise Refugium) noch unbekannt ist (Stromer 1940, S. 80; 1941, S. 5 bis 8). Näheres darüber wird bei Satz 13 ausgeführt.

## Satz 5

*Die Lebensdauer der systematischen Einheiten mindestens bis zu den Klassen hinauf ist begrenzt und sehr verschieden lang.*

Die Richtigkeit auch dieses Satzes ist aus jedem zusammenfassenden Werke der Paläozoologie zu ersehen. Bei der Behandlung der Frage ist selbstverständlich zu beachten, daß je nach dem Stande der Bearbeitung die systematischen Einheiten sehr verschieden weit gefaßt werden und im allgemeinen in der Neuzeit immer enger. Die Gattung + Ichthyosaurus, in der man früher die meisten + Ichthyosauria der Jura- und Kreidezeit zusammengefaßt hat, ist ein gutes Beispiel dafür. Denn jetzt wird sie in eine ganze Anzahl geologisch kurzlebiger Gattungen zerteilt (Kuhn: Ichthyosauria 1934). Vielfach führt auch die leider so verbreitete „Bestimmung“ von so dürftigen Resten, daß sie kaum der Familie oder der Gattung nach bestimmbar sind, bezüglich der Lebensdauer von Gattungen und Arten irre, z. B. soll die Gattung Crocodilus L. schon von der oberen Kreidezeit an vorkommen. Die betreffenden kretazischen Reste, Crocodilus + proavus Seeley, + affulevensis Matheron und + humilis Leidy, sind aber, auch entgegen den Angaben im Fossilium Catalogus (Kuhn: Crocodilia 1936) nicht genetisch bestimmbar<sup>9</sup>.

---

dann ist es nur eine kaum zu beweisende Vermutung, daß ihre Porenstellen etwas mit Kiemen zu tun hatten und daß bei manchen der ursprüngliche After zur Nahrungsaufnahme gedient hat. Endlich hat Gislén nicht beachtet, daß die Porenstellen gerade bei + Cothurnocystis (a. a. O. Fig. 8, 9) und wohl auch bei + Ceratocystis sehr weit von dem vermuteten Darmabschnitt entfernt sind, der dem Anfangsdarm der Wirbeltiere entsprechen soll.

<sup>9</sup> Da es sehr bezeichnend ist für die Leichtfertigkeit, mit der so vielfach systematische Benennungen aufgestellt und die Kritiklosigkeit, mit der sie jahrzehntelang als gültig weitergegeben werden, greife ich davon Crocodilus + humilis als Beispiel heraus. Leidy (1860, S. 146, Taf. XI, Fig. 9 bis 17) hat die Art auf einzelne Zahnkronen aufgestellt und dabei sogar erwähnt, daß sie auch von einem acrodonten Lacertilier stammen könnten (sic!). Es hat ihn aber leider nicht gehindert, sie ohne weiteres als Typ einer neuen Crocodilusart zu benennen. Wie aus Hay (1930, S. 153/4) und Kuhn (a. a. O.) ersichtlich, hat bis in die neueste Zeit eine ganze Anzahl von Paläozoologen eine solche „Bestimmung“ einfach als gültig übernommen, darunter auch solche, die wissen mußten, daß man nach derartigen Resten, selbst wenn sie als zu Crocodilia

Andererseits sind die Lücken unserer Kenntnis, insbesondere bezüglich der zeitlichen Verbreitung in Rücksicht zu ziehen (Stromer 1940 a, S. 268; 1941, S. 8/9). Viele Formen sind uns ja zur Zeit nur dann in Fossilresten bekannt, wenn sie weit verbreitet und häufig in guter Erhaltung waren. Erst- und Letztauftreten, wahrscheinlich in der Regel, wenn nicht immer, räumlich beschränkt, wird nur bei günstigem Zufall nachgewiesen (Stromer 1940, S. 8/9; 1940 a, S. 268). Alle Formen, die nur unter besonderen Ausnahmbedingungen in bestimmbar Resten erhalten bleiben können, sind deshalb für den hier zu erbringenden Nachweis der Lebensdauer unbrauchbar, was zu wenig beachtet wird<sup>10</sup>. Für eine Anzahl von Klassen, bei Gastropoden sogar von Ordnungen, ist endlich eine begrenzte Lebensdauer nicht erweisbar, weil sie schon vom Unterkambrium an bekannt sind und man ältere Faunen noch nicht nachgewiesen hat (Stromer 1940 a, S. 268/69).

#### Satz 6

*Im allgemeinen sind primitive Formen geologisch langlebig,  
höher organisierte und spezialisierte kurzlebig.*

Beispiele hierfür finden sich in allen Tierklassen und können aus Handbüchern der Paläozoologie ersehen werden. In allen kommen auch besonders langlebige Gattungen vor, wie besonders Ruedemann (1918) mit Erörterung der besonderen Verhältnisse und auch der Bedingungen anschaulich dargestellt hat. In der Tabelle I habe ich eine Anzahl solcher Dauertypen zusammengestellt, wobei ich aber keineswegs eine auch nur annähernde Vollständigkeit angestrebt habe. Sie ist mit größtem Vorbehalte aufzunehmen, wenn ich mich auch bemüht habe, in Zweifelsfällen nachzuprüfen, ob wirklich generisch bestimmbare Reste vorliegen. Zunächst ist zu beachten, daß das Erstauftreten und bei ausgestorbenen Gattungen auch das letzte infolge des noch anfänglichen Standes unserer Kenntnisse gewiß oft zu spät, beziehungsweise zu früh angegeben ist (Stromer 1941, S. 12, 19/20). Ich erinnere daran, daß sogar ein stattlicher, rezenter Coelacanthide, *L a t i m e r i a* J. L. B. Smith, erst

---

gehörig erwiesen wären, sicher nicht eine Gattung bestimmen kann. Bemerkenswert ist dabei, daß mein Lehrer K. v. Zittel, der so sorgfältig die ganzen Kenntnisse seiner Zeit zusammengefaßt und Leidys Werk seiner gekannt hat, in seinem Handbuche diese Art überhaupt nicht erwähnt hat.

Daß solch leichtfertiges Verfahren, wie das eben gekennzeichnete, nicht nur fort dauert, sondern noch übertroffen wird, kann ich ebenfalls gerade bei Crocodilia zeigen. Ich habe mich bei der Bearbeitung von dazugehörigen Resten aus der mittleren Kreide Ägyptens wie auch sonst bezüglich der Bestimmungen und gar der Neuauftellung systematischer Einheiten vorsichtig verhalten (1933, S. 43 ff.), aber u. a. doch auf einen Schädelrest mit Zähnen die Gattung *+ A e g y p t o s a u r u s* aufgestellt (a. a. O. S. 47 bis 49) und dabei ausdrücklich erwähnt, daß Wirbel von demselben Fundorte zu groß seien, um zu dem Typexemplar zu gehören, und daß sie z. T. nicht zu einer Art zu rechnen sein dürften. Obwohl er in dem gleichen Institute arbeitete wie ich, hat Herr Dr. O. Kuhn (1936, S. 91) hinter meinem Rücken mir zu Ehren (sic!) auf diese unvollständigen Wirbel *+ S t r o m e r o s u c h u s a e g y p t i a c u s* n. g., n. sp. aufgestellt, ohne eine andere Begründung geben zu können, als daß die Wirbel viel zu groß für den Schädel des *+ A e g y p t o s u c h u s* seien. Als ob nicht bei einer Crocodiliergattung kleine und noch unausgewachsene und große Individuen oder gar Arten vorkommen könnten! Was hilft solchem Verfahren gegenüber Zurückhaltung einzelner im Benennen fossiler Reste!

<sup>10</sup> Ruedemann (1918, S. 116/7) hat sehr anschaulich gezeigt, wie sehr sich die Zahl der Gattungen aller möglichen Klassen der Wirbellosen, die sich über die Dauer von zwei Perioden nachweisen lassen, innerhalb weniger als 20 Jahren neuerer Forschung vermehrt hat.

vor wenigen Jahren nachgewiesen worden ist, wodurch das bisher angenommene Aussterben der Fischfamilie zur Zeit der oberen Kreide widerlegt und ihre Fortdauer durch das ganze Känozoikum anzunehmen ist. Es ist also sicherlich die Lebensdauer der aufgezählten Gattungen vielfach zu gering angegeben. Andererseits ist jedoch in Rücksicht zu ziehen, daß die Gattungen sehr verschieden weit gefaßt werden und im allgemeinen in der Neuzeit immer enger. Je nachdem verkürzt sich die angenommene Lebensdauer oft stark; z. B. wurde für den Prosobranchier *Pleurotomaria* früher eine Dauer vom älteren Paläozoikum an bis zur Gegenwart angenommen, jetzt nur vom älteren Mesozoikum an, weil man die paläozoischen Arten in besonderen Gattungen abgetrennt hat. Es kommt hier als sehr wichtig in Betracht, daß die Dauertypen keineswegs völlig unverändert bleiben. Wie W. Quenstedt (1930) bei den Lamellibranchiaten *Nucula* und *Solemya* gezeigt hat, müßte man sie besser „Gattungen mit besonders langsamer Entwicklung“ nennen, wobei man bei *Nucula* sogar darüber streiten kann, ob man die Gattung nicht doch aufteilen soll (a. a. O. S. 108 bis 113). Etwas anderes ist, wenn eine solche langlebige Gattung sich als unnatürlich erweist, wie Schindewolf (1940, S. 399 bis 403, 438/39) bei der Tetracoralliergattung + *Amplexus* dargelegt hat, die man bisher als besonders langlebig angesehen hat.

Immerhin erhärtet die Zusammenstellung in der Tabelle I die Richtigkeit des Satzes, daß primitive Gattungen besonders langlebig zu sein pflegen. Eine Beziehung zwischen der Langlebigkeit der Individuen und der Arten oder gar der Gattungen besteht aber nicht; z. B. läßt sich der Mensch, *Homo sapiens* L., der bis über 100 Jahre alt wird, nur bis in das jüngste Diluvium, die Gattung *Homo* bis in das ältere zurückverfolgen (Stromer 1939, S. 282, 283). Aus den gesicherten Angaben über durchschnittliche und allerhöchste Lebensalter von Wirbeltieren ergibt sich nun bei Säugetieren (Flower 1931, S. 145 bis 234) überraschenderweise, daß das Lebensalter des Menschen nirgends nachweisbar erreicht wird, selbst nicht vom Elefanten.

Von größeren Säugetieren erreichen nach Flower z. B. der Löwe 30, der braune Bär 34, der Wisent über 21, der Edelhirsch nur 19 Jahre, von mittelgroßen das Wildschwein ebensoviel, der Biber etwa 12, von kleinen die Spitzmaus über 1, der Igel fast 3, der Hase 5 bis 6 und der Hamster  $2\frac{1}{2}$  Lebensjahre. In der Rißwürm-Zwischenzeit, z. B. von Ehringsdorf in Thüringen (Soergel 1927, S. 15), findet man nun zwar diese Arten schon, aber im älteren Diluvium, so von Jockgrim, Mauer und Moosbach im Rheingebiete und von Hundsheim in Niederdonau, sind sie z. T. nur durch Verläufer vertreten, wie durch *Felis leo fossilis* Goldf. (Soergel 1914, S. 106), *Ursus deningeri* v. Reichenau (Soergel 1914, S. 105) und *Bison priscus* Boj. (Soergel 1914, S. 34 ff.; Freudenberg 1914, S. 533 bis 548). Nur einzelne, wie *Castor fiber* L. (Schreuder 1931, S. 150, 162, 167), *Sus scrofa ferus* L. (Soergel 1914, S. 42; Freudenberg 1914, S. 569, 570), *Cervus elaphus* L. und auch *Capreolus capreolus* L. sind hier schon nachgewiesen (Freudenberg 1914, S. 552 bis 557, 563 bis 569).

Im ältesten Diluvium, der Cromer-Stufe, die mehrfach schon in das oberste Pliocän gerechnet wird, findet man endlich heute noch lebende Säugetierarten nur ausnahmsweise, und zwar nur kleine Formen wie *Cricetus cricetus* L. in Püspökfördö in Ungarn und Kronstadt in Siebenbürgen (Stehlin in Dubois et Stehlin 1933, S. 115) und *Sorex minutus* L. im Windloch bei Sackdilling in der Oberpfalz (Brunner 1933, S. 308, 324).

Da die Individuen der kleinen primitiven Säugetiere kurzlebig sind, erscheint also das Verhältnis zur geologischen Lebensdauer der Art geradezu umgekehrt.

Es ist aber keineswegs so, daß etwa die Gattungen in ihrer Dauer in einem bestimmten Verhältnis zu derjenigen der Arten stehen. Denn, wenn wir die als Beispiele behandelten Arten betrachten, wobei ich auf eine von mir gefertigte Tabelle verweise (Stromer 1939, S. 283), so sehen wir, daß *Sorex* und *Erinaceus* schon im unteren Miocän nachgewiesen sind, *Sus*, *Cricetus* und *Felis* wenigstens bereits im Altpliocän, die anderen aber höchstens im mittleren oder oberen Pliocän <sup>11</sup>.

Selbstverständlich können bei weiteren Forschungen noch in älteren Unterstufen des Tertiärs Angehörige noch lebender Säugetiergattungen nachgewiesen werden und spielt eine Rolle, wie weit die Gattung gefaßt wird. Zu der hier angegebenen Liste sei deshalb ausdrücklich erwähnt, daß die Gattung *Felis* L. nur in weiterem Sinne als schon im Unterpliocän oder gar Obermiocän nachgewiesen angeführt werden kann.

Für größere Gruppen kennt man aber bemerkenswerte Ausnahmen von der Regel. So sind die Scorpionidea zweifellos zwar eine primitive Ordnung unter den Arachnoidea, aber doch gewiß keine niederen Arthropoda und trotzdem herrscht bei ihnen eine auffällige Beharrlichkeit, indem schon karbonische wenig von rezenten Gattungen abweichen (Stromer 1909, S. 309). Ferner sind die Testudinata eine eigenartig und hoch spezialisierte Ordnung der Reptilia und doch bereits seit der Trias im wesentlichen unverändert <sup>12</sup>. Damit steht im Einklang, daß nicht nur die in der Tabelle angeführte *Trionyx* Geoff., sondern auch andere Gattungen der Ordnung als Dauertypen erwiesen sind, z. B. *Podocnemis* Wagler.

Sehr beachtenswert ist die lange Dauer fliegender Wirbeltiere. Die + Pterosauria, gewiß hochspezialisierte Formen, sind wesentlich fertig schon aus dem unteren Jura bekannt, ihre letzten Vertreter in allerdings sehr dürftigen Resten aber aus der obersten Kreide Europas (v. Nopcsa 1923, S. 103). Wenn man damit vergleicht, daß die Euornithes erst von der obersten Kreidezeit an nachgewiesen sind, sieht man, daß die oft wiederholte Behauptung, daß die Fluganpassung der ersteren sich nicht bewährt habe, auf schwachen Füßen steht, denn jene haben viele Millionen von Jahren länger als wenigstens bisher die Flugvögel sich als Herrscher des Luftraumes gehalten. Im Einklang damit steht, daß auch unter den Säuge-

<sup>11</sup> Da nur zu oft auf ganz ungenügende Funde derartige Behauptungen aufgestellt werden, gebe ich, um eine Nachprüfung zu ermöglichen, hier die Arten und Fundorte an, durch die ich es bezeugt erachte: *Sorex antiquus* Pomel im untersten Miocän von St. Gerand le Puy (dépt. Allier), *Erinaceus priscus* H. v. M. im Untermiocän von Weissenau bei Mainz, *Lepus lacostei* Pomel im Mittelpliocän von Perrier und *Castor praefiber* Depéret in dem von Roussillon in Südfrankreich, *Cricetus kormosi* Schaub im Unterpliocän von Polgardi in Ungarn und *Cr. angustidens* Depéret in dem von Perpignan in Südfrankreich, *Ursus arvernensis* Croizet et Jobert im Mittelpliocän von Perrier, Montpellier und Roussillon in Mittel- und Südfrankreich, *Felis attica* A. Wagner im Unterpliocän von Pikermi und Saloniki in Griechenland, vielleicht schon *Felis zitteli* Gaillard im Obermiocän von La Grive St. Alban (dépt. Isère), *Sus choeroides* Pomel im Unterpliocän von Mte. Bamboli in Toskana, *Capreolus australis* de Serres im Mittelpliocän von Roussillon, *Elaphus pardinensis* (Croizet et Jobert) im Oberpliocän der Auvergne und *Bison priscus* H. v. M. var. + *choetensacki* Freudenberg im Altdiluvium von Mauer, Mosbach, Hundsheim usw.

<sup>12</sup> Bergounioux (1938) hat aus dem Perm einen Schildkrötenpanzer, sogar mit Plattengrenzen, beschrieben. Nach A. Smith Woodward (Geol. Magaz. natur. Hist., London 1939, p. 143) handelt es sich aber nur um eine Septarie, also um ein Pseudofossil. Jedenfalls kann derartige in einer Abhandlung über gesicherte Ergebnisse der Paläozoologie keine Berücksichtigung finden außer als Beweis, wie vorsichtig man Literaturangaben behandeln muß. Auf S. 12 Anm. 9 habe ich ja schon Beispiele dafür vorgebracht.

tieren die Chiroptera auffällig langlebig sind; denn die mitteleocänen weichen nur wenig von rezenten ab und die Gattung *Rhinolophus* Bonap. trat anscheinend bereits im Obereocän auf (Revilliod 1920, S. 64, 66).

Wenn man von der Gegenwart ausgeht, lassen sich nach allem systematische Einheiten höher stehender oder spezialisierter Tiere gewöhnlich weniger weit in die Vergangenheit zurückverfolgen als tiefer stehende und weniger spezialisierte (Stromer 1912, S. 261; 1939). Dies äußert sich z. B. darin, daß Säugetierarten, wie oben erwiesen wurde, sich kaum bis in das ältere Diluvium zurückverfolgen lassen und nur wenige Gattungen wie *Didelphys*, *Erinaceus*, *Sciurus*, *Dyromys*, *Viverra*, *Herpestes* und *Tapirus* bis in das mittlere Tertiär (Stromer 1939, S. 283). Es gilt aber auch im großen, indem Säugetiere und Vögel nur bis in das Mesozoikum, Reptilien bis in das Oberkarbon, Amphibien bis in das Unterkarbon oder Oberdevon, Fische bis in das Obersilur und Agnatha bis in das Untersilur bekannt sind und bei Wirbellosen holometabole Insekten kaum bis vor das Perm, hemimetabole bis in das Oberkarbon, Malacostraca bis zum Devon, Entomostraca bis zum Unterkambrium zu verfolgen sind und bei Cephalopoda + Ammonoidea bis in das Obersilur, Nautiloidea jedoch bis in das Kambrium.

Daraus und aus der Tabelle ist sehr klar ersichtlich, daß der Begriff Dauertypus ein relativer ist, der je nach der Tiergruppe, zu welcher er gehört, sehr verschieden langlebig anzunehmen ist. Bei alten Gruppen von Wirbellosen verstehe ich deshalb im Gegensatz zu Ruedemann (1918, S. 108) darunter fast nur Gattungen, die sich ganze Ären hindurch verfolgen lassen, bei niedrigen Wirbeltieren solche, welche wenigstens zwei Perioden überdauern, während bei Säugetieren bereits das Vorkommen in einigen Stufen des Känozoikums genügt, um einen Dauertypus zu kennzeichnen.

Zwar durch unzählige Übergänge mit den Dauerformen verbunden stehen in schroffstem Gegensatz dazu die vielen Leitfossilien. Es sind, wie in jedem Spezialwerke und Handbuche der Geologie zu finden ist, wohl erhaltungsfähige und nicht seltene, auch nicht räumlich beschränkt auftretende Formen, die also nicht leicht zu übersehen sind und trotzdem nur in mehr oder minder beschränkter zeitlicher Verbreitung sich finden, also für Perioden oder Abschnitte von solchen bezeichnend sind. Es gibt solche guten Leitfossilien in allen möglichen Tiergruppen, soweit sie gut erhaltungsfähige Angehörige umfassen, also keineswegs nur in hochstehenden. Spezialisierte Formen oder Angehörige höherstehender Gruppen pflegen aber hier doch insofern hervorzutreten, als sie auf besonders kurze Zeitabschnitte beschränkt zu sein pflegen, z. B. die meisten Gattungen der Säugetiere auf mehr oder weniger kurze Abschnitte des Känozoikums.

## Satz 7

*Verschwundene Tiergruppen kehrten nicht wieder.*

Es soll hier nicht unterschieden werden zwischen völlig, d. h. ohne Nachkommen ausgestorbenen Gruppen und solchen, von welchen abgeänderte Nachkommen noch fortleben. Ein Blick in jedes Lehrbuch der Paläozoologie zeigt die Richtigkeit obigen Satzes. Hier, wo nur gesichertes Wissen vorgebracht werden soll, muß aber betont werden, daß das Gelten des Satzes infolge der großen Lückenhaftigkeit der Kenntnisse über zeitliche Verbreitung (Stromer 1940 a, S. 269; 1941, S. 8/9) keineswegs einwandfrei zu erweisen ist. Denn in den meisten Tiergruppen, die enger als Klassen sind, ist ein lückenloses Verfolgen vom ersten bekannten Auftreten an bis zum endgültigen Verschwinden noch nicht möglich und oft sind die zeitlichen Lücken noch sehr groß. Niemand wird aber wohl z. B. bei den Testudinata annehmen, daß sie am Ende der Triaszeit ausgestorben und in der jüngeren Jurazeit neu entstanden sind, weil man aus dem unteren und mittleren Jura noch keine kennt.

Selbstverständlich darf die Erscheinung der Migrationen, die zu zeitweiligem Auftauchen und Verschwinden derselben Tiergruppe in bestimmten Gegenden führen kann, z. B. von gewissen Gattungen der Ammoniten im süddeutschen Jurameere, während sie im alpinen Meere dauernd fortlebten (Diener 1925, S. 125, 126), ebensowenig angeführt werden wie das Wandern von Facies mit ihrer bezeichnenden Fauna. Denn es handelt sich hierbei nur um tiergeographische Veränderungen mehr oder weniger örtlicher Art, nicht um völliges Verschwinden und Neuerscheinen. Bei dem heutigen Stande der Kenntnisse ist allerdings oft noch nicht zu entscheiden, ob ein Fall solcher tiergeographischer Veränderung vorliegt oder ein völliges Neuerscheinen oder Aussterben einer Tiergruppe.

Bei den paläozoischen + Tabulata wurde früher allerdings mehrfach angenommen, daß sie mit rezenten Alcyonaria in Beziehung ständen, aber der vor allem von Sardeson (1896) versuchte Beweis ist nicht gelungen, abgesehen davon, daß die erhaltenen Hartteile z. T. so wenig bezeichnend sind, daß kaum sicher zu entscheiden ist, ob so grundverschiedene Tiere wie Cnidaria oder Bryozoa sie gebildet haben. Jedenfalls erscheinen die + Tabulata nach neueren Befunden als ein Beispiel sehr allmählichen Aussterbens (Weißermel 1926, S. 94).

Bei kleinen, systematischen Einheiten, Gattungen und Arten, kennt man aber Ausnahmen, nämlich, was unter den Begriff „iterative Artbildung“ (Kokens 1897, S. 2, 3) fällt, was jedoch nichts mit Konvergenz zu tun hat. Aus einem langlebigen, konservativen Stamme sollen danach in zeitlichen Abständen Nebenformen gleicher Gestalt hervorgehen, die nicht unmittelbar untereinander verwandt oder durch vermittelnde Formen verbunden sind.

Das bekannteste Beispiel ist dafür, daß aus dem seit dem Paläozoikum fortdauernden Stamme gleichklappiger Pectinidae dreimal Gattungen mit flacher linker Klappe sich abgezweigt haben sollen, + *Weyla* Joh. Böhm, auf den älteren Jura vor allem Südamerikas beschränkt, + *Neithea* Drouet, nur während der Kreidezeit verbreitet, und *Vola* Klein, an der Obergrenze des Eocäns auftauchend und heute noch verbreitet (Philippi 1900, S. 111 bis 115). Jaworski (1913, S. 273 ff.) hat allerdings den Versuch gemacht, die ungleichklappigen Formen in unmittelbare Beziehung zu bringen und ihr Fehlen im oberen Jura und ältesten Tertiär durch bloße Kenntnislücken zu erklären, während andererseits Joh. Böhm (1920) + *Neithea* zu Spondylidae rechnen wollte. Stäsche (1925, S. 19 bis 21) hat aber beides mit guten Gründen zurückgewiesen. Jedenfalls darf man gerade bei Pectinidae sich nicht auf die so oft betonte Lückenhaftigkeit der

Kenntnisse berufen. Denn sie sind wohl erhaltungsfähig und nicht unscheinbar und in marinen Seichtwasserablagerungen nicht selten und weit verbreitet. Trotzdem konnte man die erwähnten Lücken zwischen den drei Gattungen nicht ausfüllen, obwohl in den vier Jahrzehnten, die seit der Annahme ihrer iterativen Bildung verlossen sind, Pectinidae führende Ablagerungen des mittleren und oberen Jura, des Paläocäns und Eocäns in allen möglichen Gebieten untersucht wurden. Es bleibt also dabei, daß die in Frage stehenden drei ungleichklappigen Gattungen nicht durch zeitliche und gestaltliche Übergänge unmittelbar verbunden sind. Es muß aber hervorgehoben werden, daß es noch nicht einwandfrei geglückt ist, jede mit bestimmten gleichklappigen Pectinidae durch solche Übergänge zu verknüpfen.

Eine wiederholte Entstehung keulenförmiger Belemniten, + Clavati, nimmt Tripp (1937, S. 196/7) für liassische Schwabens an. Da man aber nur ein Organ der Tiere, das Rostrum, kennt, fragt sich, ob darauf allein ein Stammbaum aufgebaut werden kann. Jedenfalls ist Tripps Auffassung nicht unbestritten und kann man auch einwenden, daß nur ein sehr enges Gebiet berücksichtigt ist, ohne daß Einwanderungen und Abwanderungen von Belemniten benachbarter Meeresteile in Erwägung gezogen sind.

#### Satz 8

*Oft gar nicht verwandte Tierformen spielten\*zeitweise die Rolle von späteren.*

In ähnlicher Weise wie jetzt in verschiedenen tiergeographischen Gebieten als Beispiel für das Studium von Konvergenz- und Homöomorphie-Erscheinungen verschiedene Tiergruppen die Rolle anderer spielen, z. B. gewisse Beuteltiere der australischen Region die mancher Insectivora, Rodentia und Carnivora, so auch in der Vergangenheit in verschiedenen Zeiten. Während des Paläozoikums waren z. B. die Riffe wesentlich von + Stromatoporoidea, vielen + Tabulata und + Tetracorallia aufgebaut in analoger Weise wie während des Känozoikums von Lithothamnia, gewissen Octocorallia, Millepora und mancherlei Hexacorallia (Stromer 1912, S. 264; Lecompte 1938). Brachiopoda spielten allem Anschein nach die Rolle der Lamellibranchiata des Meso- und Känozoikums, + Trilobita und Merostomata die höherer Crustacea und manche Agnathi die von Panzerwelsen der Neuzeit, auch gewisse + Stegocephali der Karbon- und Permzeit die der Crocodilia des Känozoikums. Während des Mesozoikums wiederum waren im Meere die + Ichthyosauria als Fisch- und Cephalopoden-Fresser die Vorläufer gewisser Denticeti und auf dem Lande die + Dinosauria z. T. die mancher Mammalia und besonders der Ratitae, + Pterosauria die mancher Carinatae oder Chiroptera<sup>18</sup>.

#### Satz 9

*Meeres- und Süßwasserbewohner sind seit dem älteren, Landbewohner seit dem jüngeren Paläozoikum nachgewiesen, unter den ersteren auch Hochseebewohner, aber noch keine Tiefseefauna. Fliegende Tiere kennt man erst vom Oberkarbon an.*

Es muß hier betont werden, daß die Lebensweise und Umwelt fossiler Tiere gesichert festzustellen, auf manche Schwierigkeiten stößt, die größtenteils nicht zu beseitigen sind. Zwar scheinen die Radiolaria, Bryozoa Gymnolaemata, Brachiopoda, Cephalopoda und Echinodermata von Anfang an nur marin gewesen zu sein, ebenso all die unter Satz 2 auf-

<sup>18</sup> Näheres, besonders über Wirbellose, findet sich in sehr bemerkenswerten Ausführungen Deekes (1926, S. 222 bis 268).

gezählten paläozoischen Gruppen unsicherer Stellung, und die Foraminifera, Porifera und Coelenterata wenigstens größtenteils. Bei Lamellibranchiata, Gastropoda, Crustacea, Merostomata, Agnathi und Pisces kommt aber bekanntlich auch das Süßwasser sehr in Betracht, und zwar nicht nur etwa für einige, bestimmte Gruppen, sondern, speziell bei heutigen Fischen, öfters sogar innerhalb einer Art, ja sogar für dasselbe Individuum, wie z. B. bei unseren Lachsen und Aalen. Deshalb ist es gerade bei fossilen Fischfaunen nicht nur schwer, sondern öfters unmöglich, festzustellen, ob man eine Meeres-, Brackwasser- oder Süßwasserfauna vor sich hat (Diener 1925, S. 92 bis 95; Stromer 1925, S. 53/54), und dasselbe gilt für Merostomata (Stromer 1907; Ruedemann 1924; Pfannenstiel 1928, S. 190). Unter den Tetrapoda gibt es nur bei den Amphibia keine Meeresbewohner, aber für deren Vorläufer, die + Stegocephali, ist wenigstens für einige aus der Trias Spitzbergens ein Leben im Meere als ziemlich sicher erwiesen anzunehmen (Wiman 1914; 1916; Frebold 1935, S. 68/9), da die ganze Begleitfauna dafür spricht. Ein amphibisches Leben fossiler Tiere endlich ist nur ausnahmsweise einwandfrei zu erweisen.

Ferner ist hier von Bedeutung, daß bei ganz ausgestorbenen Tiergruppen, von welchen in der Gegenwart analoge nicht mit Sicherheit heranzuziehen sind, die Lebensweise und damit die Umwelt schwer zu erschließen ist, so vor allem bei + Graptolithi, + Carpoidea, + Orthoceratidae, + Ammonoidea, + Belemnitidae und + Sauropoda. Endlich steht fest, daß in früheren Zeiten Angehörige noch lebender Gruppen in ganz anderer Umwelt lebten. Das bekannteste Beispiel ist das Mammuth und behaarte Nashorn, Verwandte heutiger Tropenbewohner, deren Skelett man nicht ansehen kann, daß sie in dichter Behaarung und starker Fettentwicklung dem Eiszeitklima trefflich angepaßt waren. Umgekehrt ist *Ochotona* Linck (Rodentia, Lagomorpha) jetzt ein Bewohner kalter Steppen und Gebirge der Nordfestländer, während verwandte Gattungen zur Miocänzeit offenbar in warmen und z. T. gut bewaldeten Gegenden verbreitet waren (z. B. Stromer 1928, S. 15 bis 17, 58). Unter Wirbellosen sei als Beispiel *Limulus* Müller (Merostomata) genannt, jetzt und zur Zeit des oberen Jura ein Bewohner marinen Strandwassers, einst aber öfters, wie seine Vorläufer, die paläozoischen Merostomata, vor allem wohl ein Süßwasserbewohner (Stromer 1907; 1909, Fig. 8; O'Connell 1916; Schuchert 1916; Ruedemann 1924; Pfannenstiel 1928, S. 190), ferner die gestielten Crinoidei, heute Tiefsee- und Stillwasserbewohner, im Paläozoikum und Mesozoikum aber sehr häufig in typischen Seichtwasserablagerungen, ja sogar als Riffbewohner nachgewiesen (Dacqué 1921, S. 393). Eryonidae (Crustacea Decapoda), gleichfalls jetzt nur in Stillwasser und Tiefsee verbreitet, waren ebenso in ganz seichtem, warmem Wasser einst heimisch, wie die Häufigkeit ihrer trefflich erhaltenen Reste in den oberjurasischen Plattenkalken von Solnhofen erweist (Knebel 1907, S. 230/1). Fast das gleiche gilt von gewissen Gruppen der Silicispongia, denn auch sie leben gegenwärtig wie jene, während sie zur Zeit des oberen Jura im süddeutschen Gebiete massenhaft in Stillwasser von offenbar sehr geringer Tiefe gediehen (Diener 1925, S. 43/4; Roll 1934, S. 224, 225, 241).

Trotz all solcher Schwierigkeiten bei der Beurteilung der einstigen Lebensweise ist, wie aus jedem Werke über Stratigraphie oder Paläontologie zu ersehen ist, das Wesentliche obiger Sätze erwiesen. Wichtig ist aber, daß man vom Unterkambrium an hauptsächlich Bewohner marinen Seichtwassers kennt, und zwar benthonische wie nektonische. Planktonische Tiere sind mit größter Wahrscheinlichkeit vom Untersiluran bekannt (Rüst 1892;

Ruedemann 1934, S. 53; Bulman 1938, S. 49/50), ebenso Süßwasserbewohner (Chamberlin 1900; O'Connell 1916; Schuchert 1916; Romer and Grove 1935). Wahrscheinliche Landbewohner aber sind erst im Obersilur gefunden und auch dort nur sehr wenige vereinzelt, nämlich ein vermutlicher Myriapode, + *Archidesmus* Peach, und zwei Gattungen der Scorpionidea, + *Palaeophonus* Thorell und Lindström und + *Proscorpius* Whitfield. Dabei bestehen Zweifel, ob es nicht doch Meeresbewohner waren (Pompeckj und Verhoeff 1932, S. 91, 94, und R. Richter 1931, S. 388/9). Wenn ich mich auch wie Richter (a. a. O.) diesen Zweifeln nicht anschließen möchte, insbesondere, weil die Reste der Skorpione zwar keine Stigmata erkennen lassen, in allem Wesentlichen aber rezenten gleichen, so muß ich hier doch betonen, daß man bis in das Oberkarbon hinauf gehen muß, um ganz sichere Landbewohner vorzufinden. Es sind außer vielen Insekten (Handlirsch 1922; 1937, S. 40 ff.) insbesondere in Nordamerika ganz wenige Gastropoda Pulmonata (Cox 1926; Henderson 1935, S. 13 und 23) und älteste Reptilien, wohl + *Cotylosauria* in dürftigen Resten von Linton in Ohio, vor allem + *Tutidanus* (+ *Isodectes*) *punctulatus* (Cope) (Romer 1930, S. 134 bis 139).

Luftbewohner, geflügelte Insekten, kennt man mit Sicherheit erst aus dem Oberkarbon, aber in solcher Verbreitung und vor allem auch Mannigfaltigkeit (Handlirsch 1922; 1937, S. 40 bis 80), daß eine längere Vorgeschichte unbedingt anzunehmen ist. Dasselbe gilt übrigens auch von fliegenden Wirbeltieren, da die ältesten, bekannten + *Pterosauria* in dem unteren Jura Europas (Woodward 1932, S. 423) + *Archaeopteryx* im oberen und + *Chiroptera* im dortigen Mitteleocän (Revilliod 1917, S. 175, 195) als Flieger bereits voll ausgebildet waren.

Die Frage nach dem Vorkommen einstiger Tiefseeablagerungen ist noch nicht genügend geklärt (Dacqué 1915, S. 167 bis 185, 213 bis 217; Andree in Salomon I, 1924, S. 515 bis 528), wenn auch in einigen Fällen, z. B. im Jura des malaiischen Archipels ein solches erwiesen erscheint (Molengraff 1909; Diener 1925, S. 209/210). Hier interessiert uns aber nicht der Ort und die Art der Bildung der Ablagerung, sondern deren Fossilinhalt. Nun enthalten rezente wie fossile Tiefseeschichten bekanntlich Massen von Resten des Oberflächenplanktons, Diatomeen, Coccolithen, Globigerinidae, kieselige Radiolarien und Pteropoden, welche selbstverständlich auch in marines, küstennahes Seichtwasser getrieben und dort unter besonderen Umständen massenhaft eingebettet werden können, wie es z. B. in den jungtertiären Radiolarienschichten von Caltanissetta in Sizilien geschehen ist (Dreyer 1890, S. 6, 7). Es handelt sich jedoch darum, ob und von wann an einwandfrei Tiefseefaunen festgestellt sind. Hierbei ist auf die nur zu häufige Vermengung mit Stillwasserbewohnern aufmerksam zu machen<sup>14</sup>.

<sup>14</sup> Der gerade für Paläozoologen und Geologen besonders wichtige Begriff ist von meinem, leider zu früh verstorbenen Freunde Fr. Doflein in seiner prächtigen „Ostasienfahrt“ (1906, S. 246 bis 274) aufgestellt und ziemlich eingehend erörtert worden. Unter besonderen Bedingungen kann danach marines Stillwasser auch in sehr geringer Tiefe vorhanden sein. Dementsprechend konnten Stillwasserfaunen auch einst in den seichten Epikontinentalmeeren leben, deren Ablagerungen ja die meistverbreiteten und fossilreichsten auf den jetzigen Festländern sind. Scupin (1923, S. 401) hat übrigens Tiefenwasser von Tiefsee unterschieden, aber für ersteres fast nur auf die geringeren Temperaturschwankungen, nicht auch auf die sehr geringe Wasserbewegung hingewiesen.

Die mittel- und westeuropäische Schreiekreide soll sich z. B. in der mäßigen Tiefe von etwa 1000 Meter abgelagert haben (Dacqué 1915, S. 215; Andree in Salomon I, 1924, S. 516/7; Stolley in Salomon II, 1926, S. 386), während Diener (1925, S. 193 bis 195) wohl mit mehr Recht „ruhiges Wasser“, also Stillwasser von noch geringerer Tiefe angenommen hat. Sie und gleichalterige, sich anschließende Schichten der oberen Kreide enthalten nun tatsächlich eine ganze Anzahl von Formen der verschiedensten Tierklassen, deren heutige Verwandte ganz oder doch größtenteils auf das Stillwasser und die Tiefsee beschränkt sind: Zahlreiche Hexactinellida und Tetraxonia (Schrammen 1910 bis 12, S. 14, 22 bis 26, 341 bis 345, 347 bis 351; 1924, S. 146 bis 148), von Echinodermen + Echinocorys Breyn (Ananchitidae), + Echinothuria H. Woodw. (Echinothuriidae) und Rhizocrinus Sars (Bourgueticrinidae) (Broili 1924, S. 276, 262, 198), von Crustacea Decapoda + Dromiopsis Reuß (Beurlen 1931, S. 272) und + Oncopareia Bosquet (Mertin 1941, S. 178 bis 188, 245) und von Fischen, deren Verwandte jetzt besonders im Stillwasser des Stillen Ozeans leben, Scapanorhynchus A. Smith Woodw. = Mitsekurina (Lamnidae), + Istieus Ag., verwandt mit Bathyrissa Günther (Albulidae), zahlreiche Haplomi der Familien + Dercetidae, Halosauridae und Scopelidae (Woodward 1932, S. 76, 151, 159, 161, 162), endlich auch Berycidae, z. B. häufige + Hoplopteryx Ag.

Stillwasser von ganz geringer Tiefe dürfte auch, wie auf S. 18 erwähnt, zur Zeit des oberen Jura in Süddeutschland verbreitet gewesen sein und die darin so häufigen Silicispongia dessen bezeichnende Bewohner. In den fremdartigen Marinfauen des Paläozoikums aber Stillwasserfaunen sicher festzustellen, ist selbstverständlich sehr schwer. So hat man geglaubt, die häufigen Pelmatozoa, Asterozoa und + Ostracodermata der unterdevonischen Hunsrückschiefer als hierher gehörig oder gar als Tiefseebewohner ansehen zu dürfen, aber diese Schichten sind als in bewegtem Seichtwasser abgelagert erwiesen (R. Richter 1931 a, S. 338/9; Ehrenberg 1935, S. 100). Tiefseefaunen sind jedenfalls fossil überhaupt noch nicht nachgewiesen, im Paläozoikum ja noch nicht einmal Tiefseeablagerungen (Born in Salomon II, 1926, S. 92/3).

#### Satz 10

*Tiergeographische Unterschiede waren seit dem Unterkambrium vorhanden und wechselten stark, auch oft verhältnismäßig rasch.*

Wie ich schon ausgeführt habe (Stromer 1940 a, S. 266 bis 268, 272; 1941, S. 5 bis 8, 11), steht die Tiergeographie früherer Zeiten noch ganz in den Anfängen und hat sie mit besonderen Schwierigkeiten zu kämpfen. Trotzdem ist es wenigstens bei den Faunen marinen Seichtwassers gelungen, schon im Kambrium Unterschiede nachzuweisen, die im Gegensatz zu Facies- und Altersunterschieden als tiergeographische zu deuten sind (Born in Salomon II, 1926, S. 83 bis 92)<sup>15</sup>. Sobald eine Tiergruppe in

<sup>15</sup> Siehe z. B. R. und E. Richter (1941, S. 68, 69)! Besonders umfassend sind solche tiergeographischen Verhältnisse von Diener (1915 a) für die Trias und von Uhlig (1911) für den oberen Jura dargestellt worden. Bezüglich des Jura ist aber auf Pompeckj (1914, S. 15 bis 23, 45 bis 56) zu verweisen.

weiter Verbreitung und in größerer Anzahl nicht nur von Individuen, sondern von Gattungen und Arten in gleichalterigen Ablagerungen wesentlich gleicher Facies gefunden wird, also tiergeographische Unterschiede zu erwarten sind, werden sie auch nachgewiesen. So sind sie auch bei Landwirbeltieren festgestellt<sup>16</sup>.

Es scheint aber, daß die tiergeographischen Unterschiede gewöhnlich nicht so stark waren als jetzt. Dies wird meistens mit der Herrschaft eines ziemlich gleichmäßig warmen bis tropischen, feuchten Klimas erklärt, welches nur durch die permische Eiszeit unterbrochen und erst mit der Abkühlung gegen das Ende der Tertiärzeit zu und mit den Eiszeiten der Diluvialzeit in die heutigen Verhältnisse übergeführt worden sein soll. Zweifellos mußte insbesondere das bis zur Miocänzeit dauernde Bestehen des höchstwahrscheinlich erdumspannenden Tethysmeeres eine weitere und gleichmäßigere Verbreitung warmen Meerwassers und damit eines ausgeglicheneren Gesamtklimas, auch eine bessere Verbindung der großen Ozeane bedingen. Diener (1925, S. 263)<sup>17</sup> und vor allem Matthew (1915) hat aber mit Recht betont, daß allein schon die Kugelgestalt der Erde und die jeweilige Verteilung von Land und Meer und deren Ausdehnungsverhältnis immer Meeresströmungen mit verschiedener Temperatur und damit Klimazonen bedingen mußten. Wenn einstige, tiergeographische Unterschiede geringer erscheinen als die gegenwärtigen, vor allem Arten viel weiter verbreitet, so kann die Schwierigkeit, ja größtenteils Unmöglichkeit, fossile Arten so eng zu fassen wie rezente, und geographische Abarten (Rassen) auszuscheiden, ein Hauptgrund sein. Jedenfalls steht jetzt schon fest, daß einst die tiergeographischen Reiche und Provinzen ganz andere waren als gegenwärtig und in den verschiedenen Zeiten mehr oder weniger verschieden. Dies war ja schon wegen der erheblich abweichenden und wechselnden Verteilung von Land und Meer nicht anders zu erwarten und ist in jedem Werke stratigraphischer Geologie zu finden<sup>18</sup>.

Besonders bemerkenswert ist die vor allem während des Paläozoikums ganz andere Verbreitung mariner Warmwasserbewohner. Als solche darf man gewisse, kalkschalige Einzeller und Wirbellose ansehen, wenn sie massenhaft (gesteinsbildend) oder doch häufig in ungewöhnlicher Größe sich vorfinden, wie Foraminiferen, Stromatoporen, Tabulaten, Steinkorallen, Muscheln, Schnecken und gekammerte Cephalopoden<sup>19</sup>. Es dürfte sich dabei ein chemisches Gesetz auswirken, das also im Laufe der Zeiten gleichbleibend und unabhängig von der Natur des betreffenden Organismus sich dauernd geltend machen mußte, daß nämlich kohlenaurer Kalk in warmem Wasser weniger

<sup>16</sup> Case (1926, S. 191 bis 205) hat dies für die Permformation getan, v. Huene (1940) für die Karooformation (oberstes Karbon — unterster Jura), Lull (1910) und andere für mesozoische + Dinosauria, Matthew (1915) für meso- und känozoische Wirbeltiere und insbesondere Säugetiere, und bereits Lydekker (1897) und dann Osborn (1910) und Sickenberg (1934) für die tertiären, Simpson (1937, S. 33 bis 40) für die paläocänen Säugetiere und ich (Stromer 1906 a, 1916, S. 413 bis 416, 424 bis 425) für mittel-kretazische bis pliocäne Wirbeltiere Afrikas.

<sup>17</sup> Siehe auch Seward (1931, S. 534 bis 544), Kerner-Marilaun (1930, S. 158 bis 163)!

<sup>18</sup> Wie stark und häufig z. B. während der Jurazeit in Europa der Wechsel war, kann aus Pompeckj (1914) und Deecke (1916) ersehen werden.

<sup>19</sup> Wieviel stärker das jährliche Wachstum des Kalkskelettes rezenter Riffkorallen bei höherer Wassertemperatur ist, können die umfassenden Studien Ma's (Ma, Ting, Ying 1937, Tabellen S. 205 bis 226) zeigen.

löslich ist (Pia 1933 a, S. 59, 86, 1933 b, S. 16, 17, Tabelle). Wenn nun zwar die Kalkausscheidung der Tiere nicht in einfacher Fällung aus der Lösung in Kohlensäure enthaltendem Wasser besteht (Dacqué 1921, S. 565 bis 574; Pia 1933, S. 183/4), am wenigsten im Meere, so spricht doch, wie schon Murray und Irvine (1890, S. 89/90) ausgeführt haben, die heutige Verbreitung von Organismen, die massenhaft Kalk ausscheiden, insbesondere der Riffkorallen, aber auch der planktonischen Globigerinidae, dafür, daß jenes chemische Gesetz dabei eine Rolle spielt (Stromer 1920 a, S. 294)<sup>20</sup>.

Altpaläozoische Kalke, reich an Korallen und + Stromatoporidea, sind nun im Gebiete der heutigen Arktis weit verbreitet.

Nach Foerste (1929, S. 44 bis 46, 66/7, 74 bis 76) ist die untersilurische Red-River-Stufe von Südmanitoba bis Nordwestgrönland, also etwa vom 50.° bis 80.° n. Br., und die unterstdevonische Lissatrypa-phoca-Stufe von Boothia felix bis ebendahin (70.° bis 80.° n. Br.) verbreitet, woran sich das von Loewe (1913) aus Ellesmereiland (76.° n. Br.) beschriebene, devonische Korallenvorkommen anreicht. Auch die untersilurische Ringerike-Stufe in Südnorwegen (59.° n. Br.) ist reich an Korallen (Foerste a. a. O., S. 49) und in Gothland (58.° bis 59.° n. Br.) sind obersilurische Korallenriffe gut entwickelt (Wiman 1898). Auch für Nordasien ist ähnliches bezeugt (Obrutschew 1926, S. 88/9, 118, 120), so an der Tunguska (60.° n. Br.) oberstes Kambrium reich an + Stromatoporidea sowie Unter- und Obersilur mit vielen Korallen, letzteres auch im Werchojanski-Gebirge (63.° n. Br.) (Obrutschew a. a. O., S. 121). Baron Toll (1889) wies sogar auf der Kotelny-Insel (neusibirische Inseln, 75.° n. Br.) Korallen und Foraminiferen im Obersilur und erstere auch im dortigen Devon nach. Wenn nun auch die dort genannten Fossilisten meistens nur eine gewisse Häufigkeit der Korallenarten, z. B. in der Red-River-Stufe 11 %, in der Lissatrypa-phoca-Stufe sogar 39 % der beschriebenen Fossilarten (Foerste 1929, S. 74), beweisen, so ist doch z. T. auch, wie z. B. für Gothland, Massenfaltung von Individuen bezeugt<sup>21</sup>.

Jedenfalls erscheint durch all die erwähnten Vorkommen gesichert, daß im Gebiete heutigen arktischen bis hocharktischen Klimas zur Zeit des älteren Paläozoikums warmes Wasser sehr weit verbreitet gewesen sein muß, wie es Troedßen (1928, S. 187/8) mit richtiger Begründung schon hervorgehoben hat. Mit diesen Befunden stimmt auch die Massentwicklung der permischen + Fusulinidae auf der Nordhemisphäre bis in höchste Breiten überein (Koken 1907, Karte), z. B. das Vorkommen eines Karbonkalkes auf Spitzbergen (80.° n. Br.), der an Korallen und Schwagerinen reich ist (Friebold 1935, S. 47/8).

Während des Mesozoikums waren Korallenriffe noch in Mitteleuropa (40.° bis 50.° n. Br.) reich entwickelt (Stromer 1909, S. 97). Die Massenfaltung der oberkretazischen + Rudistae (Dacqué 1915, S. 423 bis 425, Karte; 1921, S. 90) wie der alttertiären Nummulitidae (Stromer 1909, S. 42, Karte) beschränkt sich aber offensichtlich auf das Tethysmeer und seine seitlichen Ausläufer, soweit warme Meeresströmungen dahin

<sup>20</sup> Ist dem so, so kann man nicht wie Foerste (1929, S. 76) dagegen einwenden, daß die Tiere einst anders, also an Kälte, angepaßt sein konnten, wie z. B. das Mammuth. Letzteres ist kein glücklich gewähltes Beispiel, denn Säugetiere können sich als gleichwarm durch Verstärken ihrer fossil normalerweise nicht erhaltungsfähigen subkutanen Fettschicht und ihres Haarkleides besonders leicht an kaltes Klima anpassen, und sind deshalb für Schlüsse auf einstiges Klima besonders wenig geeignet, was die Diluvialforscher leider immer noch nicht genug würdigen. Bei obigem aber handelt es sich um eine von der speziellen Organisation der Tiere unabhängige Gesetzmäßigkeit.

<sup>21</sup> Es ist vielleicht von Bedeutung, daß die genannten korallenreichen untersilurischen bis devonischen Kalke Nordamerikas an dem Südwestrande des kanadisch-grönländischen Schildes und das Silur von Ringerike und Gothland am Südrande des skandinavisch-baltischen Schildes liegen, die bei gleicher Erdrotation und Pollage von mindestens verhältnismäßig warmen Meeresströmungen bespült sein konnten.

geführt haben<sup>22</sup>. Alttertiäre Rifffkorallen kennt man aber nicht weiter nördlich als am Nordrande der Alpen (48.° n. Br.) und der Golfstaaten Nordamerikas (30.° n. Br.) (Stromer 1909, S. 91).

Ob sich eine Gesetzmäßigkeit im Zurückweichen des warmen Meerwassers<sup>23</sup> vom Paläozoikum an aus dem Gebiete der heutigen Hocharktis bis in das jetzige Äquatorialgebiet kundgibt, ist noch keineswegs gesichert. Es fehlen dazu noch zu viele Untersuchungen in fernen Ländern und vor allem fast alle in der heutigen Antarktis.

Mit den angegebenen Verhältnissen im Mesozoikum stimmt überein, daß die landbewohnenden + Dinosauria nur in der Trias von Schottland bis fast 58.° n. Br. nachgewiesen sind, geologisch jüngere aber nirgends nördlich des 52. bis 54.° (Stromer 1931, S. 288, 289). Meeresbewohnende Tetrapoda allerdings sind in der Trias noch viel weiter nördlich gefunden worden, nämlich + Labyrinthodonti am Eisfjord in Spitzbergen in 78.° n. Br. zusammen mit + Mixosauridae (Wiman 1914; 1916; Frebold 1935, S. 60, 61; Säve-Söderberg 1937, S. 189, 190), erstere auch am Kap Stosh an der Nordküste von Hold with Hope (an der Ostküste Grönlands) in 74.° n. Br. (Koch, L., 1934, S. 84; Säve-Söderberg 1935, S. 195 bis 197). Ein höchstwahrscheinlich unterjurassischer + Ichthyosauride ist in allerdings dürftigen Resten, Wirbelkörpern und Rippenstückchen, auf der Exmouth-Insel in 77.° n. Br., 69.° w. L. schon vor langer Zeit nachgewiesen worden (Owen 1855), also weit nördlich von Nordamerika in einem Gebiete, welches jetzt so von Eis starrt, daß Wale dort nicht leben. Ein Wirbelkörper endlich aus wahrscheinlich oberem Jura auf der Hooker-Insel des Franz-Joseph-Archipels bezeugt das Vorkommen eines Plesiosauriers sogar etwas nördlich des 80.° n. Br. (Riabinin 1936).

Auch wenn man die aus all dem gezogenen paläoklimatischen Schlüsse nicht als voll und einwandfrei bewiesen anerkennt, zeigen die angeführten Tatsachen doch mit Gewißheit, wie grundverschieden die geographische Verbreitung einer ganzen Anzahl von Tiergruppen während des Altpaläozoikums und noch bis in das Mesozoikum hinein von der heutigen war. Ein besonders instruktives Beispiel tiergeographischer Unterschiede im Laufe der Zeiten bieten endlich die Eiszeiten mit ihren Zwischeneiszeiten. Von den ältesten ist allerdings kaum etwas bekannt und von der permokarbonischen allzu wenig Gesichertes, wie aus Koken (1907), Case (1926), v. Huene (1925, S. 69 bis 75; 1940, S. 322; 1940 a zu ergänzen und z. T. zu berichtigen nach Stromer 1914) und vor allem aus Salomon (1933, S. 14, 15, 33, 46, 70, 71, 91, 93, 101/2) zu ersehen ist.

Bezüglich der Diluvialzeit ist aber, selbstverständlich insbesondere über Europa und Nordamerika, schon reichliches Wissen, sogar über wechselnde Faunen der Eiszeiten und Zwischeneiszeiten gesichert. Denn hier kommen wesentlich rezente Tiergattungen und auch Arten in Betracht, so daß über ihre Lebensweise und normale Umwelt eine Gewißheit besteht, die bei permischen oder noch älteren Tieren selbstverständlich nie zu erlangen ist. Näheres findet man in jeder genaueren Darstellung der Diluvialzeit, wobei allerdings leider die Faunen des Meeres und Süßwassers oft viel zu wenig berücksichtigt sind. Hier genügt, auf einige Beispiele aus Europa hinzuweisen.

Über Foraminifera erwähne ich nur die Arbeit von Madsen (1895), in welcher er zeigte, wie in glazialen Meeresablagerungen Dänemarks und Holsteins nordische Arten erscheinen, die in prä- und postglazialen fehlen. Bezüglich Mollusken ist besonders instruktiv, daß

<sup>22</sup> Die Verbreitung der eocänen Nummulitenkalke in Ost- und Westafrika z. B. stimmt sehr gut mit der heutigen von Korallenriffen und warmem und kaltem Meerwasser überein (Stromer 1920 a, S. 294; siehe dagegen Oppenheim 1927, S. 79!).

<sup>23</sup> Es ist darunter nicht einfach tropisch warmes Wasser zu verstehen. Denn einige Stockkorallen leben gegenwärtig in mäßiger Tiefe (Stillwasser) an der norwegischen Westküste bis fast zum 70.° n. Br., wo der Golfstrom die Temperatur nicht unter 6½° herabsinken läßt (Pratje 1924).

in der Mitte des Mittelmeeres in der sizilischen Stufe nordatlantische Formen auftauchen, um dann wieder zu verschwinden, was Gignoux (1913, S. 449/450, 454, 464/5, Taf. 9) eingehend dargestellt hat <sup>24</sup>.

Viel eingehender und allgemeiner ist man über die Landsäugetiere und auch Vögel der Diluvialzeit unterrichtet (z. B. Soergel 1938).

Ich führe hier nur etwas über erstere aus Europa an. Während der letzten Eiszeit waren in Mitteleuropa und z. T. bis weit nach Süden zu Arten verbreitet und großenteils häufig, die heute nur noch im hohen Norden, vor allem in Tundren leben, so der Schneehase, *Lepus timidus* L. (dieser heute auch in den Alpen), Lemming, *Dicrostonyx+henseli* Hinton, das Rentier, *Rangifer tarandus* L., der Moschusochse, *Ovibos moschatus* L. (siehe Soergel 1942!), und der Eisfuchs, *Canis (Leucocyon) lagopus* L. Dazu kamen Arten, die jetzt für die trockensten, durch sehr starke Temperaturschwankungen ausgezeichneten Steppen Osteuropas und Westsibiriens bezeichnend sind, wie der Zwergpfeifhase, *Ochotona pusillus* Pallas, Bobak, *Marmotta bobac* Schreber (siehe Wehrli 1935!), Ziesel, *Spermophilus rufescens* Keys, Pferdespringer, *Alactaga jaculus* Pallas, und die Saiga-Antilope, *Saiga tatarica* L. Weiterhin lebten heute auf Hochgebirge beschränkte Arten damals in den Mittelgebirgen und im Hügellande, so das Murmeltier, *Marmotta marmotta* L. (siehe Wehrli 1935!), die Gemse, *Rupicapra rupicapra* L., und der Steinbock, *ibex ibex* L. Außerdem ist bekanntlich durch Höhlenbilder und Schnitzereien diluvialer Menschen wie durch Funde vollständiger Leichen im Erdwache Galiziens und insbesondere im Eisboden Sibiriens bewiesen, daß die so häufigen Reste des behaarten Nashorns, *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, und des Mammuths, *Elephas+primigenius* Cuvier, Arten angehören, die durch starke Behaarung und dicke Fettschicht einem kalten Klima trefflich angepaßt waren, und die Pflanzen fraßen, welche in einem solchen gedeihen.

Man kann durch solche Arten bezeichnete Faunen Europas als eiszeitlich deutlich von zwischen- oder nacheiszeitlichen unterscheiden (Soergel 1938, S. 13 bis 22) <sup>25</sup>. Allerdings besteht nur für die jüngere Diluvialzeit Sicherheit, für die mittlere und besonders ältere ist eine solche Unterscheidung noch sehr umstritten (Stehlin in Dubois et Stehlin 1933, S. 223 bis 272, insbesondere S. 259 bis 272). Schließlich ist besonders hervorzuheben, daß die bisher herrschende Ansicht, die erwähnten Kälteformen seien zugleich mit der ersten Ausdehnung der Vereisungen aus ihrer Heimat im Norden, Osten und in den Hochgebirgen nach Mitteleuropa eingewandert, nicht nur nicht erwiesen, sondern stark bestritten worden ist. Ersteres rührt daher, daß altdiluviale oder gar tertiäre Hochgebirgsbewohner unbekannt sind (Stromer 1940 a, S. 266) und ebenso tertiäre Säugetiere nördlich des 55.° n. Br. (Stromer 1931, S. 291) und auch jungtertiäre Steppenbewohner Westsibiriens noch zu unvollkommen. Andererseits mehren sich die Stimmen dafür, daß erst während der Diluvialzeit auch in Mitteleuropa selbst eine Anpassung von Säugetieren an kaltes Klima stattgefunden habe (Kormos 1914, S. 232, 233; Ehrenberg 1932) <sup>26</sup>.

<sup>24</sup> Einwände, die Wepfer (1913) und Stehlin (in Dubois et Stehlin 1933, S. 262/3) erhoben haben, dürfen dabei allerdings nicht verschwiegen werden.

<sup>25</sup> Von A. Penck (1938) neuerdings dagegen erhobene Einwände können als durch Soergel (1940) im wesentlichen widerlegt gelten. Aber geeigneter als Säugetiere, die sich durch fossil normalerweise nicht nachweisbare Gewebe kaltem Klima sehr gut anpassen können, wären wechselwarme Tiere, vor allem Reptilien, deren Fortpflanzung in der Kälte unmöglich ist. Leider fanden bisher ihre diluvialen Reste zu wenig Beachtung und fehlt es noch an den nötigen Vorarbeiten an Skeletten rezenter über die Bestimmbarkeit einzelner Skelett-Teile.

<sup>26</sup> Auch Soergel (1942) konnte jetzt bezüglich des Moschusochsen zwar überzeugend darlegen, daß er zur Jungdiluvialzeit in Mitteleuropa einem hochnordischen Klima angepaßt war, für die Altdiluvialzeit aber nur Wahrscheinlichkeitsbeweise dafür bringen (a. a. O., S. 85 bis 87).

## Satz 11

Das in der Gegenwart nicht seltene Beschränktsein primitiver Formen oder Relikten auf den Süden ist, wenigstens für das Känozoikum, auch für fossile öfters nachgewiesen.

Bei dem anfänglichen Stande der Kenntnis der Fossilien aus südlichen Ländern ist es selbstverständlich fast nur ein Glücksfall, wenn es gelingt, dort örtlich beschränkte Fossilformen nachzuweisen. Das bemerkenswerteste Beispiel aus älteren Zeiten ist der Fund jüngster + *Blastoidea* im oberen Perm von Timor<sup>27</sup>.

Aus dem Tertiär und dem Diluvium kann ich hier aber doch bereits einige Fälle sowohl aus marinen wie aus festländischen Tiergruppen verschiedener Art anführen, wobei ich von solchen absehe, wo noch heute Vertreter auf den Süden beschränkt sind<sup>28</sup>.

Was zunächst marine Wirbellose anlangt, so waren von Foraminifera die *Nummulitidae* + *Lepidocyclina* und + *Miogypsina* während der Alttertiärzeit, beziehungsweise Miocänzeit häufig und weit verbreitet als bekannte Leitfossilien; dürftige Relikten beider Gattungen *L. epigona* Schubert und + *M. laganiensis* Schubert wurden aber noch im Pliocän des Bismarckarchipels gefunden (Schubert 1911). Von *Cnidaria* erscheint in + *Beaumontia inopinata* Reuß (+ *Chaetetidae*) ein Relikt der während des Paläozoikums blühenden + *Tabulata* im Miocän Javas nachgewiesen (Weißfornel 1926, S. 88 bis 99). + *Hydnopyllia* O. Reis (*Astracidae*, *Macandrinae*) im Alttertiär verbreitet und formenreich, ist im Jungtertiär bisher nur aus Borneo in zwei Arten, + *H. malaica* und *applanata* Gerth (1925, S. 76, 77), bekannt. Von *Echinodermata* endlich ist + *Pericosmus* Ag. (*Spatangidae*) noch während des Miocäns verbreitet gewesen, während in + *P. timorensis* Lambert (1908) eine letzte Art aus dem Quartär von Timor beschrieben ist.

Von den während des jüngeren Paläozoikums und älteren Mesozoikums weit verbreiteten und nicht seltenen + *Hybodontidae* (Woodward 1932, S. 65 bis 71) scheint im Alttertiär Australiens ein letzter Angehöriger, + *Asteracanthus eocaenicus* (Tate), vorzukommen (Stromer 1927, S. 10). Auch von Landsäugetieren sind schon Fälle zu nennen. So habe ich (1912, S. 312) die + *Hyaenodontidae* als Beispiel plötzlichen, völligen Verschwindens angeführt, und in der Tat ist die noch während des Oligocäns auf der Nordhemisphäre weit verbreitete Familie dort nachher nicht nachgewiesen (Scott and Jepsen 1936). + *Dissopsalis carnifex* Pilgrim in der unteren Chinji-Stufe des nordwestlichen Vorderindiens bezeugt aber ein wenig spezialisiertes Relikt noch im Miocän (Colbert 1935, S. 75 bis 82). Entsprechendes gilt von den + *Anthrotheriidae*, nur daß sie noch während des Untermiocäns in Europa, Afrika, Asien (Stromer 1912, S. 197) und in Nordamerika (Scott 1937, S. 382, 383) verbreitet waren und eine ziemliche Rolle spielten, während ihr letzter Vertreter, + *Merycopotamus dissimilis* (Falc. et Cautleiy), noch in der pliocänen oberen Siwalik-Stufe Nordwest-Vorderindiens vorkommt (Colbert 1935, S. 275 bis 277). Von *Equidae* ist bekanntlich + *Hipparion* ein Leitfossil für das Pliocän Eurasiens und Nordamerikas; in Zentralafrika sind jedoch letzte Arten gefunden worden: + *H. albertensis* Hopwood etc. in den altdiluvialen Kairo- und Serengeti-Schichten (Leriche 1938; Dietrich 1942, S. 94 bis 102). Ein analoger Fall liegt endlich bei den *Proboscidea* vor, indem + *Dinotherium*, im Miocän und Pliocän

<sup>27</sup> Mein Kollege J. Wanner hatte die Güte, mir auf meine Anfrage neuerdings zu versichern, daß diese die jüngsten, ihm bekannten seien und daß sie damit plötzlich ausgestorben wären. Da aber die untere Trias in weiten Gebieten sehr fossilarm und eine an Echinodermen reiche Facies in ihr überhaupt noch nicht nachgewiesen ist, halte ich für sehr gut möglich, daß örtlich überlebende Relikten von + *Blastoidea* noch entdeckt werden.

<sup>28</sup> Beispiele noch im Süden lebender, mariner Relikten habe ich (1910) genannt, Matthew (1915) eine Anzahl festländischer Wirbeltiere.

der Alten Welt weit verbreitet, in dem spezialisierten + *D. bozasi* Arambourg noch im Altdiluvium des tropischen Ostafrika vertreten ist (Stromer 1938 a, S. 22 bis 25)<sup>29</sup>.

Auch bei dem Satz 11 möchte ich betonen, daß es sich nur um eine Regel handelt, von der wir Ausnahmen kennen, wie ich (1916, S. 415) gegen Matthew (1915) schon angeführt habe. Aus der Vergangenheit verweise ich hier nur darauf, daß der letzte Vertreter der noch zur Zeit der oberen Kreide so reich entfalteten + Plesiosauria, der kleine + *Leurospondylus ultimus* Brown (1913), in Süßwasserablagerungen der Edmonton-Stufe (oberste Kreide) von Alberta (Kanada) gefunden worden ist (Woodward 1932, S. 295) und in der ungefähr gleichalterigen Fort Union-Stufe Montanas der letzte + *Ceratodus*, + *C. eruciferus* Cope, während diese Gattung noch zur Zeit der oberen Kreide gerade im Süden, in Afrika sowie in Mittel- und Südamerika verbreitet war (Stromer 1938, S. 256/7).

#### Satz 12

*Die diskontinuierliche Verbreitung von Tiergruppen ist schon öfters insofern aufgeklärt, als Fossilfunde erwiesen haben, daß die betreffenden Gruppen einst ganz anders und meistens in größerem Formenreichtum erheblich weiter verbreitet waren, daß es sich also um Relikte handelt.*

In der Vergangenheit läßt sich eine diskontinuierliche Verbreitung leider schwer als echt feststellen, denn gemäß meinen Ausführungen über Lücken in der Fossilüberlieferung und unserer jetzigen Kenntnisse (1940 a, S. 266 bis 268, 272; 1941, S. 5 bis 8, 11) bildet scheinbare die Regel. Fälle rezenter Art sind aber schon mehrfach weitgehend aufgeklärt; z. B. lebt *Limulus* Müller jetzt nur in warmem, marinem Seichtwasser des südöstlichen Nordamerika und östlichen Zentralamerika einerseits und des südöstlichen Asien andererseits. Er erweist sich aber als letzter Vertreter der im Paläozoikum weit verbreiteten und verhältnismäßig formenreichen Merostomata, die anscheinend wesentlich Süßwasserbewohner waren (siehe oben, S. 181). Die Gattung selbst ist, großenteils auch in Süßwasserablagerungen, fossil bisher fast nur in Europa und Syrien nachgewiesen, also in Gebieten, die zwischen ihren heutigen Wohngebieten liegen (Stromer 1907)<sup>30</sup>.

Von Fischen bieten die Dipnoi ein besonders gutes Beispiel. Sie sind im mittleren Paläozoikum formenreich und weit verbreitet nachgewiesen (Woodward 1932, S. 100 bis 103), in der Triaszeit war auch ihre Reliktform + *Ceratodus* Ag. noch sehr weit verbreitet und häufig (Stromer 1938, S. 256, Karte) und ich konnte erst kürzlich darlegen, wie Ceratodontidae von der Jurazeit an bis in das Quartär und, wenigstens in Afrika, die Lepidosirenidae seit der Oligocänzeit immer mehr an Verbreitung verloren haben (Stromer

<sup>29</sup> Da öfters es bei Relikten so dargestellt wird, als hätten sie sich in ihre Refugien zurückgezogen, erwähne ich ausdrücklich, daß sowohl bei den + Anthracotheriidae wie bei + *Dinotherium* nachgewiesen ist, daß sie bereits zur Zeit ihrer weiten Verbreitung auch in den betreffenden Refugialgebieten lebten (Colbert 1935, S. 267 bis 275; Stromer 1938 a, S. 23). Im Falle der + Hyaenodontidae und des + *Hipparion* ist dieser Nachweis wohl nur deshalb noch nicht erbracht, weil alttertiäre Säugetierfaunen Vorderindiens und altpliocäne Zentral- und Ostafrikas noch nicht bekannt sind.

<sup>30</sup> Seit meiner Zusammenstellung ist außerhalb von Deutschland meines Wissens nur L. Woodwardi Watson in marinem Unteroolith (mittlerer Jura) Englands gefunden worden.

1938, S. 254 bis 256, Karte). So wird verständlich, daß heute nur noch *Epiceratodus* Teller in zwei benachbarten Flüssen Queenslands, *Protopterus* Owen im tropischen Afrika und *Lepidosiren* Natterer in den Tropen Südamerikas artenarm vorkommen. Auch der Clupeide *Diplomystus* Cope darf hier wohl erwähnt werden. Denn er lebt jetzt nur in einigen Flüssen von New South Wales und Chile, also in Australien und Südamerika, ist aber fossil sowohl in der oberen Kreide wie noch im Tertiär weit verbreitet, und zwar auch in der Alten Welt nachgewiesen (Woodward 1932, S. 155). Die Stadien seines Rückganges lassen sich allerdings noch nicht verfolgen.

Verhältnismäßig zahlreich sind Fälle bei den Säugetieren. Die flußbewohnenden Zahnwale, Platanistidae, leben heute nur in Südamerika, *Stenodelphis* Gerv. und *Inia* d'Orb., Vorderindien, *Platanista* Cuvier, und China, *Lipotes* Miller (Weber II 1928, S. 392). Vorläufer sind aber auch im Jungtertiär Europas und Nordamerikas häufig (Abel in Weber II, 1928, S. 407). Ferner sind die niedersten Monodelphia, die Insectivora *Zalambdodonta*, typische Relikte, teils auf Inseln beschränkt, *Centetidae* auf Madagaskar, *Solenodon* Brandt auf die Antillen, teils auf Südafrika und das tropische Westafrika, *Chrysochloris* Cuvier und *Potamogale* du Chaillu. Vorläufer sind nun nicht nur bereits in der oberen Kreide der Mongolei gefunden (Gregory et Simpson 1926; Simpson 1928), sondern auch im Alttertiär Nordamerikas (Matthew 1913; Schlaikjer 1934; Scott and Jepsen 1936, S. 10 bis 13), ein Beweis, daß sie in früherer Zeit auf den nördlichen Festländern verbreitet waren. Wenn man sie nur äußerst selten und im Süden überhaupt noch nicht fossil nachgewiesen hat, so erscheint dies bei ihrer fast stets sehr geringen Größe und dem Stande der Erforschung des Südens wie in anderen, entsprechenden Fällen als so gut wie selbstverständlich.

Ähnlich verhält es sich mit den Prosimiae, die, allerdings einigermaßen formenreich auf Madagaskar, formenarm im tropischen Afrika und ganz vereinzelt, *Tarsius* Storr, auch im Malaiischen Archipel leben (Weber II, 1928, S. 734, 739, 753), im Alttertiär aber formenreich sowohl in Europa wie in Nordamerika gefunden worden sind (Abel in Weber II, 1928, S. 739 bis 743, 753 bis 760). Auf *Tapirus* L., die Tragulidae und Elephantidae hinzuweisen, genügt wohl, mit der Bemerkung, daß die Tragulidae immer auf die Alte Welt beschränkt waren. Die Elephantidae sind übrigens zugleich ein Beispiel sehr raschen Rückganges, denn noch während der jüngeren Diluvialzeit waren sie auf allen drei altweltlichen Festländern sowie in Nordamerika bis hoch in den Norden verbreitet. Die Camelidae endlich sind dadurch bemerkenswert, daß ihre Relikten jetzt einesteils im Westen und Süden Südamerikas, *Lama* G. Cuvier, andernteils in Zentralasien, *Camelus* L., leben, während ihre mannigfaltigeren Vorfahren im Alttertiär und Miocän ausschließlich in Nordamerika nachzuweisen sind, wo sie in der Diluvialzeit ausgestorben sind. Erst im Diluvium sind Lamas in Südamerika zu finden (Scott 1937, S. 327 bis 347). Dagegen waren Camelidae in der Alten Welt bereits während der Pliocänzeit weit verbreitet (Matthew 1915, S. 244), sogar schon in Nordafrika (Stromer 1916, S. 460). Aber auch dort sind sie anscheinend wieder ausgestorben und erst der Mensch hat sie wieder eingeführt (Hilzheimer und Heck 1925, S. 47/8).

## Satz 13

*Neben allmählichem Auftauchen, Blühen und Schwinden von Tiergruppen bis -arten findet sich öfters auch plötzliches Entfalten und Vergehen.*

Während das Erstere die Regel bildet, wie genauere Darstellungen der Geschichte aller möglichen Gruppen und fossilreicher Schichtfolgen zeigen, sind in Werken über Erdgeschichte Fälle kurzer Blütezeiten mancher Tiergruppen bis zu den Arten herunter nicht selten erwähnt, besonders wenn von Leitfossilien die Rede ist. Nun liegt nahe, hierzu auf die Lückenhaftigkeit der Überlieferung und unserer derzeitigen Kenntnisse zu verweisen, über die ich mich kürzlich besonders verbreitet habe (1940 a; 1941). Man braucht z. B. nur daran zu erinnern, daß die + *Blastoidea* bis zum Perm ganz formenarm und selten geworden erschienen, bis sie neuerdings in erstaunlicher Menge und Mannigfaltigkeit noch im oberen Perm von Timor nachgewiesen wurden (Wanner 1940, S. 220 bis 223). Aber es handelt sich in diesem Falle doch anscheinend nur um eine örtliche, letzte Nachblüte. Es ist ja gar nicht daran zu zweifeln, daß im Sinne meiner erwähnten Ausführungen (1940 a, S. 270, 272/3; 1941, S. 12) über zunächst örtlich beschränktes Auftreten noch dazu wenig ansehnlicher und gestaltenarmer Gattungen wie wiederum örtlich beschränktes Überdauern von Relikten die Vorläufer und letzten Vertreter vieler Gruppen, die völlig unvermittelt aufzutauchen und zu verschwinden schienen, noch nachgewiesen werden. Diese Befunde werden jedoch das Wesentliche der in Frage stehenden Sätze nicht ändern, daß nämlich manche Tiergruppen auffällig rasch und stark aufblühten und oft ebenso schnell, geologisch gesprochen, zurückgingen. Ich erörtere im folgenden nur kurz einige besonders bemerkenswerte Fälle <sup>31</sup>.

Unter den Foraminifera waren die + *Fusulinidae* im Unterkarbon selten, im Oberkarbon und Perm aber massenhaft und formenreich auf der Nordhalbkugel sehr weit verbreitet (Koken 1907, Karte; Galloway 1933, S. 388 bis 411, 389; Kahler 1939, S. 210, Kärtchen), dann sind sie aber völlig verschwunden. Ganz ähnlich verhält sich + *Camarina* Brugière (= *Nummulites*; *Nummulitidae*), die zwar wahrscheinlich schon in Jura und Kreide vorkommt <sup>32</sup>, aber hier jedenfalls ganz selten ist, während der Eocänzeit im Gebiete des Tethysmeeres und seiner Nebenmeere zusammen mit ihren Verwandten + *Assilina* d'Orb. und *Operculina* d'Orb. massenhaft, formenreich und manchmal in ganz erheblicher Körpergröße eine gewaltige Rolle spielte, während der Oligocänzeit aber schon zurücktrat und in der Miocänzeit ausgestorben ist (Stromer 1912, Abb. 42, Kärtchen; Galloway 1933, S. 312 bis 321, 413).

Im Gegensatz dazu spielten die paläozoischen + *Tabulata* zwar ebenfalls zeitweise eine ziemliche Rolle und waren noch zur Permzeit in Timor formenreich (Gerth 1921, S. 30), starben jedoch dann während des Mesozoikums ganz allmählich aus. In + *Beaumontia inopinata* Reuß (+ *Chaetetidae*) ist im Miocän von Java noch eine letzte, einzelne Reliktform nachgewiesen, wie auf S. 25 schon erwähnt wurde.

<sup>31</sup> Plötzliches, reiches Entfalten von Tiergruppen, insbesondere von Malacostraca und Vertebrata hat u. a. Beurlen (1930) behandelt, aber z. T. nicht mit der für gesicherte Ergebnisse nötigen Sorgfalt; z. B. geht es nicht an, unter Reptilordnungen, die zur Zeit der unteren Trias ihren Ausgang genommen haben sollen (a. a. O., S. 496), die + *Ornithischia*, + *Pterosauria* und *Crocodylia* zu nennen, denn spärliche Reste der ersteren kennt man erst aus der oberen Trias, höchst seltene der + *Pterosauria* aus dem unteren und älteste *Crocodylia* gar erst aus dem oberen Lias (Woodward 1932, S. 394/5, 417, 358). Wenn auch gewiß noch ältere Vertreter dieser Ordnungen sich finden werden, ist doch noch kein Beweis dafür zu erbringen, daß sie plötzlich am Beginn der Triaszeit auftauchten.

<sup>32</sup> In der oberen Kreide des mittleren Amerika gefundene Gehäuse, + *Camarina dicksoni* Palmer und + *C. cubensis* Palmer, sind allerdings nach Barker (1939, S. 326/7) in ihrer Zugehörigkeit fraglich.

Die + Graptolithi wiederum blühten mit ihrer Unterordnung + Dendroidea an der Untergrenze des Silurs plötzlich auf, spielten dann mit der Unterordnung + Graptolithoidea während der Silurzeit weit verbreitet eine sehr große Rolle, wurden in der Devonzeit immer seltener und formenärmer und sind im Karbon nur in äußerst seltenen Relikten der + Dendroidea nachgewiesen. Diese gehören sehr langlebigen und keineswegs besonders spezialisierten Gattungen an, + Dictyonema Hall und + Callograptus Hall (Bulman 1938, S. 14, 16, 17, 51). Beispiele sehr allmählichen Aussterbens mit letzten Vertretern, die weder in der Form noch in der Größe spezialisiert erscheinen, sind auch die + Conulariida (Boucek 1939, S. 129) und die + Orthoceratidae, die beide in der Triaszeit, und zwar letztere noch vor deren Ende erloschen sind (Broili 1924, S. 520/1; Diener 1915, S. 338 bis 344). Auch die Brachiopoda sind hier zu erwähnen, denn bei ihren Familien ist schon mehrfach ein ganz allmählicher Niedergang bezeugt; z. B. waren die + Spiriferidae nach ihrer in das mittlere Paläozoikum fallenden Blütezeit noch zur Perm- und Triaszeit in mehreren Gattungen verbreitet. Aus dem unteren Jura aber kennt man nur noch zwei Gattungen, + Spiriferina d'Orb. und + Suessia Desl., von welchen wenigstens die erstere im unteren und mittleren Lias in einer Anzahl von Arten verbreitet nachgewiesen ist. Als letzten Vertreter aber fand man im oberen Lias Württembergs und Englands nur noch + Spiriferina villosa (F. A. Quenstedt 1858, S. 182, 257) und + Spilminstoriensis Davidson (1851, S. 26), ganz kleine, seltene Formen.

Im Gegensatz dazu sind die + Rudistae erst von der mittleren Kreide an bekannt, waren aber bereits in der jüngeren Kreidezeit im Gebiete des Tethysmeeres sehr häufig und weit verbreitet (Dacqué 1915, Fig. 75, Kärtchen). In der Maastricht-Stufe sind sie noch häufig (Klinghardt 1935, S. 23 bis 30), im Danien aber anscheinend nur mehr örtlich, in Katalonien (Stromer 1912, S. 311; Klinghardt 1935, S. 26). Die + Clymenioidea, auf das oberste Devon der Nordhalbkugel beschränkt, hier aber öfters häufig und formenreich (Broili 1924, S. 546/7), sind ein noch besseres Beispiel besonders plötzlichen Erscheinens und Verschwindens. Bei den + Belemnitidae, die öfters auch in diesem Sinne angeführt werden, z. B. von Schindewolf (1937, S. 175), weil sie vom unteren Jura an bis in die obere Kreide so häufig, verbreitet und formenreich zu finden sind, daß sie sehr gute Leitfossilien darstellen, kennt man aber immerhin in den + Aulacoceratidae der Trias nicht sehr häufige Vorläufer (Diener 1915, S. 17 bis 26; Broili 1924, S. 602), im Danien nur noch wenige + Belemnitidae und im Eocän einige wenige Relikten, die nur örtlich nachgewiesen und sehr selten, zugleich auch spezialisiert sind, + Bayanotheutis Mun. Chalmas und + Styracotheutis Crick (Broili 1924, S. 607; Stolley 1928). Die + Ammonoidea endlich sind dadurch höchst bemerkenswert, daß sie in der Trias ungemein formen- und individuenreich vorkommen, an deren Ende aber unter Bildung von aberranten Formen bis auf die eine Familie der + Phylloceratidae ausgestorben sind, dann sehr rasch aufblühten, und zur Senonzeit wieder unter Bildung aberranter Formen zurückgegangen und im Danien mit nur wenigen, hochspezialisierten Formen endgültig ausgestorben sind (Broili 1924, S. 595 bis 597).

Ein Bild plötzlichen Aufblühens scheinen auch die Echinoidea Irregularia zu bieten, die im mittleren Jura in ziemlicher Mannigfaltigkeit gefunden sind, während man aus dem unteren nur seltene Exemplare ganz weniger Gattungen und Arten kennt. Hier liegt aber ziemlich sicher nur eine Wissenslücke vor, denn unterjurassische Seeigel sind bisher fast nur in Europa nachgewiesen und gerade von Irregularia zwei, sich ganz fernstehende Gattungen, + Pygaster Ag. und + Galeropygus Cotteau. An Seeigeln reiche Ablagerungen dieser Zeit sind überhaupt noch nicht gefunden (Deecke 1928, S. 420)<sup>33</sup>. Beispiele sehr allmählichen Aussterbens unter den Wirbellosen sind schließlich die während des Altpaläozoikums blühenden + Trilobita und + Gigantostraca. Erstere sind zuletzt im Perm nur noch durch die kaum besonders spezialisierten, wenig formenreichen und kleinen + Proëtidae, letztere durch den ungewöhnlich langlebigen, ebenfalls weder großen noch spezialisierten + Eurypterus Dekay nachgewiesen. Die Merostomata überhaupt waren nur im Paläozoikum formenreich und lebten von der Trias an nur noch in dem Relikten Limulus Müller bis heute fort, wie bei Satz 12 auf S. 26 schon hervorgehoben worden ist. Hier handelt es sich aber um eine spezialisierte Form und, wie es scheint, um ein allmähliches Größerwerden im Laufe der Zeiten, ohne daß aber etwa die Größe der Riesen unter den + Gigantostraca erreicht würde. Bei Satz 14 ist darüber noch mehr zu sagen.

<sup>33</sup> Über langsames und plötzliches Verschwinden, besonders von Wirbellosen siehe auch Deecke 1926, S. 253/4!

Sehr wechselnd ist auch das Bild, welches die Wirbeltiere bieten. Unter den Fischen kennt man mehrere Beispiele sehr allmählichen Niederganges, z. B. die +Hyodontidae. Sie waren während des jüngeren Paläozoikums und älteren Mesozoikums formenreich und nicht selten (Woodward 1932, S. 65 bis 71), würden in der Kreidezeit seltener und scheinen, wie auf S. 25 erwähnt worden ist, im Alttertiär Australiens in einer Reliktenform noch vertreten zu sein (Stromer 1927, S. 9, 10, 32). Von den +Palaeoniscidae kennt man aus dem Unterdevon nur zwei Gattungen, +Cheirolepis Ag. und +Stegotrachelus A. Smith Woodw., dann wurden sie häufiger, so daß sie während der Karbon- und Permzeit mit den verwandten +Platysomidae zusammen eine herrschende Rolle spielten. Aber schon während der Triaszeit war diese nur noch sehr bescheiden und als letzte Relikten kennt man aus dem oberen Jura und dem Wealden Europas lediglich +Coccolepis Ag. in seltenen, ganz unscheinbaren Angehörigen (Woodward 1932, S. 116 bis 123, 184). In schroffem Gegensatz dazu steht, daß man +Lepidostei nur in einem artenarmen Vertreter, +Acetrophorus Traquair, im Perm Europas gefunden hat, während die Ordnung in der Triaszeit sogleich sowohl im Meere wie im Süßwasser herrschend war (Woodward 1932, S. 127 bis 132, 184; Stromer 1925, S. 354).

Wenn es ferner zwar nicht richtig ist, daß die triassische Fischfauna noch einen paläozoischen Charakter trug, wie Arambourg (1935, S. 27) meinte (Deecke 1927, S. 197), so hat dieser doch bewiesen, daß die unterjurassische der europäischen Meeresteile ein plötzliches Erscheinen zahlreicher, neuer Formen und ein Verschwinden anderer zeigt (Arambourg 1935, S. 28/9). Allerdings kann man es wohl, wenigstens z. T., auf unsere räumlich noch zu sehr beschränkte Kenntnis triassischer wie liassischer Fischfaunen zurückführen (Arambourg 1935, S. 30). Zur Zeit der mittleren Kreide erfolgte dann ein rascher Niedergang der Lepidostei sowie der Amioidei und ein entsprechendes Aufblühen der Teleostei, die vorher, während der Trias-, Jura- und älteren Kreidezeit, nur in den kleinen +Leptolepidae Vorläufer hatten (Deecke 1916, S. 367/8; 1927, S. 187; Stromer 1925; Woodward 1932, S. 147 bis 149). Es ist aber keineswegs so, daß die Ganoidfische nach der mittleren Kreidezeit rasch ausgestorben wären, denn bekanntlich leben Relikte heute noch, übrigens bis auf die marine *Latimeria* I. L. B. Smith (Coelacanthidae) nur auf der nördlichen Halbkugel, und es läßt sich deren allmählicher Rückgang von jener Kreidezeit an schon einigermaßen verfolgen (Stromer 1925)<sup>34</sup>.

Die +Labyrinthodonti sind dagegen ein Beispiel sehr raschen Aussterbens. Denn man hat sie in der Trias noch formenreich und sehr weit verbreitet nachgewiesen, in der germanischen in allerdings wenigen Vertretern sogar noch in den jüngsten Schichten (M. Schmidt 1938, S. 119, 120), in Spitzbergen sogar in marinen Ablagerungen (Wiman 1914; 1916; Frebald 1935, S. 60, 61), in der Cynognathus-Zone Südafrikas (v. Huene 1940, S. 260/1), in den Hawkesbury-Schichten Ostaustraliens (v. Huene 1940, S. 285), seltener in den Malerischichten Vorderindiens (v. Huene 1940, S. 273) und in Nordamerika (Hay 1929, S. 836 bis 839). Im Jura fand man noch keine.

Besonders viel erörtert ist das Ende der mesozoischen Reptilherrschaft, aber wirklich genaue Angaben sind bezeichnenderweise darüber nicht zusammengestellt worden. Deshalb lohnt sich, meinen diesbezüglichen kurzen Angaben (1912, S. 311/2)<sup>35</sup> solche folgen zu lassen, besonders wo neuere Literatur über bestimmbar Resten vorliegt.

Was marine Reptilien anlangt, so ist über die fast nur unterkretazischen +Dolichosauridae und die nur oberkretazischen +Mosasauria kaum Weiteres zu bemerken, als daß letztere noch im Obersenon (Maastricht-Stufe) gut vertreten sind, während aus dem Danien nur +*Mosasaurus mosasauroides* (Gaudry), eine nicht besonders spezialisierte Form aus Südwestfrankreich beschrieben ist (Dollo 1924, S. 201 bis 205). Von den marinen Testudinata aber ist bemerkenswert, daß zwar eine ganze Anzahl von Gattungen mit dem Ende der Kreidezeit verschwunden ist, andere im ältesten Tertiär neu erschienen sind (Woodward 1932, S. 314 bis 318), daß aber +*Allopleuron* Baur, das der känozoischen *Chelone* Brogniart nahesteht,

<sup>34</sup> Bemerkenswert ist, daß die marinen +Pycnodontidae erst am Ende der Eocänzeit ausgestorben sind (Stromer 1925, S. 352, 365) und daß man von dem in der oberen Kreide noch weit verbreiteten Dipnoer +*Ceratodus* Ag. einen letzten Vertreter aus der Fort-Union-Stufe, also aus der obersten Kreide Nordamerikas kennt (Stromer 1938, S. 257).

<sup>35</sup> Auch das Aussterben einiger mariner Wirbelloser habe ich dabei erwähnt.

schon im Maestrichien aufgetreten ist (Rüschkamp 1926). Von den marinen Crocodilia wiederum haben die hauptsächlich jurasischen + Teleosauridae in + *Dyrosaurus* Pomel sogar noch einen Relikten im ältesten Tertiär Westafrikas gehabt (Woodward 1932, S. 356 bis 359).

Von + Plesiosauria, die noch zur Senonzeit häufig, weit verbreitet, stattlich und formenreich waren (Woodward 1932, S. 294/5), kennt man einen kleinen, aber in den Wirbeln spezialisierten Relikten, + *Leurospondylus ultimus* Brown (1913), aus der fluviatilen Edmonton-Stufe Albertas (Kanada), also noch aus der obersten Kreide, jedoch als Süßwasserbewohner. + Ichthyosauria dagegen waren zwar noch in der älteren Kreidezeit weit verbreitet und formenreich, aber aus der jüngeren kennt man nur wenige, in sehr dürftigen Resten und daher nicht näher bestimmbar (v. Huene 1922, S. 94 bis 97).

Bei Reptilien, die Süßwasser und z. T. wohl auch brackisches bewohnten, ist die Obergrenze des Mesozoikums weniger scharf. Denn von Rhynchocephalia kamen dieselben Gattungen der + Champsosauridae in der obersten Kreide und im Paläocän Nordamerikas und Westeuropas vor (Woodward 1932, S. 326) und von Testudinata ist sowohl *Trionyx* Geoffroy (Hay 1930, S. 108 bis 110) wie *Podocnemis* Wagler (*brasiliensis* Stäsche 1937) schon in der oberen Kreide nachgewiesen. Bei Crocodilia aber kann zwar, wie auf S. 11 ausgeführt wurde, von einem Nachweis der Gattung *Crocodylus* Laurenti selbst schon in dieser Zeit noch keine Rede sein, Tomistominae jedoch waren bereits im Senon der Nordhalbkugel verbreitet, + *Thoracosaurus* Leidy (Woodward 1932, S. 364/5), und umgekehrt scheinen letzte + Pholidosauridae noch im ältesten Tertiär Westafrikas vertreten (Ebenda, S. 359), wobei allerdings + *Congosaurus bequaerti* Dollo in seiner Zugehörigkeit fraglich und in marinem Paläocän gefunden ist.

Unsere Kenntnis von fliegenden Wirbeltieren ist selbstverständlich ganz besonders lückenhaft und vom Zufall abhängig. Immerhin ist bemerkenswert, daß allerdings äußerst dürftige Reste von + Pterosauria noch aus der obersten Kreide Europas erwähnt werden (v. Nopcsa 1923, S. 103; 1924, S. 81), ebenso wahrscheinliche letzte Vertreter von bezahnten Vögeln, + *Cimolopteryx* Marsh und nov. g. indet. aus der oberkretazischen Lance-Stufe Nordamerikas (Lambrecht 1933, S. 586/7). Andererseits ist aus der wenig älteren Belly-River-Stufe ein ältester Rest eines zahnlosen, dabei eigenartigen und nicht kleinen Vogels, + *Chaetognathus collinsi* Sternberg (1940) beschrieben worden, ein Beweis, daß zahnlose Vögel schon vor Beginn des Känozoikums vorhanden waren<sup>26</sup>.

Am bemerkenswertesten ist das Ende der + Dinosauria. Seit Simpson (1932) widerlegt hat, daß Reste von solchen noch mit alttertiären Säugetier-Resten zusammen in Patagonien vorkommen, ist nirgends ein Dinosaurier in tertiären Ablagerungen nachgewiesen worden (Simpson 1932; 1937, S. 29). Dagegen ist immer wieder festgestellt worden, daß solche noch zur Zeit der oberen Kreide weltweit verbreitet und teilweise sehr häufig und formenreich waren (Woodward 1932, S. 426/7; Stromer 1934, S. 67). Abgesehen von + Sauropoda sind alle Gruppen: + Theropoda, + Coelurosauria, + Ornithopoda, + Stegosauria und + Ceratopsia in der obersten Kreide Nordamerikas noch vertreten. Die + Sauropoda allerdings waren bereits während der Kreidezeit stark im Abnehmen und sind dort in deren jüngsten Schichten nur in seltenen, fraglichen Resten vertreten (Lull 1924, Tabelle Fig. 21, S. 251, 275); in Europa aber sind solche Reste, wenn auch gleichfalls dürftig, immer noch etwas häufiger (v. Nopcsa 1923, S. 107/8; Stromer 1934, S. 67). Mit ihnen zusammen sind hier auch Reste von unbestimmbaren + Theropoda sowie dürftige von + Ornithopoda, + *Orthomerus* Seeley, und von + Stegosauria, + *Struthiosaurus* Bunzel, gefunden worden (v. Nopcsa 1923, S. 106 bis 108). In Nordamerika sind besonders in der Belly-River-Stufe Vertreter der genannten Gruppen häufig, die in gewaltiger Größe oder auch in besonderen Skelettmerkmalen hochspezialisiert sind. Es ist auch beachtenswert, daß in der ein wenig jüngeren Lance-Stufe, abgesehen von dem riesengroßen Theropoden + *Tyrannosaurus rex* Osborn nur weniger stattliche oder spezialisierte Formen sich finden (Lull 1924, S. 273/4), und daß auch keine solche Mannigfaltigkeit mehr nachzuweisen ist.

Schließlich verdient auch das Verhalten der Säugetiere an der Obergrenze des Mesozoikums eine kurze Besprechung, da diesbezüglich neuerdings manches besser geklärt worden ist. Während Säugetiere im Meso-

<sup>26</sup> Neben den sehr gut bekannten Skeletten bezahnter Vögel sind aus dem oberkretazischen Niobrarakalk Nordamerikas zwar auch noch andere Vogelreste beschrieben worden, auch einige wenige aus der oberen Kreide Schwedens, aber all diese sind äußerst dürftig, und es besteht kein Beweis, daß sie unbezahnten Vögeln angehören.

zoikum sehr selten und in dürftigen, allermeist sehr kleinen Resten fast nur fremdartiger Formen nachgewiesen sind, tritt plötzlich im Paläocän eine Fülle weitverbreiteter Vertreter modernerer, z. T. heute noch lebender Ordnungen uns entgegen (Simpson 1937). Es ist jedoch gelungen, von Didelphidae wenigstens in der Belly-River-Stufe, also schon in der obersten Kreide Nordamerikas, einige dürftige Reste zu finden, + *Eodelphis cutleri* A. Smith Woodw. (Simpson 1930), und in der oberen Kreide der Mongolei, in der Djadochta-Stufe, sogar Schädel von *Monodelphia*, von niederen Insectivora *Zalambdodonta*, + *Deltatheriidae* und + *Zalambdalestes lechei* Gregory et Simpson (1926; Simpson 1928). Andererseits kamen Relikten der mesozoischen + *Multituberculata* noch im ältesten Tertiär Nordamerikas und Westeuropas vor (Simpson 1937) und als letzter Vertreter + *Eucosmodon ultimus* Granger et Simpson (1929, S. 652) sogar noch in der untereocänen Wasatch-Stufe Nordamerikas. Übrigens finden sich auch jüngste + *Deltatheriidae* noch im Unter- und Mitteleocän Nordamerikas, + *Didelphodus* Cope und + *Phenacops* Matthew (Simpson 1928, S. 7).

Die obigen Angaben über Umwälzungen in der Wirbeltierwelt am Ende des Mesozoikums sind natürlich noch sehr unvollständig, denn an bestimmbareren Wirbeltier-Resten reiche Ablagerungen der obersten Kreide, des Danien, und des ältesten Tertiärs, des Paläocäns, sind bisher nur in Nordamerika und Westeuropa nachgewiesen und auch hier sind wir über rein marine noch sehr ungenügend unterrichtet. Vor allem sind Vorläufer wie Relikten der in Betracht kommenden Gruppen, soweit sie nur örtlich verbreitet waren, uns gewiß bisher nur ganz ausnahmsweise bekannt, und es werden solche noch reichlich entdeckt werden, wenn noch wenig durchforschte Gebiete erschlossen sind. Trotzdem läßt sich jetzt schon einwandfrei feststellen, daß die Verhältnisse sehr mannigfaltig waren und daß von einem allgemeinen, plötzlichen Umschwung ganz am Ende des Mesozoikums keine Rede sein kann; z. B. erfolgte er bei den marinen Teleostomi und Lacertilia, wenigstens in dem Gebiete des Tethysmeeres, seiner Nebenmeere und des mittleren Atlantischen Ozeans bereits in der Mitte der Kreidezeit, also kurz nach dem der Landpflanzen. Damit stimmt einigermaßen überein, daß die + *Ichthyosauria* wie die wahrscheinlich amphibisch lebenden + *Sauropoda* schon um diese Zeit stark abgenommen haben. Die + *Plesiosauria* blühten aber noch zur Zeit der jüngeren Kreide und andere Gruppen der + *Dinosauria* sogar noch der jüngsten. Sie erscheinen dann in der Tat so plötzlich ausgestorben wie monodelphe Säugetiere bereits zur ältesten Tertiärzeit herrschend hervorgetreten sind. Bei diesen Landbewohnern ist also der Umschwung gerade an der Grenze ein bisher fast unvermittelter. Bei Meeres- und Süßwasserbewohnern scheint er weniger schroff gewesen zu sein.

#### Satz 14

*Riesen traten gewöhnlich zur Zeit des Höhepunktes einer Tiergruppe oder danach auf. Im allgemeinen nahm die Riesengröße seit dem Unterkambrium bis zur Gegenwart zu. Im einzelnen scheint in Stammreihen sehr häufig die Körpergröße in allerdings sehr verschiedenem Maße zuzunehmen.*

Schon Gaudry (1896, S. 53 bis 67) hat ein eigenes Kapitel der Frage der Körpervergrößerung im Laufe der Entwicklung gewidmet. Er hat dabei sehr anschaulich gemacht, indem er Riesen verschiedener Zeiten und Gruppen in gleicher Verkleinerung abgebildet hat, wie das Maß der größten Riesen seit dem Paläozoikum immer mehr zugenommen hat. Dabei hat er aber doch erwähnt (S. 62), daß die größten Reptilien im Tertiär kleiner

waren als im Mesozoikum und auf S. 65, daß jetzt auf den Festländern keine so gewaltigen Tiere mehr leben wie einstens. Depéret (1907, S. 198 bis 210) hat dann die Frage erheblich verfeinert, indem er an Beispielen von Wirbeltieren und besonders tertiären Säugetieren gezeigt hat, daß in den einzelnen Stammreihen ein Gesetz allmählicher Größenzunahme herrsche, was zuletzt zum Aussterben führe. Er hat dabei zwar ausdrücklich betont, daß selbst in ganz nahe verwandten Stammreihen das Größenwachstum sehr verschieden rasch und stark und z. T. fast gleich 0 sein könne, z. B. in der Familie der + Lophiodontidae, eine Größenabnahme aber als unwahrscheinlich erklärt, wobei er (S. 209/10) als Beispiel die Zwergelöwen aus dem Diluvium mehrerer Mittelmeerinseln als ursprünglich kleine Relikten gedeutet hat. Seine Anregung erwies sich als besonders erfolgreich, indem danach in sehr vielen Stammreihen von Wirbellosen und insbesondere von Säugetieren eine allmähliche Größenzunahme gefunden oder doch angenommen wurde<sup>37</sup>.

Es dürfen aber bei der Beweisführung gewisse Schwierigkeiten nicht verschwiegen werden. Erstlich ist selbstverständlich „Riese“ ein relativer Begriff. So ist z. B. bei den Einzelligen schon ein Nummulit von 5 bis 10 cm Durchmesser ein solcher, und der Riesenhirsch trägt zwar mit Recht seinen Namen unter den Hirschen, aber nicht im Vergleich mit gewissen, anderen Huftieren<sup>38</sup>. Bei der Tabelle II ist ferner der Fundzufall zu beachten. Es ist in manchen Fällen sehr gut möglich, daß noch größere Individuen gefunden werden als ich der Literatur entnommen habe<sup>39</sup>. Fossile Riesen lassen sich bisher bezüglich ihres Körpergewichtes und meistens auch ihres Volums nicht beurteilen und sind überdies auch selten in ganzer Größe bekannt, nur zu oft lediglich in einem unbedeutenden Bruchstücke. Es geht aber z. B. nicht an, wie Gaudry (1896, Abb. 35) ein Gehäuse von + Orthoceras und + Conularia mit Rekonstruktionen ganzer Wirbeltiere zu vergleichen. Wir wissen ja nicht, wie groß das ganze Tier war und wie weit es aus dem Gehäuse hervorragte<sup>40</sup>. Man darf jedenfalls, wie es Dacqué (1935, S. 203/4) mit Recht betont hat, exzessive Vergrößerung eines Organs nicht mit der proportionierten Größenzunahme ganzer Tiere zusammenwerfen.

Endlich hat Depéret (1907, S. 201) bereits erwähnt, daß bei Wirbellosen sich meistens zu schwer feststellen läßt, ob man Reste ausgewachsener Individuen vor sich hat<sup>41</sup>. Bei

<sup>37</sup> Insbesondere Stehlin hat in seinen gediegenen Arbeiten über alttertiäre Huftiere Westeuropas (1903 bis 1906, 1908 bis 1910) von dem „Deperétschen Gesetze“ Gebrauch gemacht. Wenn seine Stammbäume zwar selbstverständlich einen stark hypothetischen Charakter tragen, bestätigen seine Befunde doch immer wieder das Gelten der Regel auch im Kleinen.

<sup>38</sup> Pütter (1923), bei dem man Längen- und vor allem Gewichtsangaben über rezente Riesentiere findet (a. a. O., S. 219 bis 224), hat dies nicht beachtet, aber mit Recht betont, daß es vor allem wichtig wäre, das Gewicht von Riesen festzustellen. Dies könnte bei fossilen nur durch Vergleichung von Längen mit rezenten, ähnlich gebauten Verwandten geschehen.

<sup>39</sup> Bei dieser ist auch zu beachten, daß die Bekanntmachung besonders großer Fundstücke oft in kleinen Einzelveröffentlichungen, z. T. in halb oder ganz populären Zeitschriften erfolgt, was dann leicht übersehen wird.

<sup>40</sup> Ich erinnere hier nur an die wahrscheinliche Größe des + Megatheutis giganteus Schloth. im Verhältnis zu dem uns allein bekannten Rostrum und Phragmokon dieses Belemniten.

<sup>41</sup> Er selbst aber hat Limulus Müller einfach als Beispiel von Größenzunahme seit der Triaszeit angeführt (a. a. O., S. 203), was ich des Genaueren gleichzeitig auch getan habe (1907). Ich habe jedoch vorsichtig

Insekten und bei manchen Ammoniten kann man übrigens das Ausgewachsensein sicher feststellen. Ich habe aber neuerdings (1936, S. 86 bis 90) ausgeführt, daß auch bei wechselwarmen Wirbeltieren das individuelle Größenwachstum zwar im Alter stark abnimmt, doch weit über die Geschlechtsreife hinaus andauert, daß also Beurlens (1937, S. 124) gegenteilige Behauptung nur für Vögel und Säugetiere richtig ist. Dazu kommt schließlich, daß bekanntlich die individuelle Größe variiert, und zwar oft sehr stark, z. B. bei Standortsvarietäten häufig erheblich verschieden ist<sup>42</sup> und daß nicht selten Geschlechtsunterschiede sich gerade auch in der Körpergröße kundtun, z. B. besonders bei Arthropoda<sup>43</sup>. Insbesondere bei Zusammenstellen von Stammreihen sind die letzterwähnten Schwierigkeiten ernstlich in Rechnung zu ziehen.

Trotz all der so bestehenden Bedenken ist die Fülle der Beispiele aus allen möglichen Tiergruppen doch schon viel zu groß, als daß Zufall des Findens oder Verwechslungen mit Alters- und Geschlechtsunterschieden und von Varietäten mit Mutanten sie erklären könnten. Bemerkenswert ist immerhin, daß ich nach 30 Jahren meine Tabelle des Auftretens von Riesen im Verhältnis zur Blütezeit der betreffenden Tiergruppen (1912, S. 286/7) sehr wenig ändern muß, sie fast nur zu ergänzen brauche.

Wenn wir auch keineswegs so weit sind, den Fortschritt der Riesengröße von Periode zu Periode verfolgen zu können, ist ferner doch nur im wesentlichen bestätigt worden, was Gaudry, wie oben erwähnt, vor fast einem halben Jahrhundert über die Steigerung der bedeutendsten Körpergröße seit dem Beginn des Paläozoikums ausgeführt hat. Denn auch jetzt noch kennt man aus diesem höchstens Riesen von einigen Metern Länge, gewisse + Orthoceratidae, + Endoceratidae, + Gigantotraca, + Arthrodira und Dipnoi, aus dem Mesozoikum die bis über 20 Meter langen, größten Reptilien, wohl amphibisch lebende + Sauropoda, dabei die größten Landbewohner, nämlich + Theropoda wie + Tyrannosaurus Osborn von 12 Meter Länge, aus der Gegenwart aber das größte Tier, den Blauwal, *Balaenoptera musculus* L. mit bis 31 Meter Länge.

Näheres über Säugetiere bringt Diener (1916) und über Wirbellose vor allem Dacqué (1935, S. 204 bis 207). Letzterer bemerkt dabei (a. a. O., S. 207/8), daß aus rein mechanischen Gründen allergrößte Formen nur bei höheren Tiergruppen entstehen könnten, und zwar um so größere, je höher die Typen. Dies gilt aber nur für die Tierstämme, nicht für kleinere Kategorien, denn z. B. innerhalb der Arthropoda enthält die keineswegs besonders hochstehende Ordnung der Merostomata die größten Riesen, gewisse + Gigantotraca, und innerhalb der Fische die Selachii mit *Selache maxima* L. von 10 bis 12 Meter Länge und dem vielleicht, nach den Zähnen zu schließen, noch größerem *Carcharodon + megalodon* Ag. des Jungtertiärs, und unter den Teleostomi wohl die Chondrostei mit *Acipenser huso* L., der bis 9 Meter lang wird.

---

das Bedenken geäußert, daß bei den seltenen Einzelfunden auch unausgewachsene Stücke vorliegen könnten. In der Tat hat Pfannenstiel (1928 a, S. 542 bis 547) dies für eine triassische Art erwiesen. Für die Zunahme der Körpergröße von Stomatopoda, auf die ich auch hingewiesen habe (1909, S. 295, 299), gilt dasselbe Bedenken, da es sich hier ebenfalls allermeist um Einzelfunde handelt (Berry 1939).

<sup>42</sup> Siehe Dacqué 1921, S. 176!

<sup>43</sup> Siehe besonders Dacqué 1921, S. 159 bis 176!

Über die Gründe des Riesenwachstums sind wir uns übrigens nicht nur bei Wirbeltieren, wie ich schon auseinandergesetzt habe (1936, S. 85 bis 93), im unklaren, sondern auch darüber, warum überhaupt die Größe oft bei nahen Verwandten sehr verschieden sein kann<sup>44</sup>.

Meine Tabelle II, die sich leicht noch erheblich erweitern ließe, beweist jedenfalls genügend den ersten unter Nr. 14 aufgestellten Satz. Wie ich (1912, S. 284) jedoch schon betont habe, handelt es sich auch hier nur um eine Regel, nicht um ein Gesetz, wie Depéret geglaubt hat. Denn die größten + *Orthoceras* kennt man schon aus dem Untersilur, den größten Ostracoden, + *Leperditia grandis* Schrenck, aus dem Obersilur, den größten, allerdings in seiner Zugehörigkeit fraglichen Isopoden, + *Arthropleura* Jordan, und das größte Insekt, + *Meganeura* Brogniart, aus dem Oberkarbon, endlich den größten Rhinocerotiden, + *Indricotherium* Borissiak, bereits aus dem Oberoligocän, und es fehlt der Nachweis, daß zu diesen Zeiten schon der Höhepunkt der betreffenden Tiergruppe erreicht war. Auf jeden Fall darf man Riesenwachstum und Aussterben nicht so einfach in Beziehung bringen, wie es mehrfach geschieht, z. B. von Beurlen (1937, S. 124 bis 126).

Wenn in zahlreichen kleinen Stammreihen von tertiären Säugetieren als Regel eine allmähliche, wenn auch sehr verschieden starke und rasche Größenzunahme aufgezeigt wird, so stimmt dies selbstverständlich mit dem im großen oben dargelegten Befunde überein. Im einzelnen ist es aber mit der oben empfohlenen Vorsicht aufzunehmen. Denn solche Stammreihen werden aus einzelnen, in der Zeit sich möglichst lückenlos folgenden Fossilindividuen zusammengestellt. Dabei kann selbstverständlich ein *circulus vitiosus* vorliegen, indem eben infolge von Voreingenommenheit für das „Gesetz“ von vornherein nur in der Größe zunehmende Individuen eingereiht, andere einfach ausgeschaltet werden.

Depéret selbst hat aber, wie oben erwähnt, zugegeben, daß oft in nahe stehenden Stammreihen deutliche bis keine Größenzunahme erfolge, allerdings nicht, daß es auch absteigende Reihen gebe. Einfache Überlegungen und Tatsachen beweisen jedoch, daß dies unrichtig ist, denn im Falle eine noch so geringe Größenzunahme Gesetz wäre, kommt man bei gedanklicher Zurückverfolgung der allermeist sehr kurzen, uns bekannten Stammreihen zu ganz unwahrscheinlich kleinen Vorfahren. Ferner liegt bei dem oben angeführten Beispiele für gewaltigen Größenunterschied naher Verwandter nahe, daß infolge der Stockbildung bei *Siderastraea* eine stammesgeschichtlich allerdings noch nicht nachgewiesene Verkleinerung stattgefunden hat. Außerdem kommt nicht nur bei Standortsvarietäten infolge besonderer Lebensbedingungen eine Verzweigung vor, z. B. bei in Algen- oder Schwammrasen lebenden Tieren (Dacqué 1921, S. 164/5), sondern sie ist auch bei gewissen, geographischen Abarten (Rassen) anzunehmen; z. B. sind die Leporidae eine in der Holarktis, bis zum Ende der Miocänzeit anscheinend sogar nur in Nordamerika entwickelte Familie, aus welcher die Gattung *Lepus* L. erst gegen das Ende der Tertiärzeit hervorgegangen ist. *Lepus isabellinus* Crtzschm. in Nordafrika ist aber kleiner als fossile

<sup>44</sup> Als besonders auffälliges Beispiel unter den niederen Wirbellosen erinnere ich daran, daß unter den Hexacorallia gewisse rezente *Fungia*-Individuen mit bis 40 cm Durchmesser weitaus die größten sind, daß aber bei der nahestehenden, allerdings stockbildenden *Siderastraea* Blainv. die Individuen höchstens wenige Millimeter Durchmesser erreichen.

Arten, z. B. *L. + valdarnensis* Weithofer aus den obersten Pliocän Toskanas, der so groß wie *L. europaeus* L. war, und kleiner als seine europäischen, nächsten Verwandten. Es liegt nahe, hier ein Kleinerwerden anzunehmen.

Entscheidend sind aber paläozoologische Befunde. Danach ist erstlich im Großen die oft wiederholte Behauptung falsch, daß die letzten Vertreter aussterbender Gruppen besonders groß oder sonst spezialisiert sein müßten, wie bei Satz 13 für verschiedene Tiergruppen gezeigt worden ist. Ich füge noch dazu, daß nach Soergel (1912, S. 22) die geologisch jüngsten Mammute Europas kleiner waren als die normalen, eiszeitlichen und nach Deecke (1916 a, S. 21 bis 23), daß die letzten *+ Gryphaea*, *Trigonia*, *+ Inoceramus*, *+ Bellerophon*, *+ Spiriferidae* (siehe oben S. 29!), *+ Zeilleria* und *+ Ananchytes* verhältnismäßig klein waren. Endlich sind nach Balß (1924, S. 176) die jetzigen, nur in tiefem Meere lebenden Eryonidae höchstens 110 mm lang und damit kleiner als die fossilen, von welchen *+ Eryon propinquus* Schoth. aus dem oberen Jura von Solnhofen in bis 170 mm langen Exemplaren bekannt ist.

Oft sind übrigens die Riesen zugleich besonders spezialisierte Formen, so von den in der Tabelle aufgezählten *+ Camerina* in ihrem Zwischen skelett und Kanalsystem, *Hygrosoma* in der Reduktion des Hautskelettes, *+ Pachydiscus* in der starken Zerschlitung und Differenzierung der Lobenlinie, *+ Pteranodon* im Schädel und der Zahnlosigkeit, *+ Diprotodon* im Fußbau und *Balaenoptera* wie *Rhytina* in ihrer Zahnlosigkeit. Oft aber zeigen wenigstens die fossil erhaltenen Hartteile nichts Besonderes, so bei *+ Conularia inornata*, *Nautilus* cfr. *+ lineatus*, *+ Meganeura monyi* und *Carcharodon + megalodon*.

Schließlich führe ich noch die Landschildkröten-Gattung *Testudo* L. (in weiterem Sinne) an, weil deren Riesenarten auch in ihrer geographischen Verbreitung eine ganz besondere Beachtung verdienen<sup>46</sup>.

Schon während der Eocänzeit war die Gattung sehr weit verbreitet; denn sie ist in Nordamerika (*T. = + Hadrianus majusculus* Hay 1904), in Mitteleuropa (*T. + eocaenica* Hummel 1935) und in Ostasien (*T. + ulanensis* Gilmore 1931) nachgewiesen und in Südamerika und Afrika vielleicht nur deshalb noch nicht, weil deren eocäne Landwirbeltierfauna noch zu wenig bekannt ist. Dementsprechend ist bereits aus dem Obereocän Südfrankreichs eine große, aber ungenügend erhaltene *T. + phosphoritarum* Bergounioux (1935, Quercy-Phosphorit) und aus dem Unteroligocän Ägyptens, das damals eine fast noch ganz afrikanische Fauna beherbergte (Stromer 1916, S. 402 bis 405), die ungewöhnlich große *T. + ammon* Andrews (1903 Gebel-el-Quatrani-Stufe des Fajum) beschrieben und aus dem untersten Miocän Deutsch-Südwestafrikas eine Riesenart *T. sp. indet.* (Stromer 1926, S. 141, Elisabethfelder, Lüderitzland) wenigstens angezeigt. Von weiteren Riesen ist dann die allerdings nur mäßig große *T. + gigas* Bravard (1844, Stüßwasserkalk von Bournoncle St. Pierre, dépt. Haute Loire) in Südfrankreich, oberoligocänen Alters, und

<sup>46</sup> Im Gegensatz zu den sonstigen Jahreszahlen beziehen sich die hinter den folgenden *Testudo*-Arten angeführten nicht auf mein Literatur-Verzeichnis, sondern sollen nur das Auffinden der Erstbeschreibungen erleichtern. Die betreffende Literatur ist ziemlich vollständig in Szalai (1931, S. 156) und Peyer (1942, S. 46/7) zu finden, auf die ich verweise. Ausdrücklich bemerke ich, daß mir auf Reste von Extremitätenknochen bei dem jetzigen Stande der Kenntnisse Arten von Schildkröten nicht bestimmbar erscheinen. Zu der im folgenden angeführten Karte der heutigen Verbreitung von *Testudo* sind nach gütiger Mitteilung Prof. L. Müllers dahier nicht unerhebliche Ergänzungen nötig, so in Spanien, der Cyrenaika, Madagaskar, Belutschistan und im nordöstlichen Südamerika. Es wird aber dadurch nichts geändert bezüglich der hier behandelten Frage.

*T. richardi* Bergounioux (1938, Tarrega, Katalonien) mitteloligocän. Daß während der Jungtertiärzeit Riesenarten gar nicht selten waren, ist genügend bezeugt, vielleicht schon durch dicke Platten aus dem Bohnerz von Heudorf und der Molasse von Unterkirchberg, also etwa im Mittelmioocän von Südwestdeutschland, die +*Macrochelys mira* H. v. M. (1858) benannt wurden, vielleicht auch durch *T. larteti* Pictet (1835) aus dem Obermioocän von Sansan (dépt. Gers), sicher durch *T. + bolivari* Hernandez-Pacheco (Royo y Gomez 1935) aus Obermioocän von Spanien (Alcala bei Madrid und von Palencia), *T. + perpiniana* Gaudry (1887) aus dem Unter- und Mittelmioocän von Südfrankreich (Serrat an den Ostpyrenäen, Mt. Lebéron und Roussillon) und wohl auch aus dem Unterpliocän von Saloniki (Arambourg et Piveteau 1929), *T. + vitodurana* Biedermann (1862) aus dem Obermioocän der Schweiz (obere Süßwassermolasse von Veltheim bei Winterthur und bei Zürich [Peyer 1942]) und *T. + strandi* Szalai (1936) nur ganz dürftige Extremitätenreste aus dem Mittelmioocän von Nordungarn (Szurdokpuspöki). Wahrscheinlich jungtertiär sind auch Extremitätenreste von den Kanarischen Inseln (aus vulkanischem Tuffe von Teneriffa), auf die der Name *T. + buchari* Ahl (1925 und 1927) aufgestellt wurde. Daß es damals auch in Asien solche Riesen gab, bekundet *T. + schafferi* Szalai (1931) aus dem Unterpliocän von Samos, und besonders *T. (+ Colossochelys) + atlas* Falconer et Cautley (1844) aus den Siwaliks des nordwestlichen Vorderindien. Von Nordamerika endlich kennen wir *T. + brontops* Marsh (1890) aus den unteroligocänen Titanotherienschiechten von Süd-Dakota und *T. + louisekressimanni* Wark (1929) aus dem Pliocän von Florida.

Zur Quartärzeit konnten sich wegen der Eiszeiten Landschildkröten im größten Teile der Nordhemisphäre selbstverständlich nicht mehr halten. Dem entspricht ja ihre heutige Verbreitung (Dacqué 1912, Karte Taf. II a, b). Riesen waren aber trotzdem noch außerordentlich weit verbreitet, z. T. bis sie der Mensch in der Neuzeit ausgerottet hat, aber bemerkenswerterweise fast nur auf Inseln, von denen allerdings einige zur Diluvialzeit noch mit dem Festlande in Verbindung gewesen sein mögen. Es sind *T. + robusta* Leith Adams (1877) und *T. robustissima* Tagliaferro (1915), beides nur Extremitätenreste aus Felsspalten von Malta, *T. + gymnesicus* Bate (1914), Panzerstückchen und Extremitätenreste aus Felsspalten von Menorca (Balearen), *T. sp. indet.* Leith Adams (1877), ein Extremitätenknochenstück aus einer Felsspalte von Gibraltar, *T. + grandidieri* Vaillant (1885) aus Madagaskar, *T. + sumeirei* Sauzier (1892), aus Mauritius, *T. gigantea* Schweigger (1814), *elephantina* und *daudinii* Dumeril et Birron (1835) und *gouffi* Rothschild (1906) auf den Seychellen und der Aldabrainsel, also auf zahlreichen Inseln östlich Ostafrikas, und endlich *T. elephantopus* Harlan (1827), *nigrita* Dumeril et Birron (1835), und zahlreiche weitere Arten auf den Galapagos-Inseln, also westlich des nördlichen Südamerika. Aus diesem selbst ist schließlich nur *T. + elata* P. Gervais (1877) aus wohl diluvialen Schichten des unteren Amazonas zu erwähnen, wobei es sich aber nur um völlig unbestimmbare Bruchstücke handelt.

Diese in diskontinuierlicher Verbreitung bis in unsere Zeit allein überlebenden Riesen auf den letztgenannten zwei Inselgruppen haben die auf irrigen Voraussetzungen beruhende Hypothese veranlaßt, daß solche schwerfälligen, ziemlich wehrlosen Riesen nur auf entlegenen Inseln, wo keine Feinde sie bedrohten, sich entwickeln konnten, und den Tiergeographen ein unlösbares Rätsel aufgeben (Matthew 1915, S. 280 bis 282). Die tertiären Riesen-Testudo beweisen nun, daß sich solche auf den Festländern reichlich entfalten konnten, auf welchen es damals von Raubtieren wimmelte (Szalai 1938, S. 161), und daß die rätselhaften, rezenten Inselformen nur Relikten einer bis auf Australien und Südamerika fast universell verbreiteten, geologisch alten Gattung sind. Von einer Stammes- oder Ausbreitungsgeschichte der Testudo-Arten kann allerdings bei dem jetzigen Wissensstande ernstlich keine Rede sein, sind doch nur zu viele auf kaum bestimmbare Reste begründet und völlige Wissenslücken bezüglich der geologischen wie der geographischen Verbreitung noch viel zu häufig und oft sehr groß. Da aber mit manchen Riesen zusammen auch Arten von gewöhnlicher Größe gefunden sind und die Riesen in Raum und Zeit so überaus weit verbreitet waren, ist sehr unwahrscheinlich, daß sie, abgesehen von Einzelfällen, unmittelbar voneinander abstammen, wie Bourgonioux (1938 a, S. 282, 286) ohne weiteres annimmt. Es ist meines

Erachtens vielmehr anzunehmen, daß sie zu allen möglichen Zeiten von der obereocänen an und an den verschiedensten Orten aus *Tesudo*-Arten mittlerer Größe hervorgingen.

Ich habe nun bisher nur einzelne Arten oder Individuen von Riesengröße behandelt, wobei, wie schon erwähnt wurde, der Zufall des Findens selbstverständlich eine große Rolle spielt. Auf besser gesicherter Grundlage befinden wir uns, wenn wir dem im Vorwort betonten Prinzip extensiver Betrachtung folgend, ganze Gruppen wohl erhaltungsfähiger Riesen betrachten. Es gibt ja eine ganze Anzahl solcher, deren durchschnittliche Körpergröße weit über dem Durchschnitt ihrer Verwandten liegt, so daß man von Riesengruppen sprechen kann. Ich nenne hier nur Beispiele von Wirbeltieren, so die Gattung *Carchardon* Müller et Henle unter den Selachii<sup>47</sup>, die + *Sauropoda* unter den + *Dinosauria* und die + *Titanotheriidae* unter den *Perissodactyla*, endlich die *Proboscidea* unter den Huftieren. Hier erhalten wir nun das bemerkenswerte Ergebnis, daß die riesigen *Titanotheriidae* auf die Unteroligocänzeit beschränkt erscheinen, in ihr aber in Nordamerika häufig und formenreich waren, dann aber plötzlich ausgestorben erscheinen (Osborn 1929, Vol. I, Abb. 27, S. 35, S. 248/9, Vol. II, S. 754 bis 756), während die anderen Gruppen langlebig sind, denn *Carchardon* ist seit der oberen Kreidezeit und zeitweise in sehr weiter Verbreitung nachgewiesen (Woodward 1932, S. 78; Leriche 1936, S. 745/6, Karte 7 u. 8), + *Sauropoda* von der Grenze des Lias und Dogger an bis zum Ende der Kreide (Woodward 1932, S. 385 bis 394; Swinton 1934, S. 83 bis 108) und riesige *Proboscidea* vom unteroligocänen + *Palaeomastodon* Andrews an bis zu den heutigen Elefanten<sup>48</sup>). Dabei sind die + *Sauropoda* wenigstens zeitweise als sehr weit, zur Kreidezeit sogar als ziemlich universell verbreitet nachgewiesen und von den *Proboscidiern* ist dies schon genauer zu verfolgen.

Sie verbreiteten sich in der Jungtertiärzeit über Europa bis über den 50.° n. Br., in Asien bis über den 55.°, und hier sogar bis auf Inseln wie Java und Japan, und in Nordamerika bis zum 55.° n. Br. Die + *Mastodontidae* dieser Zeit waren nicht nur formenreich, sondern, wie die Häufigkeit mancher Reste bezeugt, auch in individuenreichen Arten vorhanden (Osborn 1936, S. 81 ff.). Zur Diluvialzeit findet man *Proboscidea* sogar in der Alten Welt vom Süden Afrikas und Asiens bis Finnland (63.° n. Br.) und bis zu den neusibirischen Inseln (75.° n. Br.) und in Amerika von Argentinien und Chile (37.° s. Br.; Osborn 1936, Abb. 487, S. 517, und Abb. 501, S. 536) bis zur Nordküste Nordamerikas (70.° n. Br.).

Noch das diluviale Mammuth wie die heutigen Elefanten, ehe der Mensch mit modernen Waffen sie dezimiert hat, waren auch individuenreich. Wie ich schon vor Jahren betont habe (1905, S. 126), leben endlich nicht nur die jetzigen afrikanischen Elefanten in sehr verschiedener Umwelt, sondern es ist dies auch von quartären Mastodonten Südamerikas anzunehmen. Diese Riesen waren und sind also sehr anpassungsfähig.

Man könnte nun vielleicht annehmen, daß die + *Titanotheriidae* so kurzlebig waren und plötzlich ausstarben, weil sie in ihrer Hornausbildung hoch spezialisiert wurden (Osborn 1929, I, S. 444 bis 446, II, S. 814 bis 816), aber gerade Osborn (1929, II, S. 884) hat dies mit guten Gründen abgelehnt. Außerdem waren und sind die + *Mastodontidae*, + *Dinotheriidae* und *Elephantidae* gewiß eher stärker spezialisiert in ihrem Gebiß und Schädel und

<sup>47</sup> Fossil kennt man allerdings fast nur Zähne, und dabei ist zu erwägen, daß die Zahngröße bei Selachii keineswegs in einem bestimmten Verhältnis zur Körpergröße steht; denn z. B. hat der rezente Riesenhai *Selache maxima* verhältnismäßig kleine Zähne, und *Pristis*, von dem manche Arten sehr groß sind, sogar winzige Zähnchen. Die Wirbel geben hier also besseren Aufschluß.

<sup>48</sup> Selbst die quartären Zwergelafanten der Mittelmeerinseln und des Kongo-Urwaldes stehen noch deutlich über der Durchschnittsgröße der Huftiere.

trotzdem blühten sie so lange Zeit. Zum mindesten beweisen also die + Sauropoda wie die Proboscidea, daß Riesen lange Zeit hindurch sich reich entfalten können, daß demnach Riesenwachstum nicht einfach zu raschem Aussterben führen muß.

Satz 15

*Die großen Umwälzungen in der Landpflanzenwelt gingen denjenigen in der Tierwelt, auch in der marinen, voran.*

Es ist bemerkenswert, daß von großen Umwälzungen bei den marinen Algen nichts bekannt ist. Vielmehr zeigen die Reste aus dem Altpaläozoikum keine wesentlichen Unterschiede von modernen Formen (Pia 1927, S. 134, 135; Seward 1931, S. 103 bis 109). Immerhin lassen sich bei den fossilen Kalkalgen nicht nur starke Unterschiede in der geographischen Verbreitung und in der Rolle, welche sie spielten, feststellen, sondern auch eine Modernisierung der marinen während der jüngeren Kreidezeit, also vor dem Ende des Mesozoikums (Pia 1942, besonders S. 14).

Sehr wenige und dürftige Reste von wahrscheinlichen Landpflanzen kennt man erst aus dem Obersilur (Seward 1931, S. 109, 110). Während der älteren Devonzeit aber herrschten die + Psilophytales (Seward, S. 121 bis 125); von der Oberdevonzeit an traten jedoch ziemlich unvermittelt die Lycopodiales, Equisetales, Pteridophytales und + Pteridospermophyta hervor (Seward, S. 140 bis 150, 152/3), also hauptsächlich Gruppen der Gefäßkryptogamen. Diese Flora herrschte sodann während der Karbonzeit bis in die ältere permische (Seward, S. 180/1, 266 bis 270, 274/5). Ein neuer Umschwung kam hierauf noch während der Permzeit (Seward, S. 279 bis 281, 290, 328 bis 331) mit starkem Hervortreten der Gymnospermae, was im wesentlichen bis in die älteste Kreidezeit hinein andauerte (Seward, S. 341, 383 bis 385, 397 bis 400), wo dann wieder ziemlich plötzlich die moderne Ära mit herrschenden Angiospermae begann.

Wie nun aus jedem Werke über Stratigraphie oder Paläontologie zu ersehen ist, fallen weder die ursprünglich wesentlich auf Grund von Unterschieden mariner Seichtwasserfaunen Europas gezogenen Grenzen im Paläozoikum noch die untere und obere der großen Ära des Mesozoikums mit den Grenzen zusammen, die gemäß der eben skizzierten Entfaltung der Landpflanzen gezogen werden müßten, vielmehr liegen diese Grenzen stets in späteren Zeiten. Nun ist ja die Entwicklung der marinen Tierwelt kaum mit derjenigen der Landpflanzen in Beziehung zu bringen, höchstens könnte man eine solche von Seichtwasserbewohnern mit marinen Angiospermen (Seegrass, Zostera usw.) (W. Quenstedt 1931) und in der Kreidezeit mit der oben erwähnten, aber nicht bedeutenden Änderung in der Algenflora annehmen. Aber auch was wir über die Entfaltung der Süßwasser- und Landbewohner wissen, kann man wohl mit den erwähnten Grenzen des Mesozoikums in Einklang bringen, jedoch nicht mit den etwas früher anzunehmenden gemäß der Landpflanzen.

Bei den Insekten allerdings, die bekanntlich in sehr großer Anzahl mit dem Leben auf und von Landpflanzen verbunden sind, sollte man ein Zusammenfallen mit deren einstiger Entwicklung annehmen. In der Tat schließen sich die altpermischen im wesentlichen noch eng an die oberkarbonischen an (Handlirsch 1937, S. 80 ff.), während im Gegensatz zu früherer Annahme (Handlirsch 1908, S. 1161) in jüngeren Permschichten neuerdings auch

holometabole und andere, an mesozoische Formen sich anschließende Gruppen festgestellt worden sind (Handlirsch 1937, S. 103 bis 105). Von kretazischen Insekten ist leider noch viel zu wenig bekannt, um beweisen zu können, wann der wesentliche Umschwung stattgefunden hat, der ja bereits am Ende des Mesozoikums voll erfolgt ist, wie Bernstein-Insekten aus Kanada zeigen (Carpenter 1937). Da die kretazischen Angiospermen keineswegs nur zu den anemophilen gerechnet werden, sondern teilweise auch zu solchen, die auf Insektenbestäubung angewiesen sind, wie z. B. *Magnolia* (Seward 1931, S. 404), ist die eben berührte Wissenslücke besonders schmerzlich. Es ist jedoch darauf hinzuweisen, daß die Bestimmung fossiler Blattreste nicht nur äußerst schwierig ist, sondern daß die Zurechnung selbst tertiärer zu rezenten Gattungen nicht wissenschaftlich einwandfrei gesichert erscheint (Süßenguth 1932; dagegen Kräusel und Weyland 1942).

Viel besser sind wir über Süßwasser und Land bewohnende Wirbeltiere unterrichtet. Im permischen Süßwasser herrschten noch ganz paläozoische Fische wie + *Acanthodi*, + *Ichthyotomi* und + *Palaeoniscidae*, erstere allerdings nur während der älteren Permzeit (Woodward 1932, S. 56), während von der Triaszeit an *Lepidostei*, dann auch *Amioidei* weitaus die Hauptrolle gespielt haben (Deecke 1927, S. 192, 193, 197, 198; Woodward 1932, S. 184), was bis in die ältere Kreidezeit hinein gedauert hat (Stromer 1925, S. 354). Wann hierauf in der Zeit der mittleren und oberen Kreide *Teleostei* die völlige Vorherrschaft im Süßwasser übernommen haben, ist allerdings noch nicht genau feststellbar, aber z. B. in der mittelkretazischen Baharije-Stufe Ägyptens überwiegen *Teleostei* noch keineswegs (Weiler 1935, S. 44, 45), während dies vom Beginn des Tertiärs an wohl allenthalben der Fall gewesen ist.

+ *Stegocephali* kennt man erst vom Unterkarbon an sicher (Woodward 1932, S. 232); sie waren noch bis in die jüngere Triaszeit nicht selten und sehr weit verbreitet, z. B. in Süßwasserablagerungen Deutschlands (M. Schmidt 1938, S. 119, 120) und Südafrikas (v. Huene 1940, S. 260/1). Die Reptilien, im Unterkarbon noch kaum nachgewiesen, im oberen nur örtlich in wenigen Resten (Romer 1930, S. 134 bis 139), herrschten schon zur Zeit des Perms über sie vor und erscheinen wie sie fast ganz auf das Süßwasser und Land beschränkt. Wenn nun zwar in der südafrikanischen Karrooformation die Grenze zwischen Paläozoikum und Mesozoikum keineswegs so scharf ist wie anderswo und dort schon in der *Cisticephalus*-Zone + *Cynodontia* auftauchen (v. Huene 1940, S. 257), ist doch auch dort durch das Zurücktreten oder völlige Fehlen alter Gruppen, wie der + *Therocephalia* und + *Gorgonopsia* und das Hervortreten der + *Cynodontia* wie durch das Erscheinen von + *Pseudosuchia* von der *Lystrosaurus*-Zone an (v. Huene 1940, S. 259 bis 263) der Beginn der Triaszeit deutlich angezeigt. Anderswo begann damals die Herrschaft der + *Dinosauria* sowie der Meer bewohnenden Gruppen wie der + *Ichthyosauria* und + *Sauropterygia*, was beides bis zum Schluß der Kreidezeit angedauert hat. Dort war das Ende der Reptilherrschaft sowohl auf dem Lande wie im Meere z. T. ziemlich plötzlich da, wie auf S. 30—32 des Näheren ausgeführt ist. Fast unvermittelt begann, wenigstens auf dem Lande bereits zur Zeit des ältesten Tertiärs das Reich der Säugetiere (Osborn 1910; Simpson 1937), zugleich auch das der unbezahnten Vögel (Romer 1933, S. 213)<sup>49</sup>.

<sup>49</sup> Es ist also nicht richtig, daß die Hauptumprägung der Landfaunen in der Mitte der Perioden erfolgt ist, wie Kerner-Marilaun (1934, S. 153) behauptet hat.

Nach allem fiel das erste Hervortreten von Tetrapoda nach die Zeit des ersten Umschwunges in der Pflanzenwelt, das Erstauftreten der Reptilien und Insekten allerdings vor deren zweiten Umschwung, was aber, wenigstens bei letzteren, wesentlich auf Kenntnislücken im Unterkarbon beruhen dürfte. Die Umänderung in den Reptilfaunen wie in denjenigen der Süßwasserfische fand dann an der Untergrenze des Mesozoikums statt, die Neuzeit mit herrschenden Teleostei begann endlich zwar schon vor dessen Ende, ungefähr zur Zeit der Modernisierung der Meeresalgen, die innerhalb der Tetrapoda aber erst an ihm<sup>50</sup>. Jedenfalls erscheint trotz allen neueren Wissensfortschritten und den entgegengerichteten Ausführungen Wilsers (1931, S. 168) die Richtigkeit des in Frage stehenden Satzes 15 so gesichert, daß sie im wesentlichen bestehen bleibt, auch wenn, wie zu erwarten ist, Übergänge gefunden werden, indem von plötzlich auftretenden oder verschwindenden Gruppen Vorläufer, beziehungsweise jüngere Überbleibsel sich nachweisen lassen.

Sehr beachtenswert ist übrigens, daß in einem Falle, in welchem der Umschwung innerhalb der Land bewohnenden Wirbeltiere schon genauer bekannt ist, nämlich am Ende des Mesozoikums in Nordamerika<sup>51</sup>, auch im Kleinen die Landflora etwas vorangegangen ist. Denn sie trägt in Schichten, welche noch mesozoische + Dinosauria enthalten, bereits alttertiären Charakter (Kerner-Marilaun 1934, S. 155/6 nach Knowlton).

#### Satz 16

*Jede Periode, auch jede ihrer Unterstufen, hat eine bezeichnende Lebewelt, die sich aber zwischen die vorhergehende und nachfolgende ohne allgemeine Unterbrechung einreicht.*

Näheres ist in jedem Lehrbuche der stratigraphischen Geologie, in Ausführungen über Leitfossilien (z. B. Dacqué 1934, S. 6 ff.) und in großen Zügen auch in meinem Lehrbuche (1912, S. 255 ff.) und besonders in Diener (1925) und Wedekind (1935; 1937) zu finden. Das bei Satz 8 Ausgeführte ist selbstverständlich hier von Bedeutung. Es muß aber betont werden, daß wie in der Geschichtswissenschaft die Einteilung eine schematische und auf die Verhältnisse in Europa begründet ist. Hätte sich die paläontologische Wissenschaft z. B. in Indien oder Südafrika entwickelt, so wäre gewiß keine besonders wichtige Grenze zwischen Perm und Trias gelegt worden, wie auch aus meinen Ausführungen über letzteres auf S. 40 hervorgeht.

Was Dacqué (1935, S. 226 bis 251) unter Zeitsignaturen zusammengefaßt hat, kommt hier auch in Betracht, aber fast nur für größere Zeitabschnitte, denn man muß dabei den Begriff „Gleichzeitigkeit“ ziemlich weit fassen, ebenso vielfach den Begriff „gleichartig“<sup>52</sup>.

<sup>50</sup> Von Anura und Urodela ist hier abgesehen, da unser Wissen über deren fossile Angehörige noch viel zu gering und lückenhaft ist.

<sup>51</sup> Siehe oben S. 31!

<sup>52</sup> Erscheinungen, die ich in meinem Lehrbuche (1912, S. 279/280 und 302) als „gleichsinnige Formänderungen“, Diener (1925, S. 146) als „Moden der Formbildung“ kurz erörtert und Deecke (1926, S. 257 bis 261) als „eine Art mimetischer Erscheinung“ mit Beispielen von Wirbellosen und besonders Mollusken belegt hat, und was wesentlich auf Parallelentwicklung und Konvergenz beruht, wurden von Dacqué a. a. O. als „Zeitsignaturen“ zusammengefaßt. Wie weit er dabei den Begriff der Gleichzeitigkeit nimmt (1935, S. 237), zeigt die Entwicklung des Lauffußes känozoischer Huftiere. Denn bei Equidae wurde das Einhuferstadium erst am Ende der Tertiärzeit erreicht, bei + Litopterna z. T. schon zur Obermiocänzeit, und gar

Je kürzer die Abschnitte genommen werden (Zonen, Momente), desto schwieriger und schließlich unmöglich wird die Feststellung gleichen Alters fossilführender Ablagerungen über größere Räume hin. Denn es sind dann, wie ich schon kurz erörtert habe (1940, S. 84), die zeitlichen Unterschiede in den Faunen kaum von solchen zu unterscheiden, welche nur durch Unterschiede in der Facies und der geographischen Verbreitung bedingt sind. Wenn man als Leitfossilien nicht Tiere nimmt, welche sich rasch und weit ausbreiten konnten (Zimmer 1928, S. 313/4), ist bei ganz genauer Altersgleichsetzung weit entfernter, fossilführender Ablagerungen auch zu bedenken, daß eine gewisse Zeit nötig war, bis sich eine Art oder Unterart genügend weit ausbreiten konnte (Scupin 1923, S. 373 bis 383; Kerner-Marilaun 1934, S. 158 bis 167). Steht man gar auf dem Standpunkte, daß eine neue Art durch Parallelentwicklung in verschiedenen Stammreihen hervorgehen kann, so ist überhaupt kaum zu erweisen, daß sie überall gleichzeitig erschienen ist. Eine wissenschaftliche Tiergeographie für die geologische Vergangenheit erscheint allerdings bei dieser Annahme kaum möglich und die Befunde derselben in der Gegenwart sprechen nicht für deren Richtigkeit.

#### Satz 17

*Die ältesten Faunen sind am fremdartigsten und im allgemeinen fand eine allmähliche Annäherung an die Gegenwart statt.*

Auch dies zeigt jedes Lehrbuch der Geologie oder Paläontologie und jede eingehendere Darstellung von Faunenfolgen: Seit dem Kambrium sind alle Arten und allermeisten Gattungen und Familien, auch zahlreiche Ordnungen und selbst Klassen erloschen und manche davon sind sogar in ihrer systematischen Stellung noch völlig unklar, wie bei Satz 2 auf S. 10 erörtert wurde. Je mehr man sich von da der Gegenwart nähert, desto mehr wurde mit ihr gemeinsam, vom Jungtertiär an sogar immer zahlreichere Arten. Diese Annäherung war jedoch keineswegs gleichförmig und gleichartig, wie aus den Sätzen 5 und 6 hervorgeht. Besonders deutlich sind die Unterschiede während des Känozoikums. Hier finden sich von Einzelligen und Wirbellosen bereits im Alttertiär weitaus überwiegend rezente Gattungen, von Säugetieren aber fast nur ausgestorbene, ja großenteils fremdartige Familien und Ordnungen<sup>53</sup>. Während ferner z. B. von Mollusken von der Miocänzeit an in rasch steigendem Maße noch lebende Arten auftraten, wie aus jedem Werke über Stratigraphie zu ersehen ist, nahmen von Säugetieren rezente Gattungen zur Tertiärzeit nur sehr allmählich zu (z. B. Stromer 1939) und sind noch lebende Arten nicht vor der Diluvialzeit festzustellen.

Denn vor allem tauchten höher stehende Formen und Tiergruppen erst später auf als niedrige und selbst innerhalb derselben Tiergruppen war die Angleichung an die Gegen-

---

bei Paarhufern gewann zwar die große Mehrzahl das Stadium der Zweizehigkeit mit Canonbildung zur Miocänzeit, die + Gelocidae aber hatten es bereits zur Oligocänzeit erreicht, und die Dicotylinae sind gegenwärtig erst auf dem Wege dazu. Dabei gehen die einzelnen Familien dieser Huftiere verschieden weit in die Vergangenheit zurück; es ist also nicht so, daß man, wie Dacqué meint, aus dem Besitz dieses gemeinsamen Merkmales auf gleichzeitige Entstehung schließen könnte.

<sup>53</sup> Siehe Osborn 1910; Matthew 1928!

wart eine verschieden rasche, schon da sich aus örtlichen, äußeren Umständen mehr oder minder erhebliche Unterschiede ergeben müssen. Z. B. kann die diluviale Eiszeit in den heutigen Tropen und Subtropen die an warmes Klima angepaßten Tertiärfaunen nicht so verdrängt haben wie in höheren Breiten.

Ein besonders instruktives, tiergeographisch wichtiges Beispiel ist die tertiäre Säugetierfauna Südamerikas, speziell Patagoniens, für späte, aber ungewöhnlich rasche und starke Änderung, wobei auch einleuchtende Gründe gefunden worden sind. Auf dem seit der Eocänzeit offenbar isolierten Festlande konnte sich ungestört eine sehr eigenartige und mannigfaltige Säugetierfauna entwickeln, die ihren Höhepunkt in der Obermiocänzeit hatte. Während der Pliocänzeit muß dann eine Landverbindung mit Nordamerika zustande gekommen sein, die eine Einwanderung zahlreicher, auf den Nordfestländern entwickelter Säugetiere, vor allem von Raubtieren und hochstehenden Huftieren, ermöglicht hat. Die Folge war ein rasches Aussterben sehr vieler in Südamerika endemischer Formen, insbesondere von Edentaten und Huftieren. Die Säugetierfauna der obermiocänen Sta. Cruz-Stufe Patagoniens unterscheidet sich deshalb durch sehr viele ausgestorbene Gattungen, Familien und selbst Ordnungen von Landsäugetieren viel erheblicher von geologisch jüngeren und von der Gegenwart als die obermiocänen der Nordfestländer und wohl auch Afrikas. Deshalb wurde früher ihr geologisches Alter ganz erheblich überschätzt (W. B. Scott 1937, S. 233 ff.; Simpson 1940, S. 157 bis 163).

Derartiges muß besonders in Rücksicht gezogen werden, wenn man zu tiergeographischen oder stammesgeschichtlichen Zwecken das relative Alter fossilführender Ablagerungen über weitere Entfernungen hin genau feststellen will. Hier liegt eine ganz besondere Schwierigkeit für die Stratigraphie auf Grund von Fossilvergleichen, die um so größer wird, je kleinere Altersstufen in Betracht kommen. Es beweist, daß man nicht etwa wie früher durch bloße statistische Feststellung der Zahl der ausgestorbenen Arten im Verhältnis zu derjenigen der noch lebenden die Tertiärstufen festsetzen kann. Trotzdem geht aus dem Satze 16 hervor, wie wichtig und unersetzlich die Leitfossilien zur Altersbestimmung in der Erdgeschichte sind (Stromer 1942).

#### Satz 18

*Mehrfach fand in gewissen Zeiten, aber nur in sehr weitem Sinne gleichzeitig, in oft sehr verschiedenen Tiergruppen eine gleichsinnige Entwicklung statt.*

Es ist hier das gemeint, was Plate (1928, S. 781 bis 784) homologe Evolution und Dacqué (1935, S. 226 bis 251) als Zeitsignaturen bezeichnet hat und was schon bei Satz 16 auf S. 41/2 Anm. 52 kurz erörtert worden ist. Beispiele sind außer bei Dacqué a. a. O. und an der erwähnten Stelle auch bei den Sätzen 19 und 20 zu finden. Es genügt daher wohl, wenn ich hier nur noch zwei weitere genauer bespreche, die Bildung einer völligen, knöchernen Umgrenzung der Orbita bei känozoischen Säugetieren und die Umdrehung der Siphonaldüten bei tetrabranchiatischen Cephalopoden am Ende des Paläozoikums.

Was die hintere, knöcherne Abgrenzung der Augenhöhle von der Schläfengrube, die postorbitale Spange anlangt, so ist sie, von mehreren Knochen, dem postfrontale, postorbitale und jugale, zusammengesetzt, bei den Reptilien, außer bei einigen Lepidosauria, fast stets vorhanden, sogar bei Schildkröten mit stärkster Rückbildung des Schläfendaches (Stromer 1934 a, S. 18). Sehr bedeutungsvoll ist deshalb der Befund gerade bei auch sonst besonders Säugetier-ähnlichen ausgestorbenen Formen des Perms und der Trias Südafrikas (Broom 1932). Die Spange ist nicht nur bei

einigen Formen von etwas zweifelhafter Stellung, + *Scalaposaurus constrictus* Owen (? *Therocephalia*; Broom 1932, S. 70, Abb. 23 A, C) und + *Ericiolacerta parva* Watson (1931, S. 1166, Abb. 1, 2) in der *Lystrosaurus*-Stufe, sowie + *Bauria cynops* Broom (*Bauriamorpha*; Broom 1932, S. 99, Abb. 32) in der *Cynognathus*-Stufe mehr oder weniger reduziert, sondern fehlt bei den geologisch jüngeren, am meisten Säugetier-ähnlichen + *Ictidosauria* (Broom 1932, S. 301, 315, Abb. 102 A, B, H, J) in den triassischen Red Beds offenbar schon völlig.

Dies stimmt nun damit überein, daß es auch bei den zeitlich sich anschließenden, mesozoischen Säugetieren der Fall sein dürfte, was allerdings bei der minimalen Zahl genügender Schädelkunde nur bei + *Zalambdolestes lechei* Gregory et Simpson (1926, S. 14, Abb. 13, 14), einem der ältesten und niedrigsten der *Insectivora* *Zalambdodonta* in der oberen Kreide der Mongolei, und durch einen der jüngsten der + *Multituberculata*, + *Taeniolabis* (= + *Polymastodon*) *taoensis* (Cope) (Simpson 1937 a, S. 734, Abb. 3) im Paläocän Nordamerikas ganz einwandfrei bezeugt ist. Obwohl nun auch weiterhin, im Paläocän, noch fast keine genügend erhaltenen Schädel gefunden sind, darf man auch bei fast allen Säugetieren dieser ältesten Tertiärzeit bis auf die *Prosimiae* dasselbe annehmen. Denn sie gehören sämtlich Gruppen an, bei welchen die Augenhöhle hinten weit offen ist. Bei den *Prosimiae* aber wird es erst durch den Schädel des + *Tettonius homunculus* (Cope) in den untereocänen Wasatch-Schichten von Wyoming bezeugt (Matthew and Granger 1915, Abb. 30, S. 460), daß die von Fortsätzen des frontale und jugale gebildete postorbitale Spange bereits voll ausgebildet war, wie normal für diese Ordnung.

Bezüglich der betreffenden Verhältnisse bei den rezenten Säugetieren kann ich auf die Zusammenfassung Stadtmüllers (1933) verweisen<sup>54</sup>. Aus ihr ist vor allem ersichtlich, daß bei einer ganzen Anzahl von Ordnungen die postorbitale Spange noch völlig fehlt, so bei *Monotremata*, *Marsupialia*, *Edentata*, *Proboscidea* und *Sirenia*, oder nur ausnahmsweise vorhanden ist, wie bei *Tupaiidae* unter den *Insectivora*, bei wenigen *Megachiroptera* unter den *Chiroptera*, und wenigen *Viverridae* unter den *Carnivora*. Oder sie ist nur durch einen stärkeren proc. postorbitalis des frontale vorbereitet, so bei *Leporidae* unter den *Rodentia*, bei *Dermodontidae*, *Felis* bei *Carnivora* und *Hippopotamus* unter den *Artiodactyla* *Bunodontia*. Von besonderem Interesse ist nun, bei Gruppen, die gegenwärtig oder zuletzt die Spange wohlausgebildet besitzen, also bei *Hyracoidea*, *Equidae* unter den *Perissodactyla*, + *Litopterna*, *Cetacea* und *Artiodactyla* *Selenodontia*

<sup>54</sup> Wortmann (1921) wollte bei dem rezenten *Insectivoren* *Rhynchocyon petersi* Bocage ein gesondertes Knochenstück, ein postfrontale, nachgewiesen haben. Ich fand an vier Schädelchen des *Rhynchocyon* aus Deutsch-Ostafrika, die ich durch die Güte Herrn Dr. Utmüllers aus der hiesigen zoologischen Staatssammlung erhalten habe, folgendes: Die im wesentlichen nach hinten konvexe hintere Naht der frontalia läuft jederseits auf die Mitte des sehr scharfen Oberrandes der orbita zu. Dieser aber ist durch eine sagittale Naht von dem frontale und parietale abgegrenzt. Man kann den sehr schmalen Knochen ein supraorbitale nennen, kaum ein postfrontale; denn ein solches müßte weiter hinten liegen. Jedenfalls ist der kleine, nach unten gerichtete proc. postorbitalis hier ausnahmsweise nur ein Fortsatz des parietale.

Deshalb hat v. Nopcsa (1923 a, S. 1046/7) unter Berufung auf Wortmann zu Unrecht das Wiederauftreten einer Postorbitalspange bei vielen Säugetieren als im Gegensatz zu Dollos bekanntem Irreversibilitätsgesetz angeführt. Es steht vielmehr in voller Übereinstimmung mit Dollos Ansicht, ja, kann als Beispiel dafür verwertet werden. Denn der Ersatz für die bei den Reptilien gewöhnlich vorhandene Spange, die durch völlige Rückbildung des postfrontale und postorbitale verlorengegangen ist, erfolgte eben nicht durch Neuentstehen dieser Knochen, sondern durch eine Neubildung von anderem Aufbau, durch ein sich Entgegenwachsen von Fortsätzen des frontale und jugale.

nachzuprüfen, seit wann dies nachweisbar ist, wie es bei den Prosimiae oben schon getan wurde. Dies ist allerdings dadurch sehr erschwert, daß der Jochbogen und die Spange nur in besonders günstigen Verhältnissen fossil vollständig erhalten sind.

Unter den ältesten bekannten Hyracoidea ist nach Matsumoto (1930, S. 270, Abb. 5, 6, und S. 324, Abb. 24) die Spange bei +*Geniohyus mirus* Andrews und wahrscheinlich auch bei +*Megalohyrax pygmaeus* Matsumoto noch nicht ganz geschlossen; dies ist erst bei dem unterpliocänen +*Pliohyrax graecus* Gaudry festzustellen (Forsyth Major 1890, S. 548, Taf. 1). Von Equidae hat schon das untermiocäne +*Parahippus* Leidy (Schlajkjer 1937, S. 257; Scott 1937, Abb. 251) eine geschlossene Postorbitalspange, während das noch im Obermiocän Europas häufige +*Anchitherium* H. v. M. nur einen starken proc. orbitalis des frontale besaß (Romer 1926, S. 326, Abb. 1). Bei den obermiocänen +*Litopterna* der Sta.-Cruz-Stufe ist zwar die Spange der +*Protheroheriidae* schon ganz fertig (Scott 1937, S. 562, Abb. 350), die der +*Macraucheniiidae* jedoch noch nicht (Scott 1937, S. 559, Abb. 347); dies ist erst bei den diluvialen der Pampas-Stufe der Fall. Während bei +*Archaeoceti* die orbita hinten ganz weit offen ist und auch bei oligocänen Formen noch kaum abgegrenzt (Kellog 1928, Abb. 4, 16), ist sie, außer bei +*Squalodontidae*, vom Miocän an in der für *Denticeti* bezeichnenden Weise fast völlig knöchern abgeschlossen, indem das jugale zwar ganz schwach bleibt, der proc. orbitalis des frontale und der proc. jugalis des squamosum sich aber beinahe berühren (Kellog 1928, Abb. 5, 6 und 17).

Sehr wechselnd sind endlich die Verhältnisse bei den Artiodactyla. Hier ist die orbita bei *Bunodontia* noch gegenwärtig hinten weit offen, bei den +*Entelodontidae* war sie aber schon zur Unteroligocänzeit ganz umschlossen, wie +*Archaeotherium* Leidy beweist (Peterson 1909, Abb. 4, 7 bis 9). Bei *Selenodontia* wird sie in verschiedenen Zeiten des Tertiärs völlig knöchern umgrenzt. Dies ist bei *Tylopoda* Nordamerikas in zeitlich sich folgenden Stadien zu verfolgen (Scott 1937, Abb. 205, S. 335), indem z. B. bei +*Poebrotherium* Leidy in den unteroligocänen White-River-Schichten die Spange noch nicht geschlossen (Wortman 1898, S. 111, Abb. 7 und 11, S. 115), wohl aber bei dem untermiocänen +*Gomphotherium sternbergi* Cope aus den John-Day-Schichten schon fertig ist. Bei den +*Merycoicodontidae* (= +*Oreodontidae*) aber war die Spange bereits zur Obereocänzeit völlig fertig, wie +*Protoreodon* Scott and Osborn in den Uinta-Schichten beweist (Scott 1937, Abb. 232). Wann bei den *Tragulidae* der Alten Welt dies eingetreten ist, kann ich leider nicht feststellen, da ich in der Literatur keinen präpliocänen Schädel fand, der genügend erhalten ist. Der schöne Schädel des +*Dorcatherium nau* Kaupp aus dem Unterpliocän von Eppelsheim (Broili 1923, Abb. 719) dürfte aber kaum der älteste mit fertiger Spange sein. +*Caenotherium* Bravart aus dem Oberoligocän von Chavroches (dépt. Allier) zeigt die Spange schon vollkommen ausgebildet (Hürzeler 1936, S. 24, Taf. 1, Fig. 1, Taf. II, Fig. 1), Stadien bei geologisch älteren +*Caenotheriidae* kennt man noch nicht. +*Protoceras celer* Marsh aus den White-River-Schichten (Frick 1937, Abb. 60) beweist hingegen, daß in der eigenartig spezialisierten Familie der +*Protoceratidae* die Spange schon zur Unteroligocänzeit völlig ausgebildet war, während bei den geologisch jüngeren *Antilocapridae* dies erst für das jüngere Miocän erwiesen ist (Frick 1937, Abb. 28, 28 B, 37, 37 A), was auch für die *Cervidae* Nordamerikas gilt (Frick 1937, Abb. 11, 14, 16, 22), bei denen +*Pseudoblastomeryx falckenbachi* Frick (1937, Abb. 24) im Untermiocän von Lusk (Wyoming) beweist, daß sie zu jener Zeit noch nicht ganz geschlossen war. Bei altweltlichen *Cervidae* läßt sich aber schon an einem Schädel des +*Amphitragulus lemanensis* Pomel aus dem untersten Miocän von St. Gerand le Puy trotz Fehlens des Jochbogens eine fertige Spange erkennen (Viret 1929, Taf. 22, Fig. 1). Die miocänen *Antilocapridae* endlich sind leider fast alle in so dürftigen Resten vertreten, daß sich nichts feststellen läßt, doch beweist der Schädel von „Antilope“ *clavata* (P. Gervais) aus dem Obermiocän von Sansan (Filhol 1891, Taf. 39, Fig. 6), daß zur jüngeren Miocänzeit die Spange fertig war.

Schließlich ist von besonderem Interesse, was sich bei den Primaten einwandfrei feststellen läßt, bei denen gegenwärtig bei *Tarsius* unter den Prosimiae und bei sämtlichen Simiae die orbita gegen die Schläfenrinne viel vollkommener als bei allen bisher behandelten Formen durch eine bis auf die *fissura sphenorbitalis* geschlossene Knochenwand abgeschlossen ist (Stadtmüller 1933, S. 240 bis 242). Aus der Zusammenstellung Ossenkopps (1925), in der als dankenswerte Ausnahme wenigstens kurz angegeben ist, was für Fossilreste vorliegen, kann nun ersehen werden, wie überaus wenige Schädelreste fossiler Prosimiae bekannt sind. Dazu kommt, daß selbst an sonst gut erhaltenen Schädeln gerade diese Knochenpartie meistens völlig zerbrochen

ist, so bei solchen aus dem obereocänen Phosphoriten des Quercy, wie +*Pronycticebus gaudryi* Grandidier (1904, Abb. 1, 2)<sup>55</sup> und +*Adapis parisiensis* Bl. Immerhin beweist ein von Forsyth Major (1901, Abb. 30) abgebildetes Schädelstück des letzteren, daß er eine wohlausgebildete Spange hatte, wie dies auch für den mitteleocänen +*Notharctus osborni* Gregory (1920, Abb. 49, 54, 58) und, wie oben erwähnt, schon für den untereocänen +*Tetonius homunculus* Cope gesichert ist (Matthew and Granger 1915, Abb. 30). Bezüglich der Knochenwand aber erscheint nur nachgewiesen, daß bei +*Caenopithecus antiquus* Filhol aus dem Quercy Phosphorit die Spange wenigstens zu einer Wandbildung neigte (Stehlin 1916, S. 1340, Abb. 308, 312, S. 1347/48) und daß bei +*Pseudoloris parvulus* Filhol aus dem gleichen Fundorte die allein erhaltene Schädelvorderhälfte (Teilhard 1921, Taf. I, Fig. 3) auch gerade in den Vorderteil der orbita so *Tarsius*-ähnlich war, daß vermutlich hier bereits auch die Wand ausgebildet war. Sicher ist dies aber nicht, wie gegen Ossenköpfe (1925, S. 510) ausdrücklich bemerkt werden muß.

Was endlich die höheren Primaten anlangt, so steht es mit präpliocänen Schädeln ebenso schlecht wie mit altpaläozänen der niederen. So ist die älteste, auch nicht sehr gut erhaltene Knochenwand hinter der orbita die des Platyrrhinen +*Homunculus patagonicus* Fl. Ameghino in der obermiocänen Sta. Cruz-Stufe Patagoniens (Bluntschli 1931, S. 834/5, Abb. 13, 14). Erst aus dem Unterpliocän der Alten Welt liegen wenigstens mehrere genügende Reste von Cynopithecidae vor, wie z. B. von +*Mesopithecus pentelici* A. Wagner aus Pikermi (Stromer 1912, S. 190, Abb. 173).

Obwohl infolge des mehrfach betonten anfänglichen Standes des Wissens meine Angaben über das Erstauftreten fertiger Postorbitalspangen noch erhebliche Ergänzungen und vor allem Berichtigungen im Sinne früherer Zeitansetzungen bedürfen, läßt sich doch schon als gesichert erkennen, daß das völlige Abschließen der orbita von Säugetieren in sehr verschiedene Zeiten des Känozoikums anzusetzen ist. Denn es ist für Prosimiae schon für die Untereocänenzeit festgestellt, für +*Merycoicodontidae* für die des Obereocäns, für +*Entelodontidae* und +*Protoceratidae* für die des Unteroligocäns, für die *Caenotheriidae* für die des Oberoligocäns, für die Cetacea, +*Protheriidae*, Equidae und die meisten Aritiodactyla Selenodontia aber für verschiedene Zeiten des Miocäns. Doch gab es auch damals noch Denticeti, die +*Squalodontidae*, +*Litopterna*, die +*Macrauchenidae*, und Equidae, +*Anchitherium* H. u. M., bei welchen die knöcherne Umgrenzung noch nicht fertig war. Auch gibt es noch gegenwärtig eine ganze Anzahl von Monodelphia, wo das erst angebahnt, z. B. die Leporidae und Hippopotamidae, oder kaum angedeutet ist. Was die Knochenwand anlangt, so war sie bei Vorläufern des *Tarsius* Storr vielleicht schon zur Obereocänenzeit vorhanden, bei Simiae aber erscheint sie erst von der Obermiocänenzeit an festgestellt; allerdings wohl nur infolge Wissensmangels.

Wie in dem auf S. 41/2 Anm. 52 angeführten Falle die Entwicklung darauf hinauslief, daß vielfach die Füße der Säugetiere zu rascherem Laufe geeigneter wurden, so wird hier ein besserer Schutz der Augen erzielt, und zwar bemerkenswerterweise in Gruppen, bei welchen allermeist das Sehorgan eine wichtige Rolle spielt, während das Geruchsorgan, welches bei niederen Säugetieren und bei Raubtieren ein vorwiegendes Sinnesorgan ist, mehr oder minder stark rückgebildet wurde. Da nun die Tertiärzeit auf eine Dauer von etwa 50 Millionen von Jahren geschätzt wird, handelt es sich um Zeitunterschiede von vielen Millionen von Jahren, in welchen diese wie die auf S. 41/2 angeführten Umbildungen fertig waren oder sich wenigstens anbahnten. Es gilt also, was ich dort schon betonte, daß von wirklicher Gleichzeitigkeit keine Rede ist.

<sup>55</sup> Die Angabe Stadtmüllers (1933, S. 240), daß hier die Spange noch nicht fertig war, ist daher unbewiesen.

Während in den bisher behandelten Fällen aber nur Umbildungen erörtert wurden, die lediglich bei einem Teile der Monodelphia stattfanden, ist der folgende Fall wichtiger, weil er eine durchgehende Änderung betrifft. Branco (1880, S. 39 bis 45, Taf. 9 bis 11) hat nämlich nachgewiesen, daß die Siphonaldüten, welche bei Dibranchiata, Nautioloidea (außer bei +*Nothoceras bohemicum* Barrande im Devon Böhmens), +Clymenioidea und Goniatiten zeitlebens nach hinten gerichtet sind, bei den Ammoniten sich nach vorn wenden, wobei er bei einer Anzahl letzterer zeigen konnte, daß sie sich auch hier in früher Jugend nach hinten richteten, aber dann während der Ontogenie nach vorn umdrehten. Das Wesentliche davon ist seitdem nur bestätigt worden, wie mir der beste Kenner gerade der Siphonalbildungen der Cephalopoda, Prof. Schindewolf, auf meine Anfrage hin ausdrücklich zu bestätigen die Güte hatte.

Man hält das Merkmal aber nicht mehr als systematisch so ausschlaggebend, daß man noch, wie es früher längere Zeit hindurch geschah, Retro- und Prosiphonata unter den +Ammonoidea unterscheidet. Der Grund ist, daß der Vorgang des Umdrehens nicht einfach an der Grenze von Paläo- und Mesozoikum und zwischen Goniatiten und Ammoniten stattgefunden hat.

So konnte neuerdings Böhmers (1936, S. 20, 55 und 83) bei permischen +Ammonoidea zeigen, daß die Siphonaldüten der +Pronoritidae und +Agathiceratidae sich zeitlebens nach hinten richteten, bei +Adrianitidae sich aber ontogenetisch nach vorn drehten. Er konnte sogar bei einigen karbonischen Goniatiten diese Umkehr feststellen (a. a. O., S. 73, 83), jedoch andererseits bei einigen triassischen Ammoniten: +*Owenites egrediens* (Welter) und +*Leiophyllites taramellii* Martelli, daß sie zeitlebens retrosiphonat waren. Schindewolf (1941, S. 145) hat dies für +*Owenites* bestätigt, während Böhmers (a. a. O., S. 78, 81 und 82) für andere Triasammoniten, Arten der Gattungen +*Diphyllites*, +*Arcestes*, +*Paragonides* und +*Tropites*, die ontogenetische Umkehr nach vorn zeigte. Van Voorthuysen (1940) hat in Fortsetzung der Arbeit von Böhmers auch von den untertriassischen +*Anasibirites hercinus* Waagen, +*Meekoceras planulatum* Kon. und *Kashmirites* sp. nachgewiesen, daß sie retrosiphonat waren und daß selbst obertriassische +*Phylloceratidae* wesentlich nach hinten gerichtete Siphonaldüten zeitlebens behielten, während bei den obertriassischen +*Tropitidae*, +*Arcestidae* und +*Cladiscidae* sowie bei +*Placites* Mojs. innerhalb der zweiten Windung sich die zuerst nach hinten gerichteten Siphonaldüten nach vorn richteten. Bei Jura- und Kreideammoniten aber kann man nach Voorthuysen (1940, S. 131) nicht mehr von einem anfänglich retrosiphonaten Stadium sprechen, soweit diese daraufhin genau untersucht sind.

Es haben also bereits Goniatiten des jüngeren Paläozoikums diese Umkehr besessen (Schindewolf 1934, S. 279), während sogar noch einige wenige triassische Ammoniten retrosiphonat blieben. Von einer Zeitsignatur kann man also auch hier gewiß nicht sprechen, weil sich der Vorgang über mehrere Perioden der Erdgeschichte hingezogen hat. Wie schon erwähnt, ist aber sehr bemerkenswert, daß, abgesehen von den ganz wenigen Ausnahmen, von der Trias an alle so sehr verschiedenen Ammoniten prosiphonat waren, während eine physiologische Bedeutung der Umdrehung kaum verständlich erscheint.

## Satz 19

*Eine Verringerung und zugleich stärkere Festlegung der Zahl zuerst zahlreicher und in der Zahl sehr variabler und oft gleichartiger Skelett-Teile ist die Regel. Sehr häufig wurden ursprünglich ziemlich gleichartige Skelett-Elemente dabei in Form und Größe differenziert.*

Diese Regel ist schon lange anerkannt, z. B. im System der Arthropoda, wo Formen mit vielen, gleichartigen Segmenten (Polyisomerismus, W. K. Gregory 1934) als primitiv solchen mit Cephalothorax, kurzem Abdomen und differenzierten Thoracalsegmenten (Anisomerismus, Gregory a. a. O.) gegenübergestellt wurden. Im einzelnen ist es stammesgeschichtlich auch bereits erwähnt worden, z. B. bei Fischen von A. Smith Woodward (1906, S. 276, 279, 281: Hautskelett der + Ostracodermata, paarige Stacheln bei + Acanthodi, Wirbel und Flossenstrahlen höherer Teleostei). Ich glaube aber als erster (1912, S. 282, 283) die zugrunde liegende Regel mit Beispielen aus allen möglichen Tiergruppen erwiesen, zugleich aber auch bemerkenswerte Ausnahmen hervorgehoben zu haben<sup>56</sup>.

Als Beispiele erwähne ich die + Graptoloidea, von welchen zuerst die reich und mannigfach verästelten + Dendroidea aufgetreten sind, vom Obersilur an aber einfache Rhabdosome geherrscht haben und von den + Dichograptidae zuerst irregulär und stark verästelte Formen erschienen sind, zuletzt nur solche mit wenigen, symmetrisch angeordneten Ästen sich vorfanden (Bulman 1938, S. 52 bis 54, Tab. I). Weitere Beispiele findet man in jedem Lehrbuche der Paläozoologie. Bei Echinodermata genügt hier auf die während des Paläozoikums herrschenden + Hydrophorida, + Carpoidea, + Thecoidea, + Camerata und + Fistulata sowie auf Echinozoa mit ihrer großen und sehr stark wechselnden Tafelzahl zu verweisen<sup>57</sup>. Im Gegensatz dazu stehen die erst von der Obersilurzeit an bekannten + Larviformia und + Blastoidea und die erst von der Triaszeit an hervortretenden Articulata und Euechinoidea mit wenigen, konstanten Tafelreihen.

Auch bei den Arthropoda herrschten während des Paläozoikums niedere Crustacea und + Trilobita mit sehr stark wechselnder und oft hoher Segmentzahl; Malacostraca mit geringer und fester Zahl traten erst später, größtenteils erst zur Karbonzeit, auf und wurden erst vom Mesozoikum an herrschend. Ebenso traten unter den ältesten bekannten Insekten des Oberkarbons und Perms Formen mit gestrecktem, segmentreichem Abdomen hervor, solche mit kurzem erst vom Mesozoikum an.

Von den Wirbeltieren ist bekanntlich bei bereits während des Paläozoikums häufigen Fischen, + Stegocephali und Reptilien die Zahnzahl meistens hoch und wechselt stark und der Zahnwechsel ist fast stets

<sup>56</sup> Die „Schlußbetrachtungen“ meines Lehrbuches, unter welcher leider wenig bezeichnender Überschrift diese wie andere Ergebnisse und Fragen der Paläozoologie in der gebotenen Kürze behandelt waren, habe ich noch 1912 in zahlreichen Separatabdrucken, u. a. auch an Prof. Williston, der mit mir persönlich bekannt und seit Jahren in regelmäßigem Austausch war, versandt. Er hat mir den Empfang bestätigt. Zwei Jahre danach hat er die betreffende Gesetzmäßigkeit, wie schon ich für fossile Wirbeltiere, jedoch fast nur bezüglich des Schädels und Unterkiefers in einem trefflichen Buche hervorgehoben (1914, S. 3, 21, 22, 34/5), in welchem er aber keine Literatur, also auch mich nicht, angeführt hat. Prof. W. K. Gregory, mit welchem ich gleichfalls seit langer Zeit in wissenschaftlichem Austausch stehe, hat (1935) daraufhin Williston die Priorität, gewiß in gutem Glauben, zusprechend die Regel „Willistons Gesetz“ genannt. Als ich ihm dann brieflich am 14. XII. 1936 den Sachverhalt mitteilte, hat er in seiner Antwort vom 25. I. 1937 meine Priorität sofort anerkannt und mir zugesichert, daß er dies auch öffentlich tun würde. Leider ist mir davon nichts bekannt geworden, daß dies irgendwo erfolgt ist, wohl aber habe ich auch in Deutschland „Willistons Gesetz“ angeführt gefunden. Unter den jetzigen Verhältnissen glaube ich deshalb mein Recht wahren zu müssen.

<sup>57</sup> Bei Echinozoa sind neuere Funde altpaläozoischer Seeigel mit zahlreichen Interambulacraltafelreihen zu erwähnen (Mac Bride and Spencer 1939, S. 132/3).

anscheinend unbegrenzt, auch die Zahl der zahntragenden Knochen oft erheblich und auch verschieden groß. Bereits bei manchen Gruppen permischer Reptilien begann dann die Einschränkung der Zähne auf einige Kieferknochen, zugleich auch oft eine solche der Zahnzahl selbst, ja bei gewissen + Theromorpha auch des Zahnwechsels auf einen einzigen, so bei + *Diademodon* Seeley in der Trias. Letzteres und die schon bei vielen mesozoischen Reptilien und Vögeln vollendete Beschränkung von Zähnen auf dentale, maxilla und praemaxilla wurde dann bei den erst von der obersten Trias an bekannten Säugetieren zur Regel, aber auch hier hatten noch die meisten mesozoischen eine hohe Zahnzahl. Erst vom Tertiär an bei Monodelphia erschien die Höchstzahl 44 und deren Differenzierung als Regel, so daß die Zahnformel  $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$  gilt und bei weiterer Verringerung der Zahnzahl derartige

Gesetzmäßigkeit herrscht, daß die Zahnformeln hohen systematischen Wert haben. Niemals ist auch bei Säugetieren mehr als je ein Eckzahn vorhanden, während noch bei Reptilien, z. B. häufig bei + Pelycosauria, je 2 bis 3 Zähne hintereinander als Eckzähne ausgebildet waren. In zahlreichen Gruppen und Stammreihen von Säugetieren läßt sich während der Tertiärzeit eine allmähliche Einschränkung der Zahnzahl verfolgen, auch ontogenetisch oft angezeigt finden, selten auch noch der Wegfall des einen Zahnwechsels, z. B. bei Proboscidea über + Mastodontidae zu Elephantidae. Zugleich läßt sich, wenigstens bei Tetrapoda, eine zunehmende herrschende Differenzierung der Zähne im Laufe der Zeiten verfolgen, indem bei + Stegocephali, Reptilia und mesozoischen Vögeln einfache und allermeist gleichartige Zähne die Regel sind und erst bei wenigen Gruppen permotriassischer + Theromorpha und einigen, mesozoischen Säugetieren eine stärkere Differenzierung sich fand, die dann bei känozoischen Säugetieren die Regel ist.

Entsprechend verhält es sich mit der Einschränkung und Festlegung der Zahl und der Differenzierung der Wirbel. Bei Elasmobranchii ist die Zahl gewöhnlich hoch; sie schwankt aber sehr. Die Differenzierung ist sehr gering, indem nur Rumpf- und Schwanzwirbel Unterschiede zeigen. Bei den vom Jura an, also sehr viel später auftretenden Teleostei wird wenigstens die Wirbelzahl, und zwar oft sehr stark eingeschränkt und schwankt weniger. Bei Tetrapoda, also vom Karbon an, erfolgte aber auch die starke Differenzierung in Regionen, jedoch noch bei Sauropsida sind vor allem Hals- und Brustwirbel als Rippen tragend nicht scharf geschieden, und erstere wechseln je nach der Halslänge außerordentlich in ihrer Anzahl, z. B. hatten manche + Plesiosauria bis 70, andere nur etwa 20 Halswirbel (Woodward 1932, S. 294/5). Erst bei den Säugetieren ist bekanntlich die Halswirbelzahl selbst bei so stark verschiedener Halslänge wie bei der Giraffe und einem Wal fast ausnahmslos sieben und ist jeder Wirbel so bezeichnend gestaltet, daß man die Reihenfolge gewöhnlich unschwer feststellen kann (Weber I, 1927, S. 111). Leider läßt sich noch nicht nachweisen, ob und wie über + Theromorpha und mesozoische Säugetiere diese Zahlenverminderung und -festlegung sich allmählich eingestellt hat.

Bekannt ist ferner dieselbe Regel bei den Knochen des Schädels und Unterkiefers. Sehr hoch und wechselnd ist die Anzahl der Schädelknochen bei Agnathi und Fischen und noch bei + Stegocephali. Bei primitiven Crossopterygii des Devons waren nach Gregory (1934, S. 4) nicht weniger als 150 vorhanden, bei primitivsten, geologisch alten Reptilien nach Williston (1914, S. 21, 25) 72 und im Unterkiefer 14. Der Mensch aber hat, die Ohrknöchelchen mit eingerechnet, nur noch 28 Schädel- und infolge der Verwachsens in der Symphyse nur noch einen einzigen Unterkieferknochen. Mehrfach läßt sich derartiges auch im einzelnen verfolgen. So ist die Anzahl der Schädelknochen bei den devonischen + Dipteridae sehr hoch und variabel und noch bei Dipnoi des jüngeren Paläozoikums groß, doch schon geringer geworden (Watson and Gill 1923, S. 212/3). Der triassische + *Ceratodus* Ag. hat offenbar schon viel weniger (Teller 1891, S. 6 ff.), der von der Eocänzeit an bekannte *Epiceratodus* Teller noch etwas weniger und bei den von der Oligocänzeit an bekannten Lepidosirenidae ist die Zahl noch geringer (Dollo 1895, S. 86). Dasselbe gilt hier auch von dem Unterkiefer.

Solche Verringerungen in der Zahl einzelner Knochen gehen teils durch Schwund (Watson 1938, S. 406), teils, z. B. bei dem Unterkiefer, Zwischenkiefer und Stirnbein des Menschen, durch Verwachsung vor sich, wie nicht selten ontogenetisch zu beobachten und phylogenetisch oft zu erschließen ist.

Auch an den Extremitäten der Wirbeltiere ist die Bestätigung der Regel zu finden. A. Smith Woodward (1906, S. 281) hat sie ja schon für die Flossenstrahlen von Fischen erwähnt. Nach Ekman (1941) erscheint nun embryologisch bei Elasmobranchii erwiesen, daß die Brust- und Bauchflossenanlage sich als einheitlicher, aus vielen Segmenten hervorgehender Flossensaum anlegt, wie es Balfour angenommen hatte. Dazu paßt

gut, daß obersilurische + *Anaspida*, wie + *Lasanius* Traquair und + *Pterolepis* Kiaer (1924, S. 69 bis 72, 102 ff.) jederseits mehrere Seitenstacheln hintereinander besessen haben, ebenso bei + *Acanthodi* der devonische + *Climatius* Ag. (Woodward 1932, S. 53), und daß bei + *Pleuropterygii* im Oberdevon + *Cladoselache* Dean zwar wie alle anderen Fische und die Tetrapoda beiderseits nur noch eine Brust- und Beckenextremität, aber jede noch mit langer Basis und vielen Strahlen gehabt hat (Woodward 1932, S. 57). Mehrfach wird dann bei Tetrapoda noch ein Extremitätenpaar rückgebildet, so das vordere bei manchen + *Ornithopoda* und *Ratitae*, das hintere bei + *Ichthyosauria*, *Cetacea* und *Sirenia*, wobei selbstverständlich eine Verringerung der Knochenzahl stattfindet. Diese ist besonders auch im Brustgürtel von Säugetieren gegenüber Reptilien bemerkenswert und endlich in den freien Extremitäten durch Verwachsungen im Zygo- und Propodium, z. B. von *centralia* im carpus, und schließlich in der Verringerung von Zehen und Phalangenzahl. Bei känozoischen Huftieren ist ja die Rückbildung seitlicher Zehen in zahlreichen Fällen zeitlich gut zu verfolgen.

Es ist all dem gegenüber aber ausdrücklich zu bemerken, daß in sehr vielen Tiergruppen bereits früh auch Formen mit sehr geringer und fester Anzahl von Skelett-Teilen auftraten, z. B. bei Echinodermata einige + *Hydrophorida*, wie + *Cystoblastus* Volborth im Untersilur und die silurischen + *Caryocrinidae*, der untersilurische + *Bothriocidaris* Eichwald, unter + *Trilobitae* die kambrischen + *Agnostidae* mit nur zwei bis drei freien Rumpfsegmenten und unter *Crustacea* die schon im Untersilur häufigen *Ostracoda*, welche wie ihre heutigen Angehörigen doch wohl auch nur wenige Segmente besessen haben. Bei Wirbeltieren bestand der Kopf- und Rumpfpfanzter mancher obersilurischer und devonischer + *Ostracodermata* nur aus wenigen Platten, ebenso bei den devonischen + *Arthrodira*. Dies gilt auch von der Wirbelsäule bei manchen paläozoischen Ganoidfischen und von der Zahnzahl und dem Zahnwechsel. Denn die *Dipnoi* haben seit der Devonzeit bis auf wenige Ausnahmen, wie + *Fleurantia* Graham Smith et Westoll (1938) im Oberdevon und + *Conchopoma* Kner im Perm (Weitzel 1926, S. 164 bis 167), nur ein bis zwei Paar Zähne oben, ein Paar unten und anscheinend keinen Zahnwechsel, ebenso die + *Bradyodonti* vom Karbon an (Kuhn 1940, S. 71 bis 75). Von den Tetrapoda genügt, die + *Multituberculata* zu erwähnen, welche schon von dem Ende der Triaszeit an nur eine sehr geringe und wenig schwankende Zahnzahl zeigten.

Damit aber nicht genug, gibt es auch mancherlei Beispiele umgekehrter Entwicklung, wie ich schon hervorgehoben habe (1912, S. 283). Sie läßt sich keineswegs nur bei Rückbildungen verfolgen, wie in der vermehrten Zahnzahl der *Odontoceti* von der Oligocänzeit an und der des wohl geologisch jungen *Manatus* Cuvier bei *Sirenia* und des *Orycteropus* Geoffr. bei den *Tubulidentata* vermuten. Denn auch für die Polydactylie und Polyphalangie mancher + *Ichthyosauria*, + *Plesiosauria* und *Cetacea* und die große Wirbelzahl der *Ophidia*, die bei + *Archaeophysproavus* Mass. im oberen Eocän Norditaliens 565 erreicht hat (Janensch 1906, S. 8), die Halswirbelzahl gewisser, oberkretazischer + *Plesiosauria*, welche bei + *Elasmosaurus* Cope 70 überstiegen hat (Woodward 1932, S. 294), und die der Schwanzwirbel des rezenten *Manis* L. unter den *Pholidota*, die 40 erreicht (Weber I 1927, S. 115), auch für die enorme Zahnzahl des oberjurasischen Flugsauriers + *Ctenochasma* H. v. M., die etwa 300 betragen hat (Broili 1924 a, S. 27; 1936, S. 151), ist eine sekundäre Vermehrung anzunehmen. Dabei sind zugleich auch meistens die Einzelteile in der Form einfacher und gleichartiger geworden.

Besonders verwickelt erscheint die Entwicklung der Bezahnung tertiärer *Cetacea*. Der

älteste und primitivste + *Protocetus atavus* E. Fraas hatte ähnlich wie monodelphe Landsäugetiere höchst wahrscheinlich 44 differenzierte Zähne, die obereocänen + Zeuglodontidae aber schon etwas vereinfachte Backenzähne und den hintersten, oberen rückgebildet. Bei den mittel- bis jungtertiären + Squalodontidae ging das Vereinfachen und Gleichartigerwerden der Backenzähne weiter, aber zugleich wurde ihre Zahl stark vermehrt (Abel 1905, S. 21 bis 39). Man kennt dann aus dem Jungtertiär Übergangsformen zu Denticeti mit völlig isodontem, aus sehr vielen, einfachen Kegelzähnen bestehendem Gebiß, wie es die Delphine besitzen, aber auch zu solchen Zahnwalen, welche nur noch ganz wenige Zähne mehr haben, wie die Ziphiinae (Abel in Weber II, 1928, S. 396/7, 400 bis 402, 404, 405). Allerdings ist eine zeitliche Folge der betreffenden Übergangsformen noch keineswegs festgestellt, wie irreführenden Darstellungen gegenüber ausdrücklich zu bemerken ist; aber all das Bekannte spricht für die Richtigkeit des Wesentlichen obigen Entwicklungsganges.

Sehr bemerkenswert ist auch, daß für mehrere Reihen altpaläozoischer + Ostracodermata ein Zerfall großer Panzerplatten in eine mehr oder weniger große Anzahl von kleinen, Mutmaßungen Jäkels gemäß, von Stensiö (1925, S. 186) und A. Heintz (1931, S. 235 bis 238; 1938 a, S. 54) sehr wahrscheinlich gemacht worden ist.

Schließlich ließ sich schon stammesgeschichtlich verfolgen, wie ein Organ durch Vermehrung seiner Teile komplizierter wird, wobei es überdies auch zu einer Komplikation der Teile zu kommen pflegt. Ich erinnere an die Zunahme der Loben und Sättel der Septen bei + Ammonoidea, die hier einesteils nur zu einer oft sehr großen Zunahme, aber unter Beibehaltung wesentlicher Gleichartigkeit geführt hat, wie bei den triassischen + Pinacoceratidae, andernteils zwar zu einer weniger großen Vermehrung der Anzahl, aber zu starker Differenzierung der Teile, wie bei den meisten posttriassischen + Ammonoidea. Eine einfache Vermehrung der Zahnrandzacken konnte A. Smith Woodward (1886) bei den Notidanidae (Elasmobranchii) vom Jura an verfolgen und eine solche der Backenzahnlamellen ist bei Elephantidae vom Jungtertiär bis zum diluvialen Mammuth, von 6 bis 12 bis 27, im einzelnen bekannt (Abel in Weber II, 1928, S. 471 bis 475). Endlich ist die Triberculärtheorie Copes, wonach aus ursprünglich dreihöckerigen Molaren der Säugetiere die komplizierteren Formen während der Tertiärzeit hervorgegangen sind, durch zahlreiche Beispiele z. T. ziemlich gut geschlossener Stammreihen in den verschiedensten Gruppen der Monodelphia belegt. Dabei kam es in der Regel nicht nur zu einer Vermehrung der Höckerzahl, sondern vor allem auch zu einer Differenzierung, Komplikation und Umbildung in Halbmonde oder Joche (Gregory 1934 a).

#### Satz 20

*Panzer- oder Skelett-Rückbildungen sind häufig und bereits oft im einzelnen verfolgbar. Neubildungen sind zwar nicht selten anzunehmen, aber bisher nur in wenigen Fällen im einzelnen verfolgt.*

Bei der Beweisführung für diese Sätze ist eine Fehlerquelle zu beachten. Tiere nämlich, die keinen oder nur einen schwachen Panzer und nur ein lockeres oder an anorganischen Salzen armes Skelett besitzen, sind fossil viel weniger erhaltungsfähig als im umgekehrten Falle. Ihre Reste werden deshalb gar nicht oder doch viel seltener in brauchbarem Zustande

gefunden als die wohl erhaltungsfähiger; ich erinnere hier nur an die Holothurioidea im Gegensatz zu den anderen Echinodermata, an Teuthoidea gegenüber + Belemnitidae, an Cyclostomata, + Oligocnemata (+ Lasanius Traquair) und + Coelolepidae im Gegensatz zu den gut gepanzerten Agnathi und Pisces des älteren Paläozoikums. Man darf in solchen Fällen selbstverständlich nicht einfach darauf schließen, daß derartige Formen nicht vorkamen oder eine viel geringere Rolle spielten als häufig und formenreich gefundene, die gute Erhaltungsbedingungen boten.

Jedenfalls hat aber schon Gaudry (1896, S. 66 ff.) hervorgehoben, daß während des Paläozoikums wenig bewegliche Tiere mit starken Panzern vorherrschten, und konnte ich (1926 a, S. 319) die Häufigkeit von Rückbildungen von Skelett-Teilen betonen. In jedem Lehrbuche der Paläozoologie und Geologie sind Belege dafür zu finden.

Während des Paläozoikums herrschten Echinodermata mit starker, allseitiger Panzerung. Crinoidea mit schwacher Kelchdecke und Echinoidea mit lockerem Panzer, Echinothuriidae, traten erst vom Mesozoikum an auf. Geologisch ältere Gastropoda und Lamellibranchiata pflegten eine wohl ausgebildete Perlmutter-schicht zu besitzen, Formen ohne solche traten erst allmählich immer mehr hervor. Von den letzteren waren aber die paläozoischen Formen dünnchalig, dickschalige traten erst vom Mesozoikum an hervor, aber wiederum von diesem an auch Muscheln mit besonders dünnen Gehäusen wie Gastrochaenidae, Clavagellidae und Pholadidae. Gastropoda ohne Gehäuse, viele Hetero- und Pteropoda, endlich Limacidae, kennt man kaum vor dem Mesozoikum, beziehungsweise Tertiär. Ebenso besaßen die paläozoischen Cephalopoda sämtlich ein gekammertes Gehäuse; solche mit nur kleinem, Belemnoidea, oder gar nur mit einem Rückenschulp, Sepioidea und Teuthoidea, kennt man erst von der Trias- oder Liaszeit an.

Auch unter den Wirbeltieren herrschten während des Paläozoikums Formen mit sehr starkem Hautskelett weitaus vor, so fast alle Marsupibranchii, die + Acanthodi, + Arthrodira und Crossopterygii, Dipnoi sowie Ganoidei mit dicken Ganoidschuppen und Schädeldachknochen, wozu im jüngeren Paläozoikum von Tetrapoda die + Stegocephali und + Cotylosauria mit geschlossenem Schädeldach und gut entwickeltem Gastral-skelett und zuletzt noch Vorläufer der Testudinata mit einem Rücken- und Bauchpanzer, + Eunotosaurus Seeley (Woodward 1932, S. 247), kamen und im Wasser die + Mesosauria mit sehr starkem Gastralskelett und dicken Rippen.

Bei Wirbeltieren ließ sich nun schon mehrfach die allmähliche Rückbildung solch starker Hautknochen wenigstens in zeitlich sich folgenden Stadien nachweisen, so bei + Arthrodira im Kopf- und Rumpfpfanzter (Stensiö 1925, S. 186, 187; Heintz 1931, S. 235 bis 238), bei Dipnoi am Schädel und an den Schuppen (Dollo 1895, S. 86, 87), bei Teleostomi in den Schuppen (Dollo 1895, S. 85, 86; Reis 1895; Stromer 1912, S. 44). Auch bei den marinen Schildkröten muß man eine allgemeine Panzerrückbildung annehmen. Man kennt auch schon Anfangsstadien bei den + Thalassemydidae des oberen Jura (Woodward 1932, S. 308) und höchste bei den känozoischen Dermochelyidae und auch morphologische Zwischenstadien, aber diese ordnen sich bisher noch nicht in eine zeitliche Reihe (Dollo 1903, S. 41 bis 43).

Bei solchen Tetrapoda wie Amphibien, Rhyngocephali und Lepidosauria mit leicht gebautem Schädel und z. T. ohne Gastralrippen, die man erst vom Mesozoikum an kennt, muß man gegenüber den + Stegocephali und paläozoischen Reptilien eine sehr starke Rückbildung von Hautskelett-Teilen annehmen, ebenso auch mehrfach in der Bezahnung. Bezüglich letzterer sind die Echinoidea zu erwähnen, bei welchen unter den Irregularia eine solche vom Jura an anzunehmen ist, die + Pterosauria, wo sie zur Kreidezeit eingesetzt haben muß, und die Vögel, wo sie spätestens an deren Ende begann (Sternberg 1940). Dabei ist bemerkenswert, daß auch bei den + Ornithomimidae, also bei + Theropoda, in der jüngeren Kreidezeit Zahnschwund eingetreten ist (Woodward 1932, S. 384/5). Genau verfolgt, und zwar vielfach ontogenetisch sowie in zeitlichen Reihen ist die Zahnrückbildung in vielen Gruppen der känozoischen Säugetiere (Weber I, 1927, S. 266 bis 268, II, 1928, S. 395 ff., 459 ff., 497 ff., 559 ff. usw.).

Rückbildungen im Innenskelett von Wirbeltieren hat überraschenderweise Stensiö (1925, S. 187; 1934, S. 66; 1937, S. 50) in der Verknöcherung des Endocraniums paläozoischer + Arthrodira und Coelacanthidae festgestellt. Besonders an Extremitäten sind sie ja häufig, aber bei Dipnoi, schlangenartigen Amphibia und Lepidosauria noch nicht einmal in zeitlich sich folgenden Stadien nachgewiesen.

Immerhin besaßen alle paläozoischen Dipnoi wohl ausgebildete Archipterygien, während man Lepidosirenidae, die stark rückgebildete, paarige Flossen haben, erst vom Oligocän an kennt (Dollo 1895, Taf. 5; Woodward 1932, S. 99 bis 105). Bei den + Ichthyosauria ist wenigstens festgestellt, daß bei den triassischen + Mixosauridae humerus, radius und ulna noch gestreckter und das Becken weniger rückgebildet war als bei den posttriassischen Angehörigen der Ordnung (Woodward 1932, S. 277 bis 279, Abb. 384, 382, 383, 385). Entsprechend ist es bei den Cetacea, wo bei + Archaeoceti noch zur Obereocänzeit der humerus gestreckt und das Ellenbogengelenk noch beweglich, im Becken noch ein foramen obturatum und ein gestrecktes femur vorhanden war (Kellogg 1936, S. 64 bis 71, Abb. 19 bis 26, Taf. 1, 3 und 27, Fig. 3, 4, S. 344, 345), bei den miocänen und jüngeren Denti- und Mystacoceti aber das stylo- und zygopodium stark verkürzt und unbeweglich verbunden und die Hinterextremität bis auf ganz kleine Reste rückgebildet ist (Weber II, 1928, S. 366 bis 368). Bei den Sirenia ist wenigstens schon eine Rückbildungsreihe von Becken der Halicoridae aufgestellt (Stromer 1921, Abb. 1 bis 11; Sickenberg 1932, S. 94/5, 128/9, 179/180, 262/3, 330/1). Am genauesten sind solche Rückbildungen, z. T. in verhältnismäßig vollständigen zeitlichen Reihen, bei känozoischen Landsäugetieren, besonders bei Huftieren bekannt, speziell bei Perissodactyla, + Litopterna und Artiodactyla die Rückbildung der seitlichen Zehen von der ursprünglichen Fünffzahl bis zu einer oder zwei. Es ist dies ja in jedem Lehrbuche der Paläozoologie zu finden und aus deszentenstheoretischen Veröffentlichungen fast bis zum Überdruß zu ersehen.

Selbstverständlich sind aber auch Neubildungen oder doch Verstärkungen von Panzern oder inneren Skelett-Teilen anzunehmen. Leider ist es jedoch bisher nur ganz ausnahmsweise gelungen, sie in zeitlich sich folgenden Stadien nachzuweisen.

Ob die Panzerung durch verkalkte Schuppen bei *Psolus* O. (Dendrochirodae) der auffälligerweise fossil überhaupt noch nicht gefunden ist, eine ganz junge Neubildung unter den Holothurioidea ist, erscheint neuerdings fraglich, weil eine entsprechend gepanzerte Form, + *Eothuria* Mac Bride et Spencer (1939, S. 134), schon im oberen Untersilur vorkommt. Bei Brachiopoda aber kann man sicher von einer Verstärkung des Gehäuses sprechen, denn aus dem Kambrium kennt man fast nur hornige oder hornig-kalkige, während rein kalkige und oft ziemlich dicke, + Trimerellidae, Craniacea und Testicardines, erst mit dem Untersilur begonnen haben (Broili 1924, S. 320 bis 331). Daß solche gewaltigen Gehäuseverdickungen wie bei den festgewachsenen + Richtigofeniidae des Perms und unter den Lamellibranchiata bei den kretazischen + Rudistae und auch bei manchen jurasischen und känozoischen Ostreidae sekundären Charakters sind, ist nicht zu bezweifeln. Bemerkenswert ist die geologische Kurzlebigkeit solcher Formen.

Eine sehr auffällige Neubildung ist ferner zweifellos das massive Rostrum der + Belemnioidea, wo man in triassischen + Aulacoceratidea wenigstens eine gewisse Vorstufe kennt (Broili 1924, S. 602). Auch das Zwischenskelett känozoischer Nummulitidae, das unter den Steinkorallenstöcken erst bei Hexacorallia von der Triaszeit an oft auftretende Coenenchym und die Verkalkung des Armgerüsts bei Brachiopoda Testicardines von der Untersilurzeit an sind hier als Neubildungen zu erwähnen.

Starke Panzer oder Hautverknöcherungen bei Wirbeltieren wurden allgemein als sekundäre Neubildungen, Anzeichen besonderer Spezialisierung angesehen und auch nach neuerem Wissen in den meisten Fällen wohl mit Recht. Ich erwähne nur die Kofferfische, Plectognathi, unter den Teleostei, die wir erst von der Eocänzeit an kennen (Woodward 1932, S. 181), dann mancherlei Reptilien, wie die triassischen + Placodontia (Woodward 1932, S. 282 bis 284), + Parasuchia und + Pseudosuchia (ebenda, S. 345 bis 352), gewisse Crocodilia, wie die + Teleosauridae, die vom Jura bis in das Eocän sich finden (Ebenda, S. 356 bis 359), unter den Lacertilia die Anguidae und Scincoideae, die man vom Eocän an kennt (Stromer 1940, S. 54, 55), sowie zahlreiche + Orthopoda unter den + Dinosauria, vor allem die + Stegosauridae des Jura und die + Acanthopholidae und + Nodosauridae der Kreide (Woodward 1932, S. 402 bis 407), endlich die Testudinata. Von Säugetieren sind viele Edentata zu nennen, die man vom Eocän an kennt.

Es ist aber immerhin auffällig, daß im Gegensatz zur Regel bei spezialisierten Formen (Satz 6) manche solcher gepanzerten Wirbeltiere geologisch ziemlich langlebig sind, so die erwähnten + Teleosauridae und vor allem die Testudinata, die mit ihrem festen und starken Panzer in ganz ungewöhnlicher Konstanz und Langlebigkeit seit der Triaszeit ausdauern und mindestens seit der jüngeren Jurazeit eine ziemliche Rolle spielen, ohne daß, abgesehen von der Einschränkung der räumlichen Verbreitung seit den diluvialen Eiszeiten, ein Rückgang deutlich wird (Woodward 1932, S. 302, 321). Auch die Loricata, die immerhin von der Ober-eocänzeit an (Notostylops-Stufe Scott 1937, S. 675 bis 691) sich vorfinden, sind als langlebige Säugetiergruppe zu bezeichnen.

Noch bemerkenswerter ist aber die überaus starke und herrschende Ausbildung von Hautskeletten gerade bei den ältesten bekannten, Wasser bewohnenden Wirbeltieren, die im übrigen großenteils als primitiv zu bezeichnen sind (Heintz 1938 a). Schon aus dem Untersilur Nordamerikas kennt man ja Reste von + Heterostraci, + Astraspis Walcott und + Eryptygus Walcott (Stromer 1920, S. 10, 11, 14; Bryant 1936), und während der Ober-silur- und Devonzeit spielten wahrscheinliche Verwandte heutiger Cyclostomata, + Ostracodermata, sowie + Acanthodii, + Arthrodira und + Antiarchi (Kuhn 1940, S. 10 ff.) und Fische mit dicken Ganoidschuppen, Crossopterygii und Dipnoi (Woodward 1932, S. 100 bis 103, 110 bis 114) eine herrschende Rolle. Dies hat Jäkel (1911, S. 26) zu der Hypothese veranlaßt, daß die Panzerung primitiver Wirbeltiere mit größeren Platten etwas Ursprüngliches wäre. Wie auf S. 51 schon erwähnt wurde, ist es in der Tat in einigen Fällen gelungen, in zeitlich sich folgenden Stadien die Rückbildung solcher Panzerplatten zu verfolgen. Dementsprechend wird von einigen Paläontologen angenommen, daß im Gegensatze zu der bisher herrschenden Ansicht der vergleichenden Anatomen (K. Gegenbaur-Schule) und Embryologen die Placoidschüppchen, wie sie die Elasmobranchii besitzen, nicht die primitivsten Hautverknöcherungen wären. Auf Grundlage dieser Hypothese ist u. a. die schon auf S. 10/11, Anm. 8 erörterte und abgelehnte Hypothese von Gislen (1930) aufgebaut, daß die Wirbeltiere von gepanzerten Echinodermata des Kambriums abstammen.

Demgegenüber muß ich, eingedenk der im Eingange dieses Kapitels besprochenen Fehlerquellen, wie schon früher (1912, S. 37; 1920, S. 13) zu vorsichtiger Zurückhaltung mahnen. In der Tat kennt man gleichzeitig mit den Panzerformen aus dem Obersilur Europas die + Coelolepidae mit allerdings sehr dichtem Hautskelett von winzigen Placoidschuppen (Woodward 1932, S. 25, 26; Kiaer und Heintz 1932) und neben den + Anaspida Barycnemata den nur mit dünnen Schienen gepanzerten + Lasanius Traquair (Oligocnemata Stromer 1926, S. 93) und aus dem Untersilur als größte Seltenheit ganz winzige Kegelschnecken (Rohon 1889). Dies macht äußerst wahrscheinlich, daß Wirbeltiere mit noch ganz oder größtenteils unverkalktem Innenskelett und winzigen Hautskelettgebilden nur deshalb aus dem Silur so selten bekannt sind, weil Reste solcher Tiere sehr schwer fossil erhalten und vor allem gefunden werden.

Der Entwicklungsgang bei Wirbeltieren kann sich aber noch weiter komplizieren. Mit Recht nimmt man nämlich an, daß die Teleostei von Ganoidei mit starkem Hautpanzer abstammen, wie ja oben erwähnt worden ist. Wenn nun bei Plectognathi, wie ebenfalls oben erwähnt, wieder ein starker Panzer sich ausgebildet hat, so war dies eine Umkehrung in der Entwicklungsrichtung. Entsprechend ist es bei den Seeschildkröten, bei welchen der währ-

rend des jüngeren Paläozoikums entstandene erste Panzer während des jüngeren Mesozoikums mehr oder minder weitgehend rückgebildet worden ist. Dollo (1901) hat nun in seiner geistreichen Weise klargelegt, daß dann wiederum, also sekundär, in einem keinesfalls einfachen Entwicklungsgang bei den Dermochelyidae (Woodward 1932, S. 317/8) Hautverknöcherungen entstanden sind.

Die Entstehung ganz neuer Organe ließ sich bisher aber leider nur ganz ausnahmsweise von den Anfangsstadien an in einigermaßen geschlossenen, zeitlichen Reihen verfolgen, so bei paarigen, dorsalen Nasenbeinfortsätzen alttertiärer + Titanotheriidae (Osborn 1929, S. 266, 267, 444 bis 446, 790 bis 793, Abb. 713, 814 bis 816). Bei den Hirschen dagegen kennt man z. B. wohl älteste, mitteltertiäre, noch völlig geweihlose Formen, dann miocäne mit schwachen, einfach gegabelten Geweihen, also Muntjak-ähnliche, und endlich pliocäne und diluviale mit höchst entwickelten Geweihen, aber die ersten Stadien der Geweihbildung hat man noch nicht gefunden (O. Abel in Weber II, 1928, S. 575).

Besser steht es mit der Kenntnis allmählicher Verknöcherung von Innenskelett-Teilen der Wirbeltiere, speziell von der der Wirbelkörper. Sie läßt sich nämlich nicht nur bei mesozoischen Ganoidfischen verfolgen (Woodward 1932, S. 107/8), sondern auch bei + Stegocephali vom Unterkarbon an bis zur Trias, was besonders Gadow (1933) in umfassender Weise dargelegt hat.

#### Satz 21

*Die Erreichung stärkerer Beweglichkeit spielte seit dem Unterkambrium eine erheblich größere Rolle als das Umgekehrte.*

Nachdem schon Cope (1887, S. 355, 356) den Vorteil größerer Beweglichkeit betont hatte, hat Gaudry (1896, S. 68 bis 100) dieser Frage ein eigenes Kapitel gewidmet. Er versuchte darin unter Anführung zahlreicher Beispiele zu beweisen, daß die Gesamtentwicklung wesentlich auf die Erlangung größerer Aktivität hinauslaufe. Auch ich (1926 a, S. 318) habe dafür Beispiele genannt. Hier kann ich nur weitere Beweise für die Richtigkeit des obigen Satzes beibringen. Ich muß aber zunächst auf dieselbe Fehlerquelle wie bei Satz 20 aufmerksam machen, wie ja der vorliegende Satz sich in gewisser Beziehung an den ersten von Nr. 20 anschließt. Wenig bewegliche oder gar festgewachsene Tiere sind nämlich besonders häufig schwer gepanzert oder haben doch ein festes und oft ziemlich massives Skelett. Sie werden deshalb und auch als Bodenbewohner des Wassers besonders häufig fossil erhalten. Leicht bewegliche Tiere besitzen dagegen oft kein Skelett oder nur ein zartes und werden deshalb fast gar nie oder doch viel seltener fossil erhalten. Dadurch entsteht selbstverständlich ein irreführender Eindruck über die Rolle, welche Tiere dieser verschiedenen Lebensweise gespielt haben. Trotzdem wird aus dem Folgenden genug an Beweisen hervorgehen, die größtenteils in genaueren Lehrbüchern der Paläozoologie zu finden sind.

Schon bei Foraminifera kann man betonen, daß zuerst Bodenbewohner geherrscht haben (Croneis, Dunn and Hunter 1932, S. 138, 139), planktonische unter den + Fusulinidae erst gegen das Ende des Paläozoikums aufgetreten sind (Kahler 1942) und die planktonischen Globigerinidae erst von der Kreidezeit an (Cushman 1928, S. 304) und daß sie erst noch später eine große Rolle gespielt haben. Dagegen ist ein völliges Sessil-

werden nur sehr selten gewesen (bei einigen Agglutinata und Nubeculariidae) und kaum vor dem Ende des Paläozoikums festgestellt. Allerdings muß dabei erwähnt werden, daß Kahler (1942, S. 21/2) mit Recht beklagt, daß man so überaus wenig über die Ökologie der rezenten, nicht planktonischen Foraminifera wisse, und zugleich klarlegt (a. a. O., S. 15 bis 22), wie schwierig, nicht zum wenigsten aus diesem Grunde, es ist, die Lebensweise ausgestorbener Formen, speziell der + Fusulinidae einwandfrei festzustellen.

Ein besseres Beispiel sind deshalb die + Graptolithi, bei welchen zuerst die festgewachsenen Stöckchen der + Dendroidea aufgetreten sind (Bulman 1938, S. 13), dann erst die + Graptoloidea, bei welchen guter Grund besteht, sie wenigstens größtenteils zum Pseudoplankton, geologisch jüngere auch zum echten Plankton zu rechnen (Ruedemann 1934, S. 7 bis 14; Bulman 1938, S. 49, 50). Sehr deutlich entsprechen die Echinodermata der Regel, denn während des Paläozoikums haben Bodenbewohner geherrscht, festsitzende oder doch wenig bewegliche, schwer gepanzerte Pelmatozoa, Asterozoa und Echinoidea. Daß die kambrische + Eldonia Walcott eine planktonische Holothurie war, wird mit Recht sehr bezweifelt (Ruedemann 1934, S. 54/5). Erst von der Jurazeit an kennt man Formen wie die Crinoidei + Saccocoma Ag., + Marsupites Mant. und + Uintacrinus Grinnell, welchen man eine freie Beweglichkeit zuschreibt, sowie Comatulidae, die in erwachsenem Zustande frei schwimmen, ferner Echinoidea Irregularia, die immerhin kein so träges Leben führen wie die Regularia mit ihren vielfach so schweren Stacheln (Dacqué 1921, S. 611), und wurden Ophiuroidea häufiger, die beweglicher sind als Asteroidea und + Auluroidea. Daß aber untergeordnet auch ein Rückgang der Beweglichkeit sich findet, beweisen unter den Crinoidei die von der Jurazeit an bekannten Holopidae, deren Dorsalkapsel unmittelbar aufgewachsen ist, welchen also ein immerhin etwas beweglicher Stiel fehlt.

Bei den Brachiopoda ist die Beweglichkeit offenbar nie groß. Sie bilden eine bemerkenswerte Ausnahme von der Regel. Denn es finden sich nicht nur festgewachsene Formen wie die + Richthofeniidae erst in der Permzeit häufig und Thecideidae erst von dieser an und gehen andere, wie die Craniidae, von der Unter-Permzeit bis zur Gegenwart durch (Broili 1924, S. 333 bis 335, 325/6), sondern gerade während des Paläozoikums sind Formen aufgetreten, bei welchen das Stielloch sich während der Ontogenie geschlossen hat, die also in erwachsenem Zustande nicht mehr durch einen Stiel festgeheftet waren (Broili 1924, S. 313/4). In der Lebensweise ähnlich sind die Lamellibranchiata, die auch insofern ein entsprechendes Verhalten zeigen, als erst spät ein völliges Festgewachsensein hervorgetreten ist in den + Rudistae der Kreidezeit und bei den erst von der Jurazeit an häufigen Ostreidae und anderen. Erreichung größerer Beweglichkeit wie unter den Pectinidae, von welchen manche schwimmen können (Dacqué 1921, S. 291), ist hier aber wahrscheinlich erst während des Mesozoikums aufgetreten und bildet eine ganz seltene Ausnahme.

Anders ist es bei den Gastropoda. Solche mit mützen- oder napfförmigem Gehäuse, welchen man eine besonders geringe Beweglichkeit zuschreiben darf (Dacqué 1921, S. 301 ff.), Capulidae, Fisurellidae und Patellidae, finden sich von Anfang an (Wenz 1938, S. 85 bis 93, 174 bis 187, 212 bis 227), fast oder ganz festgewachsene aber, wie die Vermetidae, erst vom Mesozoikum an und niemals häufig oder formenreich (Wenz 1938, S. 673 bis 684), endlich freischwimmende und pelagische wie Heteropoda und Pteropoda kaum vor der jüngeren Kreidezeit (Broili 1924, S. 489, 493/4). Auch bei den Cephalopoda läßt sich eine Zunahme der Beweglichkeit feststellen insofern, als man Formen mit vielen Luftkammern und gar, wenn sie durch ein schweres Rostrum belastet waren wie die Belemniten oder durch Kalkeinlagerungen in den Siphon wie manche + Orthoceratidae, Formen, die während des Paläozoikums und Mesozoikums geherrscht haben, als weniger beweglich ansehen muß als die nur mit dünnem Schulp versehenen Teuthoidea, welche größtenteils gute Schwimmer sind, und die nackten Octopoda, welche man erst von der Jura-, beziehungsweise von der Kreidezeit an kennt (Broili 1924, S. 611 bis 613; Naef 1922, S. 95, 162/3).

Bei den Arthropoda kann man darauf hinweisen, daß von Wasserbewohnern während des Paläozoikums zunächst + Trilobita und Merostomata geherrscht haben, die mit ihrem breiten, dorsoventral platten Körper sicher keine so guten Schwimmer waren als die seitlich abgeplatteten, erst vom Mesozoikum an nicht seltenen Decapoda Natantia. Übrigens zeichnen sich auch die bodenbewohnenden Krabben, die erst von der Kreidezeit an formenreich geworden sind, durch eine Beweglichkeit im Laufen aus, die von geologisch alten Crustacea kaum erreicht worden sein dürfte.

Andererseits besteht kein Anhalt dafür, daß bei den Ostracoda die Beweglichkeit zugenommen hat, und sind gar die festgewachsenen Cirripedia Thoracica eine erst spät, vom jüngeren Mesozoikum an, sich stärker entwickelnde Gruppe. Weniger klar sind die Verhältnisse bei den geflügelten Insekten. Doch kann man

darauf hinweisen, daß sich paläozoische mit Sprungbeinen nur selten gefunden haben und daß unter den damals herrschenden + Palaeodictyoptera und gar Blattoidea kaum so gute Flieger hervorgetreten sind, wie unter den erst vom Mesozoikum an auftretenden Gruppen.

Besonders gut ist endlich die Regel bei den Wirbeltieren darzutun. Man hat zunächst allen Grund anzunehmen, daß die allermeist schwer gepanzerten und oft dorsoventral abgeplatteten Agnathi und Fische des Paläozoikums großenteils dem vagilen Benthos angehörten oder doch nur mäßige Schwimmer waren. Erst mit der Rückbildung der dicken Ganoidschuppen, der gleichzeitigen Verknöcherung der Wirbelsäule und der Herausbildung der Homocerkie der Schwanzflosse konnten sich so treffliche Schwimmer entwickeln wie unter den Teleostei seit der jüngeren Kreidezeit. Unter diesen gibt es jedoch, allerdings sehr untergeordnet, Fälle von offenbar sekundärer Rückkehr zu benthonischem Leben, wovon der bekannteste die Heterosomata (Pleuronectidae usw.) sind, die erst während des Alttertiärs ihre eigentümliche schräge Abplattung erreicht haben dürften, was vor der Mitteleocänenzeit vollendet gewesen sein muß (Chabanaud 1937, S. 121). Eine viel wichtigere Ausnahme von der Regel bieten die Elasmobranchii, unter denen sich zwar schon im Paläozoikum einige wenige dorsoventral abgeplattete Bodenbewohner finden, so + Janassa Münster im Perm (Stromer 1912, S. 22, Abb. 28), die dem vagilen Benthos angehörigen Squatinidae und Batoidei aber erst von der Jurazeit an häufig geworden sind (Woodward 1932, S. 184/5).

Sehr beachtenswert ist die Zunahme der Vervollkommnung der paarigen Extremitäten bei den ältesten Wirbeltieren. Soweit man überhaupt etwas von ihnen weiß, waren sie bei den ausgestorbenen Gruppen altpaläozoischer Wasserbewohner sehr mannigfaltig (Stromer 1920, S. 16 bis 18), bei den Agnathi jedenfalls noch sehr unvollkommen. Bei den + Anaspida ist wohl nur ein jederseitiger Hautsaum, von unbeweglichen Stacheln gestützt, anzunehmen (Kiaer 1924, S. 99 bis 105), der wahrscheinlich auch noch bei den + Cephalaspida vorhanden war, wo aber außerdem hinter den Kopfschilddecken ein feinbeschupppter, sackartiger Anhang als Vertreter einer Brustflosse nachgewiesen ist (Kiaer 1924, S. 100/101, Abb. 45; Stensiö 1932, S. 63 bis 67, Abb. 23, 25). Unbewegliche Stacheln, hinter denen paarige Flossen ausgespannt waren, hatten auch alle + Acanthodii (Watson 1937, S. 114, Abb. 22) sowie die allermeisten der devonischen + Arthodira. Bei diesen waren aber die allein erhaltenen Bruststacheln öfters stark rückgebildet (Groß 1938). Hypothesen über ihre Rolle bei der Fortbewegung erscheinen mir schon wegen ihrer meist völligen Unbeweglichkeit als mechanisch unhaltbar (Broili 1929, S. 160 bis 163, Abb. 1 bis 3). Es sind aber Reste von Brust- und Bauchflossen als Seltenheit bei + Coccoosteus Ag. nachgewiesen (Heintz 1938, S. 19 bis 25, Abb. 5, 6). Die + Antiarchi wiederum hatten vordere, paarige Extremitäten mit fester Knochenpanzerung und von nur beschränkter Beweglichkeit, die in ihrer Einzigartigkeit mit Brustflossen nur entfernt vergleichbar sind (Groß 1931, S. 35 bis 46, Taf. 5 bis 10; Stensiö 1931, S. 109 bis 138, Abb. 56, 71, 80).

Von den Elasmobranchii hatte noch die devonische + Cladoselache Dean breit am Rumpf angesetzte, lappenförmige Brust- und Bauchflossen (Woodward 1932, S. 57, Abb. 79, 81), unter den + Stegoselachii allerdings bereits der unterdevonische + Macropetalichthys Norwood et Owen wenigstens die Basis der Brustflossen wie bei einem modernen Selachier verkürzt (Broili 1933, S. 426 bis 428, Abb. 3, 5, 6). Sonst sind aber normale Ichthyopterygien aus der Präkarbonzeit nur bei wenigen + Palaeoniscidae nachgewiesen, und auch hier war bei + Cheirolepis Traquair ihre Basis noch breit dem Rumpf angesetzt, so daß sie wie die obenerwähnten Hautsäume, nur eher als Stabilisierungsfläche, als zur Fortbewegung dienen konnten. Besser bewegliche Archipterygien sind zur Devonzeit häufiger gewesen, nämlich bei Crossopterygii und Dipnoi (Woodward 1932, S. 99, Abb. 158, S. 109, Abb. 170, 174). Erst von der Karbonzeit an wurden typische Ichthyopterygien herrschend neben zunächst nicht seltenen Archipterygien.

Besonders instruktiv sind die niederen Tetrapoda. Wie plump gebaut und kurzbeinig waren die geologisch älteren, die + Stegocephali und paläozoischen Reptilien! Es waren gewiß wenig lebhaft und schwerfällige Tiere (Abel 1912, S. 211 ff.). Auch die schwimmenden + Mesosauria der Permzeit konnten bei der unverhältnismäßigen Dicke ihrer Wirbel und Rippen sich nicht mit guten Schwimmern, wie + Ichthyosauria und + Mosasauria, messen, die erst von der Jura- oder Kreidezeit an eine Rolle spielten. Unter den Amphibia kennt man Anura nun zwar schon aus der älteren Trias, + Protobatrachus massinoti Piveteau (1937), aber solche mit gut ausgebildeten Sprungbeinen erst aus dem obersten Jura (Stromer 1912, Abb. 58, S. 56).

Ebenso traten gute Läufer und Springer unter den Reptilia, zweibeinige + Dinosauria, nicht vor der Triaszeit (Woodward 1932, S. 369 ff.), und die fliegenden + Pterosauria erst von der Jurazeit an hervor, und so bewegliche Tiere wie sehr viele Lacertilia, wurden nicht vor der Tertiärzeit häufig (Woodward 1932, S. 412, 331/2). Selbst in einer so stabilen Ordnung wie die Testudinata treten uns gute marine Schwimmer unter mehr oder minder starker Panzerrückbildung nicht vor der Kreidezeit entgegen (Woodward 1932, S. 314 bis 318). Als bemerkenswerte Ausnahmen sind aber unter den Reptilien zahlreiche + Dinosauria zu erwähnen, nämlich + Sauropoda, + Stegosauria und + Ceratopsia, die ziemlich sicher erst sekundär besonders schwerfällig wurden und dementsprechend nicht vor der Jurazeit, die letztgenannten sogar erst nach der mittleren Kreidezeit erschienen sind (Woodward 1932, S. 385 ff.).

Besonders lebhaftere Tiere sind zweifellos die allermeisten Vögel. Ob aber die erst känozoischen Laufvögel die guten Läufer unter den Reptilien, gewisse zweibeinige + Dinosauria, übertreffen, läßt sich schwer sagen. Jedoch ist jedenfalls, wenn auch gewiß manche + Pterosauria sehr gute Flieger waren (Abel 1912, S. 326), der Federflügel dem häutigen in seiner Konstruktion derart überlegen und die Fülle trefflicher Flieger unter den Vögeln so bedeutend, daß auch hier die Regel bestätigt wird. Auch im einzelnen scheint sie zu gelten, weil die ältesten bekannten Vögel, die + Archaeornithes des oberen Jura, gewiß keine sehr guten Flieger waren (Abel 1912, S. 341 bis 345). Als seltene Ausnahme von ihr sind sicher sekundär flügellos gewordene schwerfällige Angehörige einiger Gruppen zu erwähnen, die auf entlegene Inseln beschränkt sind, wie die ausgerotteten Moas, + Dinornithes, Neuseelands, der Dronte von Mauritius und die + Aepyornithes von Madagaskar, welche letztere aber zur Oligocänzeit auf dem afrikanischen Festlande gelebt zu haben scheinen (Lambrecht 1933, S. 121 bis 221).

Was endlich die Säugetiere anlangt, so macht schon ihre, bei gewissen triassischen + Theropoda angebaute, senkrechte Beinstellung sie für rasche Fortbewegung geeigneter als die Norm der Reptilien. Über die mesozoischen wissen wir allerdings infolge fast völligen Fehlens von Skelettfunden, beinahe nichts. Die paläocänen aber lassen darauf schließen, daß gute Läufer und Springer wie unter diesen, noch gefehlt haben (Simpson 1937, S. 25/6). Erst im Laufe der Tertiärzeit kann man ja unter den Carnivora Fissipedia, und besonders den Perisso- und Artiodactyla, die Herausbildung immer besserer Lauffüße verfolgen (Abel 1912, S. 230 bis 253) und, insbesondere bei den Rodentia, immer mehr springende nachweisen. Auf die ungewöhnlich gut geschlossenen zeitlichen Reihen in der Herausbildung der Lauffüße unter Streckung der Metapodien und Erhebung des Fußes bis auf die Zehenspitzen bei Rückbildung der seitlichen Zehen bis auf eine oder zwei, brauche ich hier nur hinzuweisen. Ausnahmen von der Regel fehlen aber auch hier nicht; so dürfte die Schwerfälligkeit der plantigraden Bären und der vierzehigen Flußpferde, die erst zur jüngeren Miocänzeit aufgetreten sind, und die so bekannte der Edentata doch eine sekundäre sein.

#### Satz 22

*Eine Zunahme der Komplikation und auch oft eine solche der Konzentration war häufig, wenn auch bisher nur teilweise im einzelnen verfolgt.*

Für die Zunahme der Komplikation genügt, auf einige Beispiele zu verweisen, welche man in jedem Lehrbuche der Paläozoologie finden kann:

Unter den Foraminifera traten kalkschalige poröse, die sich durch ein Zwischenskelett und Kanalsystem auszeichnen, spät auf, und erst von der Kreidezeit an entfalteten sie sich stärker. Unter den + Graptoloidea erschienen die mit einer Virgula versehenen erst im Silur. Bei den Madreporaria wurden Komplikationen der Kelche durch Säulchen und Pfählchen, und der Stöcke durch Coenenchym erst bei Hexacorallia von der Trias an häufig (Schindewolf 1942, S. 258/9). Bei Brachiopoda begannen erst von der Silurzeit an Formen mit verkalktem Armgerüst und traten kompliziertere noch später auf. Bei Bryozoa Gymnolaemata kennt man Cheilostomata mit Avicularien, Vibracula und Ovicellen erst von der Jurazeit an (Broili 1924, S. 303). Die Blastoidea mit ihren sehr komplizierten Ambulacralfeldern erschienen nicht vor dem Obersilur und spielten erst während des jüngeren Paläozoikums eine Rolle. Seeigel mit petaloiden Ambulacralfeldern und mit Großplatten traten erst vom mittleren Mesozoikum an in steigendem Maße hervor. Muscheln und Schnecken mit Siphonen und mit starker Schalenskulptur entfalteten sich wesentlich erst vom Mesozoikum

an. Auch bei + Ammonoidea gilt dies für die Skulptur. Hier ist die zunehmende Komplikation der Lobenlinie so oft auch im einzelnen verfolgt, daß ein Hinweis genügt. Endlich ist auf die trefflichen Ausführungen Beechers (1898) über die Entstehung und Bedeutung von Stacheln zu verweisen.

Bei Wirbeltieren ist hervorzuheben, daß die Tetrapoda in ihren Extremitäten wie in ihrer Wirbelsäule und in steigendem Maße im Bau ihres Gehör- und Geruchsorgans komplizierter gebaut sind und dementsprechend später auftraten als Agnathi und Fische. Wie bei Wirbellosen pflegen auch hier bestachelte Formen und solche mit Hörnern oder Geweihen erst nach solchen zu erscheinen, die solche Fortsätze des Skelettes noch nicht besaßen. Bei Säugetieren ist dies z. T. schon in zeitlich sich folgenden Stadien nachgewiesen, insbesondere bei + Titanotheriidae durch Osborn (1929, S. 788 bis 792), viel weniger genau bei Rhinocerotidae, Giraffidae und Cervidae. Ganz im einzelnen und in sehr vielen Fällen ist aber endlich die Zunahme der Komplikation im Bau und in der Gestaltung der Säugetierbackenzähne verfolgt worden (Gregory 1934).

Eine Abnahme der Komplikation wird vor allem bei der Annahme parasitischer oder auch wühlender Lebensweise und auch bei stärkerem Rückgange der Beweglichkeit oft ontogenetisch beobachtet. Sie erscheint aber nicht so vorherrschend und häufig wie die Komplikation. Jedenfalls ist sie im Einzelnen zeitlich noch sehr selten verfolgt. Sie ist wohl auch anzunehmen für die wenigen + Ammonoidea der Kreidezeit mit Ceratiten-ähnlicher Lobenlinie, + Engonoceratidae und gewisse + Pulchelliidae (Broili 1924, S. 591 bis 594).

Im wesentlichen ist sie in zeitlichen Stufen an Backenzähnen tertiärer Cetacea verfolgt. Hier hat nämlich der mitteleocäne + *Protocetus atavus* E. Fraas im Oberkiefer dreiwurzelige, dicke, zweihöckerige, noch an tritberculäre erinnernde Backenzähne, bei den obereocänen + *Archaeoceti* sind deren Kronen bereits seitlich abgeplattet und nur noch vorn oder z. T. nur hinten mit Nebenzacken versehen, was auch noch bei den miocänen + *Squalodontidae* der Fall ist, bei welchem die dritte Wurzel schwindet. Bei jungtertiären bis rezenten *Platanistidae* aber sind die Backenzähne schon ganz einwurzelig geworden und Nebenzacken nur noch manchmal angedeutet, so daß nur einfache Kegelzähne vorhanden sind (Abel 1905, S. 21 bis 33; Stromer 1912, S. 187, 186; Abel in Weber II, 1928, S. 397, 401, 404). Auch an den Backenzähnen der Nagetiere spielte nicht nur zunehmende Komplikation eine Rolle, sondern öfters auch eine Vereinfachung im Kronenbau; z. B. ist sie bei *Cricetinae* Europas von der Oligocänzeit an als wenigstens vorherrschend in zeitlich sich folgenden Stadien einigermaßen verfolgt (Schaub 1925, S. 98 bis 105).

Besonders beachtenswert ist die Zunahme der Konzentration, wie man sie fossil bei Involutwerden spiral gebauter Gehäuse findet.

Schon bei den Foraminifera sind so stark involute Formen wie die + *Fusulinidae* erst zur Permokarbonzeit aufgetreten und wurden involute *Miliolidae*, *Rotaliidae* und *Nummulitidae* erst von der Kreide- und Tertiärzeit an häufig. Bei den Gastropoda erschienen so stark involute Formen wie gewisse *Actaeonidae*, *Bullidae* und vor allem *Cypraeidae* (Schilder 1941, S. 61) ebenfalls spät im Mesozoikum und wurden erst von der Kreidezeit an formenreich. Bekannt ist ferner das Involutwerden bei den Nautiloidea, wo es sich nicht nur im großen bei *Nautilidae* gegenüber den zuerst herrschenden + *Orthoceratidae* zeigt, sondern auch bei der Gattung *Nautilus* L. in weiterem Sinne von der Triaszeit an (Dacqué 1921, S. 105). Genauer verfolgt ist es endlich oft bei den + Ammonoidea, und zwar manchmal im einzelnen, z. B. neuerdings bei gewissen aberranten + *Clymeniidae* des Oberdevons (Schindewolf 1938, S. 311 ff.).

Bei den Madreporaria kann man in der innigeren Verbindung von Skelett und Weichteilen bei porösen Skeletten eine Konzentration erblicken. Sie ist bei den paläozoischen + *Tetracorallia* nur ganz ausnahmsweise, bei + *Calostylidae* im Obersilur (St. Smith 1930), bei den *Hexacorallia* von der Triaszeit an aber in steigender Häufigkeit zu beobachten (Weißfermel 1936, S. 240, 241). Erst bei letzteren trat auch in Korallenstöcken

eine Konzentration in zunehmendem Maße auf, indem die Individuen nicht mehr durch dichte Wände scharf voneinander abgegrenzt sind, sondern oft durch Coenenchym verbunden und bei den erst vom mittleren Mesozoikum an auftretenden Maeandrinae überhaupt nicht mehr getrennt sind.

Von den dibranchiaten Cephalopoda erscheinen die Sepioidea konzentrierter als die + Belemnioidea mit ihrem gestreckten Gehäuse und dem langen Rostrum daran. Sie sind auch geologisch später hervorgetreten als diese, die schon zur Triaszeit nicht selten waren (Broili 1924, S. 602 bis 611). Damit kann man die Konzentration des Abdomens vergleichen, die sich in mehreren Abteilungen der Arthropoda stets nur bei geologisch jüngeren Gruppen kundtut, so bei den Crustacea Decapoda in den erst zur Jurazeit auftretenden und nicht vor der Kreidezeit formenreichen und häufigen Brachyura, unter den Merostomata bei *Limulus* Müller von der Triaszeit an, bei den Arachnoidea allerdings bereits von der Oberkarbonzeit an, wobei aber zu bedenken ist, daß die langschwänzigen Angehörigen, die Scorpionidae schon zur Obersilurzeit anscheinend voll entwickelt waren (R. Richter 1931, S. 388/9). Bei den Insekten endlich kennt man Diptera und Hymenoptera mit kurzem Abdomen nicht vor der Jurazeit (Handlirsch 1906—8, S. 1162 bis 1165, 1171/2).

Bei den Vertebrata schließlich darf man zwar in der Rückbildung des Schwanzes bei geologisch jüngeren Tetrapoda, bei Amphibia Anura von der Triaszeit an (Piveteau 1937, S. 27/9), bei Aves von der Kreidezeit an (Lambrecht 1933, S. 579 ff., 653, 834), unter den Mammalia bei Ursidae und Anthropomorphidae von der Miocänzeit an, kaum eine besondere Konzentration erblicken, wohl aber darin, daß bei den Säugetieren und den Vögeln im Gegensatz zu den Reptilien, + Stegocephali und der Norm der Fische der Schwanz nur mehr einen schwachen Anhang des Körpers bildet. Dies gilt aber auch so ziemlich von den Testudinata, also von der Triaszeit an und bei den Batoidei von der Jurazeit an (Woodward 1932, S. 80), und hier ist besonders hervorzuheben, daß bereits im Paläozoikum nicht nur vereinzelte Verwandte der Elasmobranchii mit rochenartigem Bau gefunden sind, z. B. + *Gemueudina* Traquair im Unterdevon (Broili 1930), sondern sogar schon bei Agnathi im Obersilur, nämlich + *Thelodus* Ag. (Traquair 1899) und + *Larkia* Traquair.

Die wichtigste Konzentration tritt aber im Nervensystem auf, das dementsprechend bei der Abstufung der Metazoa im zoologischen System in hervorragendem Maße verwendet wird. Leider kann der Paläozoologe davon fast nur die Hirnentwicklung der Vertebrata verfolgen und auch diese nur in den größten Zügen an Steinkernen der Hirnhöhlen (Edinger 1929, S. 85 bis 100). Ganz allgemein kann hier von einem Gesetze nur insofern die Rede sein, als Fische mit verhältnismäßig kleinstem Vorderhirne schon zur Obersilurzeit aufgetreten sind, Tetrapoda mit größerem erst im jüngeren Paläozoikum, Vögel und Säugetiere mit stärker entwickeltem im Mesozoikum und höhere Primaten mit größtem gar erst zur Mitteltertiärzeit (Edinger 1929, S. 92, 221). Aber genauere Untersuchungen haben erwiesen, daß von einem „Gesetze“ der Hirnvergrößerung, wie es Marsh (1876, S. 61) aufgestellt hat, so wenig als sonst in der Stammesentwicklung die Rede sein kann, sondern nur von einer Regel. Sie ist speziell am Vorderhirne der mesozoischen Vögel, meso- und besonders känozoischer Säugetiere mehrfach und bei tertiären manchmal auch im einzelnen nachgewiesen. Beachtenswert ist dabei, daß bei verwandten Säugetiergruppen hierin stärkste Verschiedenheit im Ausmaße bestehen kann. So hat sich bei den Sirenia von der Mitteleocänzeit an die Hirngröße sehr wenig verändert, während bei den Proboscidea, die vom Obereocän an von einer ähnlichen Säugetierform, + *Moeritherium* Andrews, ausgegangen sein dürften, die Größenzunahme und Windungskomplikation sehr stark gewesen ist (Edinger 1933, S. 25 bis 30, Tabelle).

Zum Schlusse muß hier aber erwähnt werden, daß auch frühzeitig schon ziemlich komplizierte Formen sich vorfinden, z. B. hatten gerade unter den Wirbeltieren die Agnathi der Obersilur- und Devonzeit z. T. einen sehr komplizierten Bau, z. B. ganz besonders + *Cephalaspis* Ag. (Stensiö 1932, S. 4 bis 74). Ebenso ist es mit

manchen Reptilien der Permzeit. Ich verweise nur auf + *Naosaurus* Cope im untern Perm, mit abnorm hohen und manchmal sogar mit Querfortsätzen versehenen *proc. spinosi* (Woodward 1932, S. 253). Auch bei selenodonten Paarhufern unter den Säugetieren traten die + *Protoceratidae* mit paarigen Knochenfortsätzen auf dem Schädel schon verhältnismäßig früh, nämlich bereits zur Zeit des Oberoligocäns auf (Scott 1937, S. 351). Endlich werden die tieferstehenden, einfacheren Formen der verschiedenen Tiergruppen keineswegs alle allmählich oder plötzlich verdrängt; es leben ja noch gegenwärtig zahlreiche und keineswegs nur als Relikten fort.

### Satz 23

*Es fand ein Fortschritt von niederen zu höheren Formen statt.*

Hier ist zunächst klarzulegen, was unter niedriger und hoher Stellung und unter Fortschritt zu verstehen ist. Um lebensfähig zu sein, müssen ja alle Organismen ihrer Umwelt angepaßt sein; z. B. ist ein einzelliges Infusor wie ein vielzelliges Bärtierchen dem Leben in einem Wassertropfen in idealer Weise angepaßt. Nach Pia (1914, S. 125) und Sewertzoff (1931, S. 126 ff.)<sup>58</sup> können wir nun unter höherer Spezialisierung einen biologischen Fortschritt, eine bessere Anpassung an eine bestimmte Lebensweise, unter höherer Organisation aber einen physiologisch-morphologischen Fortschritt in einer besseren Anpassung an allgemeine Funktionen, welche die Lebensenergie erhöhen, verstehen, wie Empfindung, Atmung, Ernährung und Fortpflanzung. Bezüglich Fortschritt muß man also zwischen solchem in spezieller Anpassung und in dem hier gemeinten, allgemeinen Sinne unterscheiden.

Wenig bewegliche oder festsitzende und besonders parasitische Tiere z. B., die nur unvollkommene oder keine Fortbewegungsorgane brauchen und die oft besonders in der Ernährung vereinfacht sind, erscheinen deshalb als zu niedrigerer Organisation zurückgekehrt, so Polypen gegenüber Quallen, parasitische Krebse und auch die Lamellibranchiata, welche letztere im Gegensatz zu anderen Mollusca keinen Kopf und nur dürftige Sinnesorgane besitzen. Spezialisierung, d. h. Anpassung an eine ganz bestimmte Lebensweise, kann also zu niedrigerer Organisation führen.

Eine höhere Organisation aber äußert sich in größerer Arbeitsteilung, also Organausbildung und Differenzierung; als wesentlich muß aber auch eine Stärkung der Konzentration dazu kommen, wie es bei Satz 22 ausgeführt worden ist, und ein harmonischer Baugewahrt bleiben.

Die höher stehenden Formen sind aber nicht in jeder Beziehung höher organisiert; manches bleibt primitiv oder wird sogar rückgebildet. So sind z. B. die höheren Primaten im Zahnwechsel, im Vorhandensein aller Zahnarten, in nicht hochkronigen Schneide- und Backenzähnen, in einfacheren Prämolaren, in der Dreizahl der Molaren, im Fehlen besonderer Fortsätze auf dem Schädel, in der Rückbildung des Geruchsorganes, im Mangel vielfacher Verschmelzungen oder Reduktionen von Extremitätenknochen und in fast stetem Vorhandensein von fünf, gut ausgebildeten Zehen mit normaler Phalangenzahl im Ver-

<sup>58</sup> Siehe dazu die kritischen Bemerkungen Plates (1928, S. 774 bis 781)!

hältnis zu anderen Monodelphia primitiv oder doch keineswegs kompliziert. Maßgebend für Beurteilung der Frage nach höherer Stellung ist, was und wieviel komplizierter und konzentrierter wurde. Der Besitz einzelner komplizierter Organe allein genügt also nicht, um eine höhere Organisation in obigem Sinne anzunehmen.

Beispiele des Fortschrittes in Differenzierung der Organe sind bei Nr. 19 und in größerer Komplikation und Konzentration bei Nr. 22 erwähnt. Besonders klar bezüglich des Fortschrittes nicht nur in der Organisation, sondern auch in der Ontogenie und der Lebensweise sind die Insekten und Wirbeltiere. Von ersteren findet man im Oberkarbon fast nur Formen mit ziemlich gleichartigen Flügeln und Extremitäten und mit nur beißenden Mundgliedmaßen sowie ohne Puppenstadium. Holometabole treten uns erst vom oberen Perm an, und zwar zunächst nur untergeordnet, entgegen, ebenso nur wenige mit differenzierten Extremitäten oder stechenden Mundgliedmaßen, Lepidoptera mit leckenden nicht vor dem oberen Jura und gar staatenbildende Insekten erst vom Eocän an.

Von Wirbeltieren kennt man zuerst nur Wasserbewohner in bescheidener Rolle aus dem Silur, und zwar wesentlich Verwandte der Cyclostomata, Agnatha. Erst von der Devonzeit an traten echte Fische hervor, zur Oberdevonzeit auch Vorläufer der Amphibia, + Ichthyostegalia, dann + Stegocephalia, von der Oberkarbonzeit an auch Lungenatmer, älteste Reptilien, und nicht vor dem Ende der Triaszeit auch Säugetiere. Auch innerhalb dieser ist der Fortschritt augenscheinlich, indem in der Kreideformation von Placentalia nur niedrigste Insectivora, Zalambdodonta, gefunden sind und erst im Alttertiär auch höhere Monodelphia, und zwar zunächst nur solche mit kleinem Großhirne (Edinger 1929, S. 217 bis 221) und im Paläocän nur Angehörige primitiverer Gruppen (Simpson 1937). Erst allmählich während der Tertiärzeit traten dann z. B. unter den Primaten gesicherte Anthropeida erst vom Unteroligocän an, Hominidae sogar nicht vor dem Diluvium auf.

Gewiß wird sich manches noch infolge besserer Kenntnis insofern verschieben, als mit früherem Erstauftreten zu rechnen ist, aber ebenso sicher bleibt das hier Wesentliche bestehen, daß zunächst nur niedrigere Formen gefunden werden und daß dann immer höhere auftraten und noch später mannigfaltig und häufig wurden.

Als wichtig ist hier schließlich hervorzuheben, daß nicht etwa einfach ein Streben auf eine vollkommenste Form zu erkennen ist, wie Gaudry (1896) anthropozentrisch angenommen hat<sup>59</sup>. Vielmehr wird in jedem Tierstamme ein gewisser Höhepunkt erreicht, und zwar zu verschiedenen Zeiten. So kann man im Eocän unter den Rhizopoden als höchst entwickelt + *Camerina* Brugière (+ Nummulites) eine Foraminifere mit völlig involuter, sehr vielkammeriger Kalkschale, die durch ein Zwischenskelett und Kanalsystem kompliziert ist, ansehen, unter Echinodermata Spatangiden mit stark differenzierten Ambulacralfeldern, mehrerlei Fasciolen und besonders gebildeten Pedicellarien und unter Arthropoda staatenbildende Bienen und Ameisen, während erst zur Diluvialzeit die Vertebrata mit den höchsten Primaten, den Hominidae mit ihrem starken und komplizierten Großhirne ihren Höhepunkt erreichten. Allerdings lassen sich die einzelnen Stämme nach der Höhe ihrer Organisation stufenweise aneinanderreihen (Hesse 1929), aber nicht zeitlich, wie es der Paläozoologe tun müßte. Denn nach Satz Nr. 3 sind ja alle Stämme bereits im Kambrium nachgewiesen oder doch dort als schon vorhanden anzunehmen.

<sup>59</sup> Siehe dazu auch Franz (1920) und Plate 1928, S. 793 bis 795!

## Satz 24

*Die abgestufte Mannigfaltigkeit und die Vergrößerung des Abstandes der extremen Formen nahm zu.*

Die Richtigkeit dieses wichtigen Satzes leuchtet nicht ohne weiteres ein. Denn schon im älteren Paläozoikum tritt uns eine große Mannigfaltigkeit von z. T. sehr auffällig verschiedenen Formen entgegen, und wenn damals manche Tiergruppen noch fehlten, wie z. B. höhere von Crustacea und Vertebrata, und andere noch wenig mannigfaltig waren, wie Echinozoa und Lamellibranchiata, so waren ausgestorbene, wie z. B. + Graptolithi, + Trilobita und + Gigantostroaca, formenreich und andere, so Pelmatozoa, Brachiopoda und Agnatha, viel mannigfaltiger als später, wie in Satz 8 (S. 17) ausgeführt ist.

Selbstverständlich dürfen bei Vergleichen nur Tiergruppen in Rechnung gezogen werden, deren Angehörige nicht zu selten und fossil wohl erhaltungsfähig sind. Auch bei diesen aber ist die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß fossil erhaltungsfähige Teile im Laufe der Zeiten erst erworben wurden oder umgekehrt verlorengegangen sein können. So könnte das Skelett der Wirbeltiere zuerst nur aus unverkalktem Knorpel und Bindegewebe bestanden haben, wie die Embryologen und vergleichenden Anatomen ja allermeist annehmen, und andererseits nimmt man doch an, daß die nackten Angehörigen der Gastropoda Pulmonata von beschalten abstammen. Ein falsches Bild entsteht endlich dadurch, daß man vielfach die Fauna einer ganzen Periode mit der gegenwärtigen vergleicht. Nach dem aber, was bei der Tabelle I über die oft enorme Länge der Perioden ausgeführt wird, sollte man nur die Fauna von Zonen untereinander oder mit der gegenwärtigen in Vergleich setzen.

Um jedoch möglichst viele Tiergruppen hier als Beweis heranziehen zu können, will ich im folgenden die reiche und gut bekannte Marinf fauna des Obersilurs (Gothlandium) mit der des Jungtertiärs vergleichen, während ich von den betreffenden Süßwasser- und Landfaunen absehe, weil man aus dem Obersilur von ersteren noch allzu wenig, von letzteren fast nichts kennt. Es genügt wohl, wenn ich dabei hauptsächlich Arbeiten anführe, aus welchen eine besonders große Zahl von Formen der betreffenden Gruppen zu ersehen ist, und wenn ich mich auf wichtigere Gruppen beschränke.

Seit ich (1906, S. 227, 228) das auffällig geringe Wissen über präkarbonische Foraminifera zusammenfaßte, wobei ich leider immer noch nicht kritisch genug vorging, so bezüglich kambrischer Globigerinidae, ist zwar etwas dazugekommen; die Übersicht, die Croneis, Dunn usw. (1932) darüber gaben, zeigt aber, wie minimal hier der Wissensfortschritt in einem Vierteljahrhundert des Forschens war, und dies, obwohl man von altpaläozoischen Gesteinen wegen der Korallen, Stromatoporen usw. sehr oft Dünnschliffe macht und zahlreiche winzige Fossilien, wie Ostracoda und + Conodonta, kennt. Gerade an Korallenriffen sind gegenwärtig Foraminifera besonders häufig und formenreich, und so ist es gewiß kein Zufall, daß man in dieser Facies in Gothland noch verhältnismäßig viele nachgewiesen hat (I. Smith 1915). Aber was sind diese Agglutinantia, zu denen auch solche aus Oklahoma kommen (Moreman 1930), und primitiven Perforata, von denen nur Lagenaria artenreich war, gegen die Formenfülle irgendeiner jungtertiären Foraminiferenfauna, z. B. der miocänen Gatunstufe von Panama (Cushman 1918, S. 39, 50)! Wie gering ist auch der Abstand selbst der verschiedensten obersilurischen Foraminifera gegenüber dem einfacher Astrorhizidae, Lagenidae oder Nodosariae von komplizierten Rotaliidae und Nummulitidae des Jungtertiärs! Wie bei zahlreichen weiteren Gruppen erklärt sich dies sehr einfach dadurch, daß zur Obersilurzeit nur primitivere Angehörige lebten. Solche sind aber, wie in Satz 6 (S. 12—15) ausgeführt wurde, gewöhnlich geologisch langlebig, und so kommt es,

daß zur Jungtertiärzeit oft noch zahlreiche primitive Formen fortlebten, was eben in dem vorliegenden Satze zum Ausdruck kommt.

Mit der Kenntnis obersilurischer Radiolaria steht es kaum besser, wie schon aus Rüst (1892, S. 115, 120, 129/30) zu ersehen ist. Auch hier erscheint die Formenmannigfaltigkeit und der Abstand zwischen einfach gebauten und komplizierten Kieselskeletten (fast nur von Spumellariae) gering, wenn man etwa die Fauna von Caltanisetta in Sizilien vergleicht (Dreyer 1890). Was Spongien anlangt, so ist zwar bezüglich der Kenntnis der Kieselschwämme kein erheblicher Unterschied zwischen Obersilur und Jungtertiär, wie ein Vergleich der Arbeiten Rauffs (1893/4, S. 246 bis 346) und Zeises (1906), sowie von Chapman et Crespin (1934)<sup>60</sup> zeigen kann. Das dürfte sich aber einfach dadurch erklären, daß zur Jungtertiärzeit diese Gruppe wie in der Gegenwart hauptsächlich in Stillwasser und in der Tiefsee lebte und man entsprechende Ablagerungen aus dieser Zeit noch kaum kennt, wie auf S. 19/20 schon ausgeführt wurde.

Was die Zoantharia anlangt, so genügt, eine Arbeit über die +Tetracorallia von Gothland (Wedekind 1927) mit einer Liste jungtertiärer Korallen Indonesiens (Gerth 1925 a, S. 51 bis 70) oder gar mit der Liste von Felix (1927) zu vergleichen, um den sehr viel größeren Formenreichtum im Jungtertiär festzustellen. Allerdings wird insofern ein gewisser Ausgleich geschaffen, als zur Obersilurzeit +Heliolitidae und +Tabulata reich entfaltet waren, wie z. B. aus Kiaer (1903) und Weißermel (1894, S. 647 bis 674, und 1939, S. 55 bis 109) zu ersehen ist, während man aus dem Jungtertiär nur wenige Alcyonaria (Gerth 1925 a, S. 71) und, wie bei Satz 11 (S. 25) ausgeführt wurde, nur eine einzige Reliktenform der +Tabulata kennt.

Wenn ich aber der Einfachheit halber die +Stromatoporoidea und +Graptolithi den Hydrozoa gegenüberstelle, so überwiegt das Obersilur, wie aus Nicholsón (1886 bis 1892), Parks (1909) und Elles, Wood und Lapworth (1901 bis 1918) genügend hervorgeht, in großer Häufigkeit und vor allem Mannigfaltigkeit weit aus das Jungtertiär, für welches ich auf Vinassa (1899) verweise. Dasselbe gilt von den Pelmatozoa, wie schon aus einer Arbeit über Crinoidei +Inadunata des Gothländer Obersilurs (Bather 1893) und der großen über Crinoidei +Camerata Nordamerikas (Wachsmut und Springer 1897), worin viele obersilurische Arten beschrieben sind, zu ersehen ist. Dabei ist daran zu erinnern, daß noch +Cystoidea dazu kommen (z. B. Schuchert 1904) sowie auch einige +Thecoidea und erste +Blastoidea (Broili 1924, S. 214, 230). Demgegenüber treten die wenigen Crinoidei Articulata des Jungtertiärs (z. B. Noëlli 1900; Sieverts 1932) ganz zurück. Dies wird aber einigermaßen dadurch wettgemacht, daß obersilurische Echinoidei sehr selten und formenarm sind (Mac Bride and Spencer 1939), die jungtertiären Regularia und Irregularia dagegen sehr reich entfaltet (z. B. Vadasz 1915).

Wenn man eine obersilurische reiche Bryozoenfauna, z. B. die von Baßler (1906) beschriebene, mit der jungtertiären Nordamerikas (Canu and Baßler 1923) vergleicht, sieht man ferner, daß die Klasse zwar schon während des Altpaläozoikums reich entfaltet war, ihre Mannigfaltigkeit aber doch zur Jungtertiärzeit übertrifft wurde. Stellt man jedoch den großen Formenreichtum obersilurischer Brachiopoda, etwa nach Schucherts Liste der paläozoischen Nordamerikas (1897) der Ärmlichkeit jungtertiärer Brachiopodenfaunen, z. B. der von Sacco (1902) beschriebenen, gegenüber, so wird augenscheinlich, wie stark diese Klasse zurückgegangen ist.

Ein entgegengesetztes Bild liefern die Mollusca, wenigstens insbesondere die Lamellibranchiata, aber auch die Gastropoda, wenn man für das Obersilur die Arbeiten von Chapman (1908), Hind (1910), Lindström (1884) und Ruedemann (1926, S. 6 bis 78) durchsieht. Tatsächlich war die damalige Muschelfauna, weniger die der Schnecken, ärmlich gegenüber jungtertiären, wie sie z. B. Coßmann und Peyrot (1909 bis 1912) beschrieben haben. Was Cephalopoda anlangt, so kennt man aus dem Obersilur zwar zahlreiche Formen von Nautiloidea (z. B. Ruedemann 1926, S. 80 bis 106; Foerste 1930), welchen im Jungtertiär nur die Relikten +*Aturia* Bronn und *Nautilus* L. gegenüberstehen (Yokoyama 1913), aber dafür sind in letzterem doch mehrere Dibranchiata: *Spirula* Lam. (Broili 1924, S. 610), +*Spirulirosta* d'Orb., +*Spiruliostrina* Canavari, *Sepia* L. und *Argonauta* L. (Naef 1922, S. 62 ff., 75 ff., 92 und 294; Sacco in Bellardi e Sacco 1904, Pt. 30) gefunden worden. Daher ist hier zwar die Mannigfaltigkeit erheblich verringert, aber der Abstand extremer Formen, so zwischen *Nautilus*, *Argonauta* und *Sepia*, ist stark vergrößert.

Von Crustacea waren zur Obersilurzeit die +Trilobita sehr reich an Formen, wie z. B. aus den Arbeiten von Weller (1907) und Ruedemann (1926, S. 106 bis 136) ersichtlich ist. Dazu kam noch eine Fülle von Ostracoda (siehe z. B. Chmielewski 1900; Ruedemann 1926, S. 137 bis 145), wozu noch +Archaeostraca

<sup>60</sup> Diese Abhandlung war mir nur in einem Referate im Pal. Z. Bl. 8, 1938, Nr. 113, zugänglich.

erwähnenswert sind (van Straelen et Schmitz 1934). Aus dem Jungtertiär kennt man aber kaum weniger Ostracodenformen (z. B. Ulrich and Baßler 1904), dazu eine Anzahl Cirripedia Thoracica (de Alessandri 1906), vor allem aber mannigfache Malacostraca, wobei die Decapoda besonders formenreich sind (Rathbun 1918, S. 123 bis 184 z. T., Gläßner 1929, S. 432 bis 457 z. T.). Es hat also zweifellos die Formenmenge und Mannigfaltigkeit und auch der Abstand extremer Formen der Crustacea bedeutend zugenommen, vor allem durch das Auftreten zahlreicher Gruppen höherer Krebse.

Ein ganz entgegengesetztes Bild bieten allerdings die Merostomata, wobei man aber darüber streiten kann, ob man sie einfach den marinen Faunen zurechnen darf, wie aus meinen Ausführungen auf S. 18 hervorgeht. Jedenfalls hatten sie ihre Blütezeit gerade zur Obersilurzeit (siehe z. B. Clarke and Ruedemann 1912), während im Jungtertiär nur die Reliktenform *Limulus Müller* zu erwarten, aber noch nicht einmal nachgewiesen ist.

Vergleichen wir endlich die marinen Wirbeltierfaunen, so finden wir im Obersilur eine reiche Entfaltung mannigfacher Agnatha, nämlich + Heterostraci, + Osteostraci und + Anaspida (Kiaer 1924; Stensö 1927; Hoppe 1931; Kiaer et Heintz 1932, 1935; Heintz 1939), von Gnathostomata aber fast nur + Coelolepidae und einige + Acanthodii (Hoppe 1931). Agnatha sind nun zwar aus dem Jungtertiär überhaupt unbekannt und waren damals die Cyclostomata wahrscheinlich kaum formenreicher als gegenwärtig; dafür ist aber eine Fülle von Elasmobranchii und besonders Teleostei nachgewiesen, wie ein Blick in Arbeiten von Leriche (1926) und Arambourg (1927) zeigen kann. Damit aber nicht genug! Denn es lebten in den jungtertiären Meeren auch einige Schildkröten (z. B. Palmer 1909), wohl auch Schlangen und vielleicht auch Crocodilier; ferner Pinguine (Impennes, Ameghino 1905)<sup>61</sup>. Dazu kamen noch höchst verschiedene Säugetiere, nämlich Sirenia (Abel 1904; Simpson 1932 a, S. 325 bis 470, 474 bis 481), + Desmostylidae (Kellog 1931, S. 223 bis 227), Pinnipedia (Kellog 1931, S. 227 bis 303) und vor allem zahlreiche und mannigfaltige Odontoceti und Mysticoceti (Abel 1905; Kellog 1931, S. 303 bis 397).

Wenn also das Obersilur in Pelmatozoa, Brachiopoda, Nautiloidea, Merostomata und Agnathi dem Jungtertiär weit überlegen ist, wozu noch die Fülle der + Stromatoporoidea, + Graptolithi, + Trilobita, und auch die hier nicht besonders behandelten + Tentaculiten, + Hyolithidae und + Conulariidae (Slater 1907, z. T.) und vor allem auch die + Conodonts (Branson and Mehl 1933) kamen, so beweisen meine Zusammenstellungen doch einwandfrei die Richtigkeit des Satzes 24. Denn die Menge und Mannigfaltigkeit der Foraminifera, Radiolaria, Madreporaria, Bryozoa, Lamellibranchiata und Gastropoda sowie der Crustacea und vor allem der Pisces und Tetrapoda wiegt dies im Jungtertiär weitaus auf, wie ich es kurz schon früher betont habe (1912, S. 281), wobei ich als wesentlichen Grund schon erwähnt habe, daß eine ganze Anzahl niedriger Gruppen noch fortlebten und immer höhere dazukamen.

Auch bei aufblühenden Gruppen, z. B. von wohl erhaltungsfähigen Wirbeltieren, ist mehrfach beobachtet, wie ihre Formenmannigfaltigkeit und vor allem auch der Abstand ihrer sich herausbildenden Untergruppen zunahm, so besonders eindrucksvoll bei teleostomen Fischen.

Hier ist längst festgestellt, daß zur Devonzeit die ältesten bekannten Dipnoi den gleichalterigen Corosopterygii noch so ähnlich waren, daß fast nur ihre großen, wenigen Zahnplatten einen wesentlichen Unterschied bildeten (Dollo 1895, S. 103 bis 110; Watson and Gill 1923, S. 212 bis 215). Dazu ist zu bemerken, daß man paläozoische Dipnoi kennt, welche keine Zahnplatten, sondern Kegelzähne und z. T. auch viele Körnelzähnen besaßen, + *Fleurantia* Graham Smith et Westoll (1938, S. 249 bis 252) im Oberdevon, + *Uronemus* Ag. (Watson and Gill 1923, S. 204) im Karbon und + *Conchopoma*

<sup>61</sup> Ameghino hielt die patagonische Molasse für erheblich älter als sie sonst und auch jetzt angesehen wird. München Ak. Abh. 1944 (Stromer) 5.

Kner (Weitzel 1926, S. 164 bis 167) im unteren Perm und in + *Phaneropleuron* Huxley im Oberdevon eine Gattung, die neben den Zahnplatten noch Einzelzähnen besaß (Watson and Day 1917, S. 36). Dabei spricht manches dafür, daß der Besitz der Einzelzähnen nicht aus Zerfall der Zahnplatten hervorging, wie man allermeist angenommen hat, sondern ein ursprünglicher Zustand war (Weitzel a. a. O.)<sup>62</sup>.

Aber auch die + *Palaeoniscidae* der Devonzeit standen den gleichalterigen *Crossopterygii* noch nahe (Watson 1925, S. 868) und aus ihnen sind dann höchst wahrscheinlich nicht nur die Chondrostei, sondern auch die übrigen Ganoidei hervorgegangen und damit vom mittleren Mesozoikum an die übergroße Mannigfaltigkeit verschiedenster Teleostei.

Ein ähnliches Bild gewähren die palaeocänen Säugetiere, die in vorwiegend primitiven Merkmalen ihres Schädels und sonstigen Skelettes und ihres Gebisses (Simpson 1937, S. 25/26, 27/28) sich noch so ähnlich waren, daß man die meisten in eine Ordnung rechnen würde, wenn nicht die Fülle und Verschiedenheit mancher während der folgenden Eocänzeit (Matthew 1928, Abb. 1, 13, 15 und 16) aus ihnen hervorgehenden *Monodelphia* bekannt wäre.

---

<sup>62</sup> Es wäre wichtig, zu wissen, wie die Verbindung des Kieferbogens mit dem Hirnschädel bei den erwähnten, paläozoischen Dipnoi, die Kegelzähnen besaßen, beschaffen war, ob *hyostyl* oder *autostyl*. Jedenfalls erscheint der Abstand der Dipnoi und der *Crossopterygii* durch solche Formen formell wesentlich überbrückt, aber noch nicht zeitlich, weil man noch keine devonischen oder besser praedevonischen gefunden hat.

## SCHLUSSFOLGERUNGEN

So wenig in obigen 24 Sätzen eine Vollständigkeit bezüglich gesicherter Ergebnisse der Paläozoologie erreicht werden konnte und sollte, so unvollständig müssen auch die Folgerungen daraus sein. Es wird hier vielmehr nur das mir besonders wichtig erscheinende hervorgehoben und erörtert, um an Hand einiger Literatur ein Urteil zu ermöglichen und eine Vertiefung zu erleichtern.

Nötig erscheint mir, ausdrücklich zu betonen, daß die im folgenden gezogenen Schlüsse nicht gesicherter Natur sind und daß die in den Sätzen niedergelegten Befunde höchstens Regeln und Gesetzmäßigkeiten erweisen können. Schon die oft zahlreichen Ausnahmen, welche ich mehrfach erwähnt habe, machen ja klar, daß es sich nicht um Gesetze wie in der klassischen Physik handelt, wo es nur scheinbare Ausnahmen gibt.

Die nach Satz 1 als erwiesen anzunehmende, große Länge der Zeit ist vor allem für einen Vergleich mit den Beobachtungszeiten der Biologen und Genetiker bedeutungsvoll. Um dies anschaulich zu machen, genügt, auf *Homo sapiens* L. hinzuweisen, der erst vom Jungdiluvium an bekannt ist. Nimmt man nun für ihn eine Generationsdauer von 25 Jahren an, was bei den Verhältnissen primitiver Völker gewiß eher zu lang als zu kurz ist, und etwa 70 000 Jahre für die seit seinem ersten Auftreten verflossene Zeit, so errechnet sich eine Generationsfolge von 2800, also eine solche, mit welcher Genetiker selbst bei Protozoa nur ganz ausnahmsweise zu experimentieren haben<sup>63</sup>.

Wenn man in der Geologie den Standpunkt des Aktualismus vertritt, d. h. die von Hoff und Lyell begründete Ansicht, daß die heute noch wirkenden Kräfte zur Erklärung der Ursachen einstiger Vorgänge voll ausreichen, so steht ferner genügend Zeit zur Verfügung, daß selbst geringe und sogar nur gelegentlich wirkende Kräfte gewaltige Wirkungen zustande bringen konnten. Schreibt man also anorganischer Umwelt eine ganz besondere Bedeutung für die Ausgestaltung und Entwicklung der Lebewelt zu, so konnten reichlich lange oder häufige Einflüsse statthaben. Jedes Handbuch der Geologie zeigt, wie außerordentlich häufig, wechselnd und stark im großen und kleinen sich die Verhältnisse auf der Erde geändert haben, so die Verteilung von Festland und Meer, Stärke des Salzgehaltes von Gewässern, Höhe und Umfang der Festländer, Zahl, Lage, Größe und Höhe der Gebirge, Hoch- und Tiefländer. Damit ergab sich notwendig Veränderung der Verteilung warmen und kalten Meerwassers und des Verlaufs sowie der Stärke der Meeresströmungen, Änderung des Klimas im großen und im kleinen, Schaffung oder Zerstörung von Verbindungen und Vergrößerung oder Einschränkung von Lebensräumen für Wasser- und Landbewohner usw.

Bei der großen Länge der Zeit ist endlich auch in Rechnung zu ziehen, daß nicht nur höchst bedeutsame tellurische Verhältnisse, wie Lage der Festländer, das Gesamtklima, viel-

<sup>63</sup> Siehe Plate 1931, S. 277 bis 282, 286!

leicht auch der Salzgehalt und die Wassermenge der Meere sich änderten, sondern daß auch kosmische Verhältnisse wesentlich anders waren als jetzt und sich, womöglich wiederholt, stark änderten, was alles Einfluß auf der Erde haben mußte<sup>64</sup>.

Aus Satz 2 und 4 geht hervor, daß die Tierwelt eine Einheit ist, daß also keinerlei Trennung zwischen nur fossilen und rezenten Formen Berechtigung hat, und daß Schlüsse von ersteren auf letztere und umgekehrt gezogen werden dürfen. Jedoch ist dabei die mangelhafte Kenntnis der fossilen und das unter Satz 1 Ausgeführte zu beachten, daß wesentliche Verhältnisse der Umwelt in der Vergangenheit andere waren oder doch gewesen sein können als gegenwärtig, und auch, daß wir wissen, daß sie im Laufe der Zeiten oft und erheblich wechselten. Was die Tierwelt selbst anlangt, so erhellt ferner aus den Sätzen 8, 10, 12 und 16, 17, daß ihre Vergesellschaftung eine andere war als jetzt und stark und häufig wechselte und daß viele, fremdartige Formen lebten, besonders während des Paläozoikums. Deshalb sind Schlüsse auf die einstige Umwelt, Faunen, Bau und besonders Lebensweise aus der Gegenwart nur mit Vorbehalt und Vorsicht zu ziehen, um so mehr, je weiter man sich von ihr entfernt und je stärker sich fossile Formen von rezenten unterscheiden.

Während so die „ontologische Methode“ Joh. Walthers ganz erhebliche Einschränkungen erfahren muß, kann nicht genug hervorgehoben werden, daß die Geschichte der Lebewelt nicht von der Gegenwart aus aufzuhellen ist und daß z. B. die heutigen, tiergeographischen Verhältnisse nur erklärbar sind, wenn man gemäß den Sätzen 10, 12, 13 und 16 die früheren und deren Wandlungen im Laufe der Zeiten, selbstverständlich im Bunde mit Geographie und Geologie studiert. Die leider zahlreichen Zoologen, welche Tiergeographie treiben zu können glauben, weil sie die rezenten Tiere und speziell deren Systematik, Lebensweise und Verbreitung kennen, die in Paläozoologie aber kein kritisches Urteil haben, müssen sich darüber klar sein, daß sie nur Vorarbeiten zu wissenschaftlich ausreichend begründeter Tiergeographie zu liefern imstande sind. Jedenfalls ist ohne Berücksichtigung des immer gewaltiger erscheinenden Reichtums an nur fossilen Tierformen jede Darstellung der Tierwelt ganz lückenhaft und einseitig und selbst in Gruppen unvollkommen, von welchen man nur wenige fossile Angehörige kennt.

Aus Satz 2 und besonders 4 ist aber auch zu schließen, daß von erdumfassenden oder auch nur sehr weiten Katastrophen und Neuschöpfungen beziehungsweise Neuentstehungen der Faunen im Sinne von G. Cuvier und A. Agassiz keine Rede sein kann, daß also auch neuere Hypothesen von Ablösen oder Hereinfallen eines Mondes in der Zeit nach dem Beginne des Kambriums in das Gebiet der Phantastik zu verweisen sind. Andererseits erhellt aus Satz 2 und 3, daß leider keine Hoffnung besteht, durch genügende Fossilfunde über die Entstehung des Lebens auf der Erde wesentliche Aufklärung zu schaffen (Stromer 1940 a, S. 270).

<sup>64</sup> Siehe Wilser 1931; Himpel 1940! Mit diesen Hinweisen soll selbstverständlich nicht ausgedrückt sein, daß ich die Ansichten der Verfasser für erwiesen oder auch nur als richtig ansehe und mit dem obigen soll nicht Spekulationen wie der Welteislehre oder der Pendulationstheorie das Wort geredet werden; sondern es soll nur verhütet werden, daß man einfach heutige Verhältnisse im Sonnensystem als seit Beginn des Kambriums gegeben annimmt. Völlig ablehnen muß ich selbstverständlich die Vermutung Hummels (1940, S. 460 und 465), daß einst die Naturgesetze anders waren als jetzt. Kühn (1942, S. 235) hat dies mit Recht schon abgewiesen.

Während aus **Satz 3** wesentlich der Schluß zu ziehen ist, daß es leider der Paläozoologie auch nicht gelingen kann, durch den Nachweis zeitlich und räumlich sich aneinanderreihender Übergangsformen die großen Tierstämme zu verbinden, so daß man höchstens Nachkommen solcher Übergangsformen im Paläozoikum erwarten kann<sup>65</sup>, erlauben die anderen Sätze großenteils positive Schlüsse oft sehr wichtiger und grundlegender Art.

Gemäß den Sätzen 2 bis 4 war die Entwicklung der Tierwelt zwar ununterbrochen, aber das Tempo gemäß des **Satzes 5** oft, sogar bei nahe verwandten Formen, sehr verschieden und laut Satz 13 die Entwicklung nicht selten ruckweise. Manchmal war sie auch gemäß Satz 6 so überaus langsam und die dabei erzielte Veränderung derart geringfügig, daß es schwer hält, diese Tatsache mit einem, dem Idioplasma der Organismen innewohnenden Vervollkommnungstrieb im Sinne von Nägeli (1884, S. 173 bis 184) zu vereinbaren.

In den **Sätzen 5 bis 8** sowie **16** ist das Vorkommen von Leitfossilien begründet. Über sie ist zwar schon viel geschrieben worden, grundlegend besonders von Scupin (1923), und über ihre Bedeutung für die Stratigraphie und damit für die Erdgeschichte habe ich mich angesichts der Mißachtung, die oft gerade deutsche Geologen ihnen entgegenbringen, kürzlich erst geäußert (1942). Einiges muß aber hier noch nachgetragen werden, insbesondere, da Scupin die Wirbeltiere leider fast nicht behandelt hat. Diese sind zwar in wirklich bestimmbar Resten verhältnismäßig selten, aber sehr viele systematische Einheiten sind kurzlebig, vor allem bei Säugetieren sehr kurzlebig. Ferner kann man bei Land- und Süßwasserbewohnern, wenn man wesentliche Konstanz der Kontinente und Ozeane annimmt, hoffen, ihre Entstehungszentren und Refugien nachzuweisen und womöglich auch die Geschwindigkeit, mit der sie sich ausbreiteten oder zurückgingen. Denn wir können ihren wesentlichen Wohnraum durchforschen, während bei marinen Tieren doch nur ein kleinster Teil desselben, in den Sedimenten seichter Epikontinentalmeere, der Untersuchung auf Fossilien zugänglich ist.

Gewöhnlich werden übrigens bei Vergleichen nicht einzelne Leitfossilien, sondern ganze Faunen in den Vordergrund gestellt, z. B. von Kerner (1934, S. 158 bis 167). Besonders bei kleinen Zeiteinheiten (Zonen, Momenten) ist aber zu betonen, daß dieses Verfahren praktisch versagen muß, da man zu selten genügend umfangreiche Faunen in gut bestimmbar Resten zum Vergleiche vor sich hat<sup>66</sup>.

Von Facies und Klima möglichst unabhängige Formen, die rasch sich weit aktiv oder passiv verbreiten können, und die sich häufig in so guter Erhaltung finden lassen, daß sie sich sicher und genau genug bestimmen lassen, sind zweifellos ideale Leitfossilien. Aber es ist keineswegs so, daß an Facies gebundene Fossilien als Leitfossilien wertlos wären; man muß sich nur bei ihnen stets vor Augen halten, daß Facies wechseln und wandern und die an sie gebundenen Fossilien mit ihnen. So können Rifffossilien oder die

<sup>65</sup> Ich verweise darauf, wie gewisse altpaläozoische + Carpoidea und + Cystoidea die Ausbildung der für Echinodermata so bezeichnenden Fünfstrahllichkeit noch vermissen lassen und wie die Geschichte der Madreporaria, speziell die der + Tetracorallia, deren Abstammung von zweiseitig symmetrischen Formen beweist (Schindewolf 1942, S. 221 bis 258).

<sup>66</sup> Auch an dieser Stelle muß ich hervorheben, daß die von Geologen und leider auch nur zu oft von Paläontologen beliebten Fossilisten, bloße Aufzählungen von Artnamen, für Vergleiche und kritische Beurteilung mehr oder minder wertlos sind. Denn aus ihnen ist weder ersichtlich, wie weit es sich überhaupt um auch nur generisch bestimmbar Reste handelt, noch wie das Häufigkeitsverhältnis des Vorkommens der betreffenden Fossilien in der Natur, nicht etwa in der Sammlung, war.

wesentlich auf Schwarzschiefer beschränkten + Graptolithen sehr wertvoll sein, wenn sie nur die Hauptbedingungen erfüllen, kurzlebig, gut bestimmbar, nicht zu selten und mit ihrer Facies weit verbreitet zu sein. Es ist ja, besonders bei solchen auf bestimmte Facies beschränkten Leitfossilien gar nicht einmal nötig, daß sie zoologisch genau bestimmbar sind, wenn ihre Gestalt nur so wenig variabel und so sicher von anderen unterscheidbar ist, daß Verwechslungen nicht leicht vorkommen können, wie z. B. bei gewissen Wurmgingen oder Fährten.

Wenn man nun als sehr wahrscheinlich annimmt, daß weit verbreitete und häufige Formen doch zunächst örtlich und in geringer Zahl entstanden sind und daß sie wiederum örtlich beschränkt Relikten hinterlassen, so ist selbstverständlich, daß örtlich auch das beste Leitfossil entwertet sein muß, weil man Vorläufer oder Nachfolger findet. Es ist dies einer der Gründe, daß es wichtig ist, die Häufigkeit der Arten und Gattungen anzugeben, die man in der Natur findet, um ein Urteil zu gewinnen, ob es sich um die Zeit handelt, in der ein Leitfossil wirklich in Betracht kommt, d. h. um seine Blütezeit.

Beste Leitfossilien müssen sich auch rasch verbreiten, wenn sie für feinere Zeiteinheiten in Betracht kommen sollen. Aus den Sätzen 10 und 13 geht hervor, daß dies tatsächlich nicht selten ist. Ich erwähne hier als Beispiel erstaunlich rascher und weiter Verbreitung von Landsäugetieren die + Mastodontinae. Sie scheinen zur Alttertiärzeit in dem damals isolierten Afrika entstanden zu sein, das zur Oligocänzeit eine Verbindung zu Eurasien gewann (Stromer 1916, S. 401/2), so daß sie sich dorthin verbreiten konnten. Bereits im obersten Oligocän fand man sie in Belutschistan (Osborn 1936, S. 275 bis 277) und während der Miocänzeit verbreiteten sie sich nicht nur über ganz Eurasien, abgesehen von dessen Norden, sondern auch über Nordamerika, und ihre Reste sind so häufig, daß man gewisse Arten als brauchbare Leitfossilien schon für diese Unterperioden bezeichnen kann (Schlesinger 1919). Gerade bei ihnen kann man aber einen für die Beurteilung von Leitfossilien sehr wichtigen Gesichtspunkt erwähnen. Bei so weiter Verbreitung über sehr verschiedenartige Gebiete müssen sich nämlich geographische Abarten (Rassen) ausbilden; solche sind aber sehr schwer von zeitlichen Abarten zu unterscheiden, was selbstverständlich die Erkennung und Unterscheidung kleiner Unterstufen (Zonen) erschwert oder unmöglich macht.

Bei diesen ist übrigens zu erwägen, daß auch die Zeit, welche die Verbreitung einer Art beansprucht, störend in Betracht kommen könnte. Es ist aber höchst wahrscheinlich, daß die Dauer einer Zone reichlich genügt, um normalerweise solche Verbreitungen zu ermöglichen (Kerner-Marilaun 1934, S. 158 bis 167), denn man hat eine ganze Anzahl von Beweisen aus der Gegenwart, daß die Ausbreitung von Arten sehr rasch erfolgen kann (Kerner-Marilaun, a. a. O. S. 164; Zimmer 1928, S. 313, 314). Immerhin ist z. B. bei dem Equiden + *Hipparion* Owen doch eine Ausbreitungsdauer in geologisch feststellbarer Zeit wahrscheinlich, denn diese Gattung scheint noch während der Miocänzeit im westlichen Nordamerika entstanden zu sein und sich dann über Asien nach Europa verbreitet zu haben. Dabei mußte sie, diesem weiten Weg entsprechend, im Osten der Alten Welt früher auftauchen als im Westen. Tatsächlich hat man schon Anhaltspunkte zu der Annahme, daß + *Hipparion* zwar ein Leitfossil für mittel- und westeuropäisches Pliocän ist, in Südosteuropa aber sich bereits in Grenzschichten von Miocän und Pliocän vorfindet (Stromer 1938 a, S. 32/33; 1940, S. 92/93). Von marinen Wirbellosen hat Dacqué (1921, S. 54 bis 56) auf eine ganze Anzahl von Fällen hingewiesen, in welchen Ausbreitungen oder

Wanderungen eine auch geologisch erhebliche Zeit beansprucht haben. Er hält aber eine polytope Entstehung von Gattungen für wahrscheinlicher als eine örtliche. Letztere läßt sich eben bei marinen Tieren nur in seltensten Glücksfällen nachweisen, einfach, weil die auf derartige Fossilien erforschbaren Räume im Verhältnis zur Größe der einstigen Meere zu klein sind <sup>67</sup>.

Während so die Leitfossilien zur relativen Altersbestimmung und insbesondere zur Trennung geologisch möglichst kurzer Einheiten nicht nur brauchbar, sondern unentbehrlich sind, verbinden die Dauertypen gemäß den Sätzen 4 bis 6 über die Perioden und Ären hin und sichern so den Zusammenhang der Lebewelt von den ältesten Zeiten an Millionen von Jahren hindurch bis zur Gegenwart. Daß sich in dieser Einheit Perioden gut kennzeichnen und einigermaßen klar abgrenzen lassen, ist in den Sätzen 5 bis 8 und 10 und 13 wie 16 begründet <sup>68</sup>.

Die gemäß **Satz 5** so enorm verschiedene Lebensdauer der systematischen Einheiten ist übrigens nicht nur der Hauptgrund für die unter Satz 16 erörterte Besonderheit der Faunen jeden Zeitabschnittes und stammesgeschichtlich von großer Bedeutung, sondern auch tiergeographisch sehr wichtig. Denn geologisch langlebige Arten oder Gruppen hatten infolge der im Laufe ihrer Lebensdauer erfolgten, vielfachen und mannigfachen Änderungen der Umwelt viel mehr Verbreitungsmöglichkeiten usw. als kurzlebige. Ihre Vorgeschichte ist also im allgemeinen erheblich komplizierter und weniger aus den gegenwärtigen Verhältnissen heraus verständlich als die von Formen, welche erst in jüngster geologischer Vergangenheit entstanden sind. Der tiergeographische Wert der systematischen Einheiten ist demnach höchst verschieden je nach der Länge von deren Lebensdauer. Dies muß selbstverständlich nicht nur für die Tiergeographie der Gegenwart, sondern auch für die einstiger Zeiten beachtet werden. Wegen ihrer Modernität eignen sich deshalb die Säugetiere ganz besonders gut für die Aufstellung und Abgrenzung jetziger tiergeographischer Reiche und Provinzen, während z. B. die gegenwärtige geographische Verbreitung der Testudinata, deren Gattungen z. T. bis in die obere Kreide zurückverfolgbar sind (Tabelle I), äußerst schwer erklärbar ist.

Aus den Sätzen 5 und 6 geht übrigens klar hervor, daß Lang- und Kurzlebigkeit systematischer Einheiten relative Begriffe sind, denn z. B. bei Säugetieren ist eine Gattung schon als langlebig zu bezeichnen, die mehrere Unterabteilungen des Känozoikums überdauerte, während bei Brachiopoda ein Überleben von mehreren Perioden, ja Ären zum Begriff Langlebigkeit gehört.

Die in **Satz 6** dargelegte Langlebigkeit gerade primitiver Formen ist endlich der Hauptgrund, daß solche sich neben höherstehenden in allen Perioden und auch in der Gegenwart noch vorfinden,

<sup>67</sup> Hier ist auf eine Fehlerquelle, einen circulus vitiosus, aufmerksam zu machen, welche eine zeitliche Verfolgung einstiger Wanderungen bis zur Unmöglichkeit erschwert. Nimmt man nämlich, wie vielfach geschieht, räumlich entfernte Fundorte einfach als gleichalterig an, weil sie vielleicht nur eine Tierart gemeinsam haben, so kann man selbstverständlich ein Ausbreiten oder Wandern dieser Art zeitlich nicht verfolgen.

<sup>68</sup> Auf neuerliche Angriffe gegen die bisherige, wesentlich auf europäische Verhältnisse und auf die Vergleichung von marinen Seichtwasserfaunen begründete Periodeneinteilung gehe ich hier nicht ein, weil ich eben erst (1942) anderwärts darauf erwidert habe.

und zwar keineswegs nur als Relikten, sondern größtenteils in weiter Verbreitung und in erheblicher Häufigkeit und Mannigfaltigkeit.

Man ist geneigt, in der Entstehung höher organisierter, komplizierter gebauter Formen einen Fortschritt in der Entwicklung zu sehen. Es bedeutet demgegenüber eine sehr wichtige Erkenntnis, daß gerade solche Tiere sich insofern weniger bewähren, als ihre Gattungen geologisch kurzlebig zu sein pflegen. Den so vielfachen und mannigfaltigen Wechsel der anorganischen und organischen Umwelt überdauerten gerade die primitiveren, niedrigeren Formen erstaunlich gut und lang. Es ist dabei im allgemeinen keineswegs so, wie man von manchen derselben betonen kann, daß ihre Lebensverhältnisse im wesentlichen gleich blieben, wie z. B. bei dem im Sande seichten Meerwassers eingegrabenen Brachiopoden *Lingula*, die eben einfach bei Facieswechsel nur immer mitzuwandern brauchte. Wie eine ausnehmend fein gebaute und komplizierte Maschine besonders treffliche und oft auch mannigfaltige Leistungen vollbringt, aber empfindlicher ist und sich rascher abnutzt als eine einfache, so ist es auch hier.

Die Konvergenzerscheinungen und Homöomorphien, die sich aus dem **Satze 8** ergeben und die nicht selten zur Annahme unmittelbarer Verwandtschaft geführt haben, sind für Biologen selbstverständlich von größter Bedeutung und ergänzen das rezente Material in weitgehender Weise (Schindewolf 1940, S. 446 ff.).

Die **Sätze 9** geben zu mancherlei Erwägungen Anlaß. Daß erstlich auf den Festländern abgelagerte Sedimente, also auch Süßwasserablagerungen, leichter wieder zerstört werden als marine, und daß diese Möglichkeit erhöht wird, je mehr Zeit zur Verfügung steht, ist begreiflich. Damit kann erklärt werden, warum gerade aus den ältesten Perioden so wenige, fossilführende Süßwasser- und Landablagerungen gefunden worden sind. Man darf deshalb nicht einfach aus dem Umstande, daß zuerst nur marine Tiere sicher festgestellt sind, den Schluß ziehen, daß das Meer die Wiege aller Tierstämme wäre.

Ebenso ist leicht verständlich, daß fliegende Tiere sich erst später entwickelt haben als Boden bewohnende, und daß überdies ihre Reste nur selten erhalten werden, besonders wenn es sich um kleine Formen handelt. Wenn man also fliegende Insekten erst vom Oberkarbon an kennt, so erscheint dies einerseits nicht auffällig, andererseits darf man bei der Mannigfaltigkeit der da bereits nachgewiesenen Formen annehmen, daß wir nur infolge von Lücken in der Überlieferung und unserer derzeitigen Kenntnisse von geologisch älteren Fliegern nichts wissen.

Bei Tiefseebewohnern jedoch erscheint zwar in der überaus langsamen Sedimentablagerung in der Tiefsee ein Grund gegeben, daß Tierreste allermeist der Vernichtung anheimfallen, ehe sie eingebettet werden, um so mehr, weil vielfach das Skelett von solchen schwach verkalkt ist; auch können wenig mächtige, sehr feinkörnige Tiefseeschichten, wenn sie herausgehoben sind, leichter zerstört werden als mächtige Seichtwasserablagerungen. Endlich ist auf die Schwierigkeit hinzuweisen, fremdartige, paläozoische Faunen als solche der einstigen Tiefsee zu erkennen. Trotz all dem erscheint doch sehr wichtig, daß Tiefseeablagerungen wenigstens bisher nicht vor dem mittleren Mesozoikum und eine Tiefseefauna höchstens in der oberen Kreide Europas nachgewiesen sind. Man

kann darin eine starke Stütze der Hypothese sehen, daß die großen Festlandsblöcke außerordentlich konstant sind <sup>69</sup>.

Betreffs der Tiefsee selber aber besteht teilweise die Hypothese, daß sie erst allmählich entstanden sei (Joh. Walther 1904, S. 724 bis 726), wobei man selbstverständlich die Schwierigkeit hat, den einstigen Verbleib der gewaltigen, gegenwärtig in ihr enthaltenen Wassermassen zu erklären (Dacqué 1915, S. 167 bis 170), teilweise die Hypothese sehr später Besiedelung. Letztere ist wohl, wenigstens z. T., in einer Gegenreaktion auf die Erwartung entstanden, die man auf die bis in die Neuzeit unerforschte, heutige Tiefsee gesetzt hatte. Man hatte in deren Dunkel ein Refugium anderwärts längst ausgestorbener Tiere vermutet und war überrascht, dort eine Fülle hochspezialisierter Formen zu finden.

Abel (1912, S. 452 bis 454) aber übersah in seiner von Soergel (1917, S. 17), Diener (1925, S. 123) und Schindewolf (1937, S. 184) übernommenen Behauptung, die heutige Tiefseefischfauna bestehe nur aus känozoischen, hochspezialisierten Formen, daß ein solcher bekannter Kenner wie A. Smith Woodward schon längst (1897) und besonders noch in seiner ausführlichen Arbeit (1902 bis 1912) über die Fische der englischen Schreibkreide bewiesen hatte, daß in der oberen Kreide Europas eine ganze Anzahl Verwandter heutiger Tiefseefische vorkommt, was ich oben (S. 20) u. a. schon vorgebracht habe. Daß darunter die in der heutigen Tiefsee häufigen Aale und Gruppen physoklister Fische fehlten und überhaupt fast keine noch lebenden Gattungen sich fanden, hängt einfach damit zusammen, daß erstere beide Gruppen zur Kreidezeit noch kaum entwickelt waren und daß überhaupt, abgesehen von Elasmobranchii, nur ausnahmsweise schon im Mesozoikum noch lebende Gattungen von Fischen nachzuweisen sind. Letzteres gilt übrigens auch von den meisten wirbellosen Metazoen <sup>70</sup>. Joh. Walthers (1904, S. 725) Schlußfolgerung aus dem Alter der Gattungen auf die Zeit der Besiedlung der Tiefsee ist also zum mindesten vorschnell gewesen.

Besser begründet erscheint Beurlens Hypothese (1931), die darauf beruht, daß in Flachseeablagerungen des oberen Jura, der oberen Kreide und des Alttertiärs Europas immer wieder Familien kurzschwänziger Decapoda (Eryonidae, Homalodromiidae, Homolidae, Dynononidae, Geryonidae und Carcinoplacidae) vorkommen, die danach nicht mehr fossil zu finden sind, heute aber nur in der Tiefsee leben. Beurlen nahm an, daß Angehörige dieser Familien, soweit sie in ihrer Organisation dazu geeignet waren, in den jenen Zeiten folgenden Meerestransgressionen wegen Einengung ihres Lebensraumes in marinem Seichtwasser genötigt waren, in die Tiefsee abzuwandern. Seiner Annahme steht aber das Bedenken gegenüber, daß im Verhältnis zum Gesamttraum der Meere die auf den heutigen Festländern nachgewiesenen Trans- und Regressionen fast sämtlich nicht so bedeutend er-

<sup>69</sup> Siehe dazu Dacqué 1915, S. 167 bis 185; Matthew 1915, S. 174/5 und Soergel 1917, S. 39! Ich bemerke dazu, daß ich Wegeners Hypothese der Zerreißung und Wanderung der Festlandsblöcke nicht für richtig halte, aber auch das einstige Bestehen großer breiter Landbrücken an Stellen heutiger breiter und tiefer Ozeane für sehr unwahrscheinlich erachte. Eine Epeirophorese scheint mir aber keineswegs unmöglich und es dürfte Salomon (1933) sowie Du Toit (1937, S. 288/9) deren Annahme zur Erklärung der permischen Eiszeit als notwendig erwiesen haben.

<sup>70</sup> Mehrere geologisch alte Gattungen in heutigem Stillwasser und Tiefsee habe ich schon erwähnt (1912, S. 293)!

scheinen, daß der Lebensraum einstiger, mariner Seichtwasserbewohner sehr stark vergrößert oder verkleinert wurde, um so mehr, als öfters mit Transgressionen in einem Gebiete Regressionen in einem anderen gleichzeitig waren. Ferner kann bei unserer doch noch sehr geringen Kenntnis fossiler Brachyura, besonders bezüglich deren räumlicher Verbreitung, der Zufall des noch nicht Findens eine große Rolle spielen. Auffällig ist jedenfalls, daß man Eryonidae bisher nur aus Seichtwasserablagerungen des Jura und aus Stillwasser und Tiefsee der Gegenwart kennt. Man sollte Reste von ihnen doch auch in den auf S. 20 erwähnten Stillwasserablagerungen der oberen Kreide Europas erwarten, die seit längerer Zeit auf Fossilien sorgfältig durchsucht werden. Statt dessen fand man den jüngsten fossilen + *Eryon neocomiensis* Hohenegger in einer Seichtwasserablagerung der unteren Kreide Schlesiens.

Jedenfalls bedarf die Geschichte der heutigen Tiefsee- und Stillwasserfauna, die nach allgemeiner Ansicht aus dem Seichtwasser stammt, noch viel besserer Aufklärung. Hier konnte nur vorläufig Material zusammengestellt und Literatur kritisch besprochen werden.

Aus der Tatsache, daß nach **Satz 10** seit je tiergeographische Unterschiede bestanden haben, leitet sich die überaus wichtige Folgerung ab, daß es auch immer geographische Abarten (Rassen) gegeben hat, und damit, daß die Folgerungen, welche Wüst (1930) zunächst für diluviale Säugetiere daraus gezogen hat, allgemein gelten. Wüst hat nun klargestellt, daß diese Rassen bei Fossilien in der Regel kaum sicher von Mutanten im Sinne Waagens zu unterscheiden sind, d. h. daß diese, welche ja für die zeitliche Bestimmung kleinster Einheiten (Zonen, Momente) verwendet werden, leider in ihrem Wert erheblich gemindert sind, wie auf S. 42 schon erwähnt wurde.

Ebenso wichtig erscheint die Erkenntnis, welche für die Stammesgeschichte Remane (1927, S. 27 bis 29) und Wüst (a. a. O.) mit völliger Klarheit gezogen haben, daß diese Rassen in netzartigem Zusammenhange stehen, die Aufstellung von Stammreihen und parallelen Reihen, wie sie von Paläozoologen mit Vorliebe zusammengestellt werden, also als etwas Gekünsteltes erscheinen lassen. Ich habe deshalb bewußt in dieser Abhandlung solche parallele Entwicklungsreihen, so gut begründet sie allgemein angesehen werden, nicht unter die gesicherten Ergebnisse der Paläozoologie aufgenommen. Dacqué (1921, S. 730; 1935, S. 336, 407/8) hat, um solche Stammreihen als ziemlich wertlos und fragwürdig darzustellen, die auffällige Tatsache betont, daß sie immer strittiger werden, je mehr Fossilmaterial sich findet. Dies dürfte aber im wesentlichen auf obigem begründet sein, womit Ausführungen von Dacqué selbst (1935, S. 97/8 und 103/4) sich wohl vereinigen lassen.

Daß für die jüngere Diluvialzeit, während der wesentlich schon heute noch vorhandene Arten lebten, starke tiergeographische Wechsel festgestellt sind, beweist, daß wenigstens zeitweise Veränderungen in der geographischen Verbreitung erheblich rascher erfolgten als Artumwandlungen, selbst bei Säugetieren, deren Arten verhältnismäßig besonders kurzlebig sind. Daß dieses Verhältnis der Geschwindigkeit und Häufigkeit tiergeographischer Veränderungen zu der Lebensdauer der Arten keine Ausnahme bildete, dafür gibt es übrigens schon eine Anzahl von Wahrscheinlichkeitsbeweisen. Auch dies ist stammesgeschichtlich von Bedeutung.

Der Satz 11 findet vielleicht eine einfache Erklärung durch klimatische Änderungen während des Känozoikums. Denn während des Alttertiärs wird selbst bis in mittlere Breiten ein bis tropisch warmes Klima angenommen, gegen den Schluß der Tertiärzeit aber eine starke Abkühlung, die in den diluvialen Eiszeiten gipfelte. Infolgedessen mußten Tiere, welche sich nicht an die niedrigeren Temperaturen anpassen konnten, auf den nördlichen Festländern aussterben, während sie im Süden sich noch halten konnten. Manches, was Matthew (1915) über die einstige und jetzige Verbreitung insbesondere der Säugetiere ausgeführt hat, erklärt sich vielleicht in dieser Weise. Wenn man die betreffende Gruppe schon aus älteren Schichten der nördlichen Festländer kennt, so beweist es nicht, daß sie dort entstanden ist und sich allmählich auch bis in die südlichen ausgebreitet hat oder dorthin ausgewandert ist. Denn aus den südlichen, insbesondere den äquatorialen Ländern ist noch zu wenig fossiles Material bekannt; vor allem steht unser Wissen über eocäne Säugetiere der heutigen äthiopischen und orientalischen Region noch ganz in den Anfängen.

Die Sätze 7, 8 und 17 zeigen übrigens eindringlich, mit wie großer Vorsicht man Schlüsse aus der Gegenwart auf einstige Verhältnisse ziehen und wie stark die Zurückhaltung ansteigen muß, wenn man in die fernen Zeiten des Paläozoikums zurückgeht. Der bei Satz 11 erwähnte Nachweis der außergewöhnlich starken tiergeographischen Veränderungen durch die Eiszeiten und Zwischeneiszeiten des Diluviums ist außerdem insofern wichtig, als wir gegenwärtig zwar vielleicht nicht in einer Zwischeneiszeit leben, aber doch offensichtlich noch erheblich unter den Einflüssen der letzten Eiszeit leiden. Dies lehrt uns, daß wir noch mit Verhältnissen zu rechnen haben, welche gegenüber der Norm der Vergangenheit ungewöhnliche sind. Dadurch wird selbstverständlich die richtige Beurteilung der früher allermeist herrschenden Verhältnisse sehr erschwert, da wir eben nicht einfach gemäß der sog. ontologischen Methode aus der Gegenwart auf die Vergangenheit schließen dürfen, wenn es sich um sehr lange eiszeitfreie Zeiten handelt.

Immerhin läßt sich aus den Sätzen 9, 10 und 11 schließen, daß wir mit im tiefsten Grunde ähnlichen Verhältnissen wie heute, nämlich mit Meer, Süßwasser und Land und mit ökologischen wie tiergeographischen Unterschieden wenigstens im Meere von den ältesten Zeiten an rechnen dürfen. Nur bezüglich der Tiefsee ist ein so auffälliger Wissensmangel vorhanden, daß er sich schwerlich mit nur vorläufigen Kenntnislücken erklären läßt. Auf S. 72—74 ist dies ja schon erörtert. Im Gegensatze zu jener wesentlichen Konstanz der Verhältnisse im Großen lehrt der Satz 10, daß im Kleinen diese sich sehr oft, rasch und stark änderten. Daher muß man damit rechnen, daß die Tiere immer wieder gezwungen wurden, in anderer Umwelt und in abgeänderter Vergesellschaftung zu leben.

Mißt man solch äußeren Verhältnissen eine große Bedeutung für die Entwicklung zu, etwa wegen des Zwanges auf die Tiere, sich immer wieder erneut veränderten Lebensverhältnissen anzupassen oder den Wohnort zu wechseln, so war seit dem Unterkambrium gemäß Satz 1 überreichlich Zeit und Gelegenheit zu solchen Einwirkungen geboten. Die Sätze 10, 11 und 12 sind deshalb nicht nur für Tiergeographie der Gegenwart und Vergangenheit äußerst wichtig, sondern auch für solche Hypothesen wie die von Rensch (1929; 1933), nach welcher Rassenkreise und geographische Abarten (Rassen) für die Heraus-

bildung neuer Arten von größter Bedeutung sind, wobei das auf S. 74 Ausgeführte zu beachten ist. Denn immer wieder mußte der Lebensraum geographischer Abarten verändert, eingeschränkt oder erweitert werden und mußten neue Verbindungen entstehen oder umgekehrt Isolationen, Auswanderungen oder Dezimierungen und auch Rassenmischungen erzwungen werden.

Die in **Satz 12** auf S. 27 kurz dargestellte Verbreitungsgeschichte der Camelidae, bei welcher deren Aussterben in Nordamerika, ihrer ursprünglichen Heimat, und dann wieder in Nordafrika sehr schwer erklärbar ist, zeigt, wie verwickelt der Entwicklungsvorgang von Tiergruppen sich in geographischer Beziehung gestalten kann. Dies warnt vor vor-eiligen Schlüssen, wenn noch zu wenige Befunde vorliegen.

Hier möchte ich auch zur Hypothese von Willis (1922) Stellung nehmen, die allerdings schon von Firbas (Schröder 1934, S. 1030 bis 1033) im wesentlichen ablehnend behandelt worden ist. Der Paläontologe hat allerdings, wie bereits Fräulein Reid (in Willis 1922, S. 167 ff.) betont hat, die Möglichkeit nicht, wie Willis mit Durchschnittszahlen zu arbeiten, und vor allem sind die Lücken der Kenntnisse über die einstige Verbreitung von Arten und Gattungen viel zu groß und zu häufig (Stromer 1940 a, S. 267, 268, 271/2; 1941, S. 5 bis 8, 11/12).

Jedenfalls hat sich Willis geirrt, wenn er (a. a. O., S. 32 bis 53, 201, 210, 229) immer wieder hervorgehoben hat, daß die Ausbreitung der Arten normalerweise sehr langsam sei, weil in der Natur alle Plätze schon besetzt seien und ganz selten welche frei würden, also im Kampfe ums Dasein erst erobert werden müßten. Selbst wenn man nämlich wie er offenbar getan hat, fälschlich Zeiten menschlicher Geschichte statt die so viel längeren geologischen im Auge hat, entstehen für Pflanzen, also auch für davon abhängige Tiere im kleinen immer wieder durch Wald- und Steppenbrände, Berg- und Gehängerutschungen und bei Hochwassern, in größerem Maßstabe bei aschenreichen Vulkanausbrüchen freie Stellen. Ganz im Großen aber wurden in geologischen Zeiten bei Trans- und Regressionen, Hebungen und Senkungen, Gebirgsbildungen, Versalzen, Aussüßen oder Austrocknen von Wasserbecken, bei Gletscherrückgängen oder Ausbreitungen und dadurch bedingte Faciesänderungen bald Räume frei, bald wurden sie eingengt. Ich brauche nur auf eine Geschichte Europas zur känozoischen Zeit als Beispiel zu verweisen, wie man sie in jedem Lehrbuche der Geologie findet.

Nimmt man aber örtliche Entstehung neuer Arten an, so ist der Grundgedanke von Willis insofern richtig, als sie bei Bewährung sich immer mehr ausbreiten, soweit natürliche Hindernisse oder überlegene Feinde oder Konkurrenten es nicht verhindern. Da diese Ausbreitung immerhin Zeit erfordert, könnte man aus der Größe des eingenommenen Areal auf das Alter der Art schließen. Sobald jedoch der Höhepunkt erreicht ist und der Rückgang beginnt, gilt dies nicht mehr. Hier erscheint mir nun von Bedeutung, daß in der Tierwelt in Rückgang befindliche systematische Einheiten offenbar sehr häufig waren, wie einigermaßen aus der Tabelle II zu Satz 14 (S. 32) ersichtlich ist, und Relikten wahrscheinlich nicht selten, da ich trotz des anfänglichen Standes unseres Wissens gerade über Fossilien der Südhalbkugel bei Satz 11 (S. 25/26) doch eine ganze Anzahl känozoischer anführen kann. Willis dürfte deshalb nach meiner Ansicht die Zahl von in Rückgang befindlichen Arten und von Relikten bei heutigen Pflanzen unterschätzt haben.

Der Satz 13 ist von großer deszendenztheoretischer Bedeutung sowohl für Hypothesen über das Entstehen wie insbesondere über das Verschwinden von Tierformen. Erstlich spricht vieles dafür, daß neue Formen in örtlich beschränkten Räumen entstehen, dann aber oft auffällig rasch aufblühen, indem sie eine weite Verbreitung gewinnen und eine große Mannigfaltigkeit erlangen. Dies dürfte sehr gut mit der von Sewertzoff (1931, S. 133 ff.) vertretenen Hypothese sich vereinbaren lassen, daß bei Neuentstehungen einer Periode der „Aromorphose“ eine solche der „Idioadaptation“ folge. Zunächst örtliche Entstehung, dann mehr oder minder rasche Ausbreitung stimmt auch gut mit Befunden der Tiergeographie überein, während die vielfach angenommene Parallelentwicklung, die gleichzeitig in weiten Räumen statthaben soll, zwar diskontinuierliche Verbreitung unschwer erklären läßt, aber sonst wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben dürfte<sup>71</sup>.

Aus Satz 13 geht aber auch hervor, daß die Frage des Aussterbens nicht so einfach zu lösen ist, wie vielfach angenommen wird. Erstlich wird bei Erörterung der Frage in der Regel nur das endgültige Aussterben von Tiergruppen in Rechnung gezogen, während R. Richter in einem kritischen Referate (N. Jahrb. f. Mineral. usw. 1938 B, S. 1184/5) mit Recht betont hat, daß z. B. bei den Trilobiten schon vom Kambrium an neben Neuentstehen und Aufblühen ständig ein Niedergang und Aussterben anderer Angehöriger der Ordnung stattgefunden hat. Ferner kommt man, wie ich (1912, S. 304 bis 316) schon auseinandergesetzt habe, mit der Annahme äußerer Ursachen nicht aus, denn die Frage ist noch weiter verwickelt, wie aus folgendem erhellt.

Daß nämlich nach Satz 5 die Lebensdauer der systematischen Einheiten begrenzt ist und nach Satz 13 deren Ende oft sehr rasch, oft ganz allmählich eintritt, läßt die Lösung der so vielfach erörterten Frage nach den Ursachen des Aussterbens besonders schwierig erscheinen. Andererseits erlaubt es, sie etwas zu präzisieren. Denn nach Satz 13 muß man einen mehr oder minder raschen Niedergang, der zu einem Dezimieren führt, und ein endgültiges Aussterben oder Ausrotten unterscheiden. Daß aber selbst ein sehr starkes Dezimieren nicht notwendig zum Aussterben führen muß, beweisen die auf S. 29 erwähnten + Ammonoidea, die unmittelbar danach bei dem Beginn der Jurazeit so rasch und stark wieder aufgeblüht sind. In einem solchen Falle sind selbstverständlich die Ursachen des Niederganges ebenso schwer klarzustellen wie die der Entfaltung. Die hier in Frage stehenden nach dem ersteren erscheinen bei sehr weit verbreiteten und mannigfaltigen Tiergruppen nur durch äußere Umstände kaum erklärlich<sup>72</sup>. Immerhin legt das von mir etwas genauer entworfene Bild des Umschwunges an der Wende von Meso- und Känozoikum (S. 30 bis 32) nahe, einen allgemeinen Temperaturrückgang oder nach Wilser (1931, S. 94, 176/7) eine Änderung in der Sonnenlichtstrahlung als zum mindesten mitwirkend anzunehmen<sup>73</sup>. Dies konnte sich bei Wasserbewohnern weniger schroff auswirken als insbesondere bei den landbewohnenden wechselwarmen + Dinosauria.

<sup>71</sup> Für diskontinuierliche Verbreitung ist bei Satz 12 eine meiner Ansicht entsprechende Erklärung gegeben.

<sup>72</sup> Wie verwickelt die Frage nach einer ungünstigen Reaktion der Tiere auf Änderungen äußerer Umstände ist, kann man aus der einschlägigen Arbeit Zimmers (1928) ersehen.

<sup>73</sup> Siehe Stromer 1934, S. 69/70, Anm., und Swinton 1934, S. 176 bis 188!

Bei schon dezimierten Gruppen, insbesondere bei Relikten, die nur noch örtlich vorkommen und in geringer Mannigfaltigkeit und meist auch kleiner Individuenzahl, können selbstverständlich rein örtliche, geologisch unbedeutende, zufällige Ereignisse ein völliges Aussterben oder Feinde ein Ausrotten verursachen. Man denke nur daran, daß auf eine kleinere Insel beschränkte Relikten wie *Sphenodon* Gray durch deren Senkung unter den Meeresspiegel oder durch einen so vernichtenden Vulkanausbruch wie den des Krakatau 1883, oder daß der nur noch in zwei benachbarten Flüssen lebende *Epicratorodus* Teller durch deren völliges Austrocknen vernichtet werden können! Damit würden größere Tiergruppen, die *Rhynchocephalia* beziehungsweise *Dipnoi Monopneumones*, als ausgestorben hervorgehoben, was insbesondere in kurz zusammengefaßten Veröffentlichungen oder gar in Tabellen als ein sehr bedeutender Vorgang erscheinen würde.

Gegenüber immer wieder geäußerten Behauptungen aber, daß die letzten Vertreter aussterbender Tiergruppen durch besondere Spezialisierungen in ihrem Bau oder auch durch Körpergröße ausgezeichnet seien, was zu der Meinung beitrug, daß in solchen Merkmalen ein Altersanzeichen (Senilität) oder die Ursache des Aussterbens gegeben sei (Depéret 1907, S. 242; Beurlen 1933, S. 105/6), habe ich schon vor Jahren (1905, S. 129/130; 1912, S. 307, 315) und später auch Wilser (1931, S. 61/2) ablehnend Stellung genommen. Auch nach Satz 13 und 14 ist es offenbar unrichtig. Manchmal allerdings, so bei + *Ammonoidea* und + *Dinosauria*, findet man in den Dezimierungszeiten ganz besonders hoch spezialisierte Formen, und auch manche Relikten sind sehr spezialisiert, z. B. die heutigen *Dipnoi Dipneumones*, die *Lepidosirenidae* (Dollo 1895, S. 82 ff.). Demgegenüber ist jedoch bei Satz 14 gezeigt worden, daß Riesen oft schon zur Zeit des Höhepunktes einer Tiergruppe oder wenigstens kurz danach auftreten (siehe Tabelle II!) und in Satz 11, daß letzte Vertreter oft kleine und nicht besonders spezialisierte Formen sind. Ich erwähne + *Dictyonema* im Unterkarbon, + *Conularia* und + *Orthoceros* in der Trias, + *Proëtidae* und + *Eurypterus* im Perm und + *Palaeoniscidae* in der untersten Kreide. Letzteres hängt damit zusammen, daß nach Satz 6 primitive Formen besonders langlebig zu sein pflegen, also höhere und spezialisiertere Angehörige derselben Gruppe überleben können. Dies erscheint mir bei der Beurteilung der Frage nach den Ursachen des Aussterbens von erheblicher Wichtigkeit.

Aus Satz 14 geht hervor, daß im Riesenwachstum eine Spezialisierung zu erblicken ist, die erst einzutreten pflegt, wenn die betreffende Gruppe eine gewisse Entwicklungshöhe erreicht oder bereits überschritten hat. Die speziellen Bedingungen klarzulegen, ist sehr schwierig, wie schon aus Pütter (1923) hervorgeht und ich (1936, S. 85 bis 93) gezeigt zu haben glaube.

Daß im Gegensatz zu der Annahme Depérets (1907, S. 199) allmähliches Größerwerden zwar die Regel bildet, aber kein Gesetz ist, geht aus meinen Ausführungen auf S. 35/6 schon genug hervor. Warum aber diese Regel besteht, ist nicht einfach zu erklären. Äußere Umstände, vor allem günstige Existenzbedingungen, dürften dabei wie bei der individuellen Entwicklung zum mindesten eine wesentliche Rolle spielen. Ich verweise darauf, daß es auch nach Rensch (1933, S. 63) nicht nötig ist, hier Orthogenese infolge eines inneren Entfaltungstriebes anzunehmen, wie es Diener (1916, S. 150) für wahrscheinlich gehalten hat.

Im Riesenwachstum wird nun gewöhnlich eine Überspezialisierung gesehen, die notwendig zu raschem Aussterben führt. Dies mag ja so häufig der Fall sein, daß man von einer Regel sprechen darf (Stromer 1912, S. 314; 1936, S. 85; Diener 1916, S. 148). Nach den Ausführungen am Schlusse von Satz 14 (S. 38/9) darf man aber gewiß nicht ohne weiteres annehmen, daß Riesen ohne Nachkommen aussterben, wie es z. B. Depéret (1907, S. 242) und Beurlen (1937, S. 33 bis 35) getan haben. Es ist vielmehr in jedem Einzelfalle zu prüfen, ob die Annahme wahrscheinlich ist.

Dafür wird im allgemeinen folgendes vorgebracht: Riesen sollen lange Zeit brauchen, bis sie zur Geschlechtsreife heranwachsen und zu wenig Junge hervorbringen; auch sollen sie zu viel Nahrung, also besonders günstige Umweltverhältnisse nötig haben, bei deren Verschlechterung also zugrunde gehen. Daß letzteres nicht gilt, dafür habe ich schon vor vielen Jahren (1905, S. 125) wenigstens für Säugetiere angeführt, daß die ernährenden Flächen nur im Quadrat, das Körpervolumen aber im Kubus zunimmt und daß kleine Tiere im Verhältnis viel mehr fressen, schon um die gleiche Temperatur aufrecht zu erhalten. Wieviel weniger wechselwarme Tiere zu fressen brauchen, dafür habe ich (1936, S. 86/7) Angaben zusammengestellt und außerdem darauf hingewiesen, daß gegenwärtig die zweizehigen Strauße (1905, S. 126, Anm. 1) und die Riesenschildkröten auf den Galapagosinseln (1936, S. 87) in sehr dürftiger Umwelt leben. Weiterhin habe ich erwähnt (1912, S. 315), daß von Eier legenden Riesen der Gegenwart noch gar nicht feststeht, daß sie wenige Junge hervorbringen, und daß Junge kleiner Tiere leicht in Massen zugrunde gehen, während solche von Riesen, wie diese selbst, weniger Feinde haben, also in verhältnismäßig viel größerer Zahl voll heranwachsen und sich dann fortpflanzen können (1905, S. 127). Osborn (1929 II, S. 879/880) hat dies übernommen, aber sonst hat es keine Beachtung gefunden, weshalb ich es hier wiederhole. Es richtet sich übrigens auch gegen Zimmers (1928, S. 310) Annahme, daß bei einem Größenwachstum bis zu einem Stadium, wo praktisch keine Feinde mehr in Betracht kämen, infolge Störung des Gleichgewichtes zwischen Vermehrung und Verminderung die Gefahr des Aussterbens der Art drohe.

Der Satz 15 entspricht der bei Landbewohnern bekannten Abhängigkeit der Tierwelt von der pflanzlichen. Es ist aber, wie auf S. 39 schon ausgeführt wurde, auffällig, daß auch im Meere, wo keine großen Umwälzungen der Algenflora, sondern verhältnismäßig geringe (Pia 1942) festgestellt sind, und nur in der Kreidezeit die angiospermen Seegräser hinzukamen, diejenigen der Tiere erst nach solchen der Landpflanzenwelt erfolgt sind. Es spricht dies wohl dafür, daß die großen Umänderungen in der Tierwelt nicht etwa einfach nur oder auch nur hauptsächlich durch die der Pflanzen bedingt sind, sondern daß man eine tiefere Ursache suchen muß.

Bei Satz 16 ist zu erwägen, daß gemäß den Sätzen 4 und 10 über die ganze Ökumene im Meer, Süßwasser und auf dem Lande geltende, scharfe Grenzen zwischen den Perioden und ihren Unterabteilungen gar nicht bestehen können. Nur mehr oder minder örtliche, insbesondere bei Facieswechsel, sind zu erwarten. Deshalb muß ein wissenschaftlicher Streit vom paläozoologischen Standpunkte aus über Abänderung des bisherigen Schemas ziemlich unfruchtbar bleiben (Stromer 1940, S. 89/90). Aus praktischen Gründen erscheint es vielmehr geboten, an dem

bisherigen Schema festzuhalten und strittige Fragen durch internationale Übereinkünfte zu erledigen (Stromer 1942, S. 98), bis es gelingt, in der anorganischen Welt exaktere Altersbestimmungen zu gewinnen, sei es auf Grund astronomischer Daten oder durch Altersbestimmungen von Mineralien.

Wenn man gemäß Satz 16 sich überlegt, daß in jeder Unterabteilung jeder Periode mindestens von der Karbonzeit an, abgesehen von der Tiefsee, so ziemlich alle bewohnbaren Räume als von Tieren bewohnt erwiesen sind, und daß die Verbreitung von Land und Meer und sonstige topographische Verhältnisse und damit auch klimatische anders waren und daß infolgedessen auch die geographische Verbreitung der Pflanzen und Tiere wechseln mußte, und daß endlich außerdem immer neue Arten und Gattungen erschienen sind, während andere verschwanden, so muß man sich darüber klar sein, daß bei aller Einheitlichkeit der Lebewelt vom Unterkambrium an bis jetzt eine unendliche Mannigfaltigkeit herrschte. Die Formenfülle der Tierwelt ist also, wenn man das Ganze überschaute, außerordentlich viel größer als es die gegenwärtige erscheinen läßt. Selbst von fossil wohl erhaltungsfähigen Tieren der geologischen Vergangenheit kann uns deshalb nur ein verhältnismäßig kleiner Bruchteil bekannt sein (Stromer 1941, S. 5 ff.).

Die daraus hervorgehende Einsicht in die Anfänglichkeit unserer Kenntnisse kann nicht oft genug betont werden; denn sie mahnt zur Vorsicht bezüglich aller Schlüsse, insbesondere solcher, die aus bisher negativen Befunden gezogen werden. Die gesamte fossil erhaltungsfähige Lebewelt irgendeiner Unterabteilung einer Periode auch nur einigermaßen vollständig darzustellen, sind wir also noch lange nicht in der Lage. Jedenfalls legt aber die jetzt schon in manchen Gruppen, z. B. bei Foraminifera, Pelmatozoa und Reptilia, gerade durch Fossilfunde bezeugte Formenfülle den Gedanken nahe, dem K. v. Goebel (1928, S. 43) schon bezüglich der rezenten Pflanzen Ausdruck gegeben hat: „Ohne einen für uns derzeit nicht näher analysierbaren immanenten ‚Bildungstrieb‘ der Organismen ist nicht auszukommen.“ Erklärt erscheint dadurch allerdings so wenig wie durch die Bezeichnung „Spieltrieb der Natur“, aber immerhin ist damit klargestellt, daß man mit Umwelteinflüssen allein nicht auskommen zu können glaubt.

Aus den Sätzen 15 bis 17 geht aber ein gesetzmäßiger, zielstrebig erscheinender Verlauf der Entwicklung der Lebewelt hervor, der im großen und ganzen, allen örtlichen und zeitlichen Variationen zum Trotz, sich abgespielt hat. Daß die Pflanzenwelt darin der tierischen voranging, erscheint bei der primären Abhängigkeit der letzteren von jener nur natürlich.

Was die Schnelligkeit der Entwicklung anlangt, so hat man leider noch viel zu unsichere Anhaltspunkte für die Dauer der Perioden und gar ihrer Unterabteilungen, um sie vergleichend beurteilen zu können. Sicher ist nur, daß sie gemäß Satz 13 wechselte, und daß sie bei verschiedenen Tiergruppen außerordentlich verschieden war, wie schon aus den Sätzen 5 und 6 hervorgeht. Dies erscheint nun deszendenz-theoretisch nicht unwichtig. Denn Rensch (1933, S. 33) hat gegen die Annahme der Genetiker, innere Ursachen, neue Mutanten von Genen hervorruhend, führten zur Artentstehung, folgende Erwägung gemacht. Es müßten dann Formen mit rascher Generationsfolge schneller neue Arten hervorbringen; es hätten aber während der Tertiärperiode gerade die Säugetiere sich rascher geändert als andere Tiergruppen, obwohl ihre

Generationsfolge doch eine langsame ist. Ich verweise darauf, daß man schwerlich behaupten kann, die riesigen Proboscidea hätten sich in dem Zeitraum vom Unteroligocän bis zum Oberpliocän langsamer entwickelt als etwa die kleinen bis mittelgroßen Artiodactyla Bunodontia.

Es läßt sich aber auch die Dauer der Einwirkung äußerer Ursachen keineswegs als einfach im Einklang mit dem Entwicklungstempo erweisen. Wir haben auch keinen Anhalt dafür, daß die Säugetiere während der Tertiärzeit in Europa, wo ein besonders starker und häufiger Wechsel der äußeren Verhältnisse nachgewiesen ist, sich rascher und intensiver entwickelt haben als in Nordamerika, wo dieser Wechsel offenbar geringer war (Stromer 1912, S. 300). Dieser Befund läßt sich mit der oben (S. 75/6) erwähnten Hypothese, daß tiergeographische Änderungen und geographische Abarten für die Entstehung neuer Arten von größter Bedeutung wären, schwer vereinigen. Auch der Befund von Girty (1909, S. 308/9), daß während der Oberkarbonzeit im westlichen Nordamerika trotz vielfachen Wechsels der äußeren Verhältnisse die Wirbellosenfauna sehr gleichgeblieben ist, muß hier erwähnt werden. Im allgemeinen hat die Höhe der Organisation offenbar eine große Rolle gespielt, indem niederstehende Formen laut Satz 6 geologisch langlebiger zu sein pflegen als höher spezialisierte, was eben z. T. damit zusammenhängt, daß diese sich rascher zu verändern pflegen.

Der Satz 18 findet auch in manchem unter Nr. 19 bis 22 Ausgeführten seine Bestätigung. Die bemerkenswerte Erscheinung gleichsinniger Veränderungen läßt sich schwerlich durch äußere Ursachen allein erklären.

Aus Satz 19 läßt sich schließen, daß in der Regel eine Entwicklung statthatte, deren Ergebnis ein regelmäßigerer, weniger weit variabler Bau der Tiere war bei stärkerer Differenzierung der einzelnen Teile. Dem entgegen kann es befremden, daß nach Satz 20 Rückbildungen viel häufiger beobachtet und mehr oder minder genau verfolgt sind als Neubildungen oder Verstärkungen fossil erhaltungsfähiger Teile. Dies wird aber erklärlich, da es mit dem unter Satz 20 Ausgeführten im Zusammenhange steht. Denn größere Beweglichkeit hat eine Rückbildung schwerer Panzer, oft auch mancher anderer Skeletteile zur Vorbedingung. Größere Beweglichkeit und damit erheblichere Aktivität ist aber wiederum ohne Verbesserung des Nervensystems kaum möglich. Diese besteht nun wesentlich in stärkerer Konzentration. Daß diese eine große Rolle spielt, geht aus Satz 22 hervor.

Die Sätze 17 und 19 bis 22 lassen keine andere Auslegung zu, als daß eine im Ganzen und Großen allmähliche Entwicklung stattgefunden hat, die nicht nur zu einer Annäherung an die Gegenwart führte, sondern die auch in anderem Sinne als zielstrebig bezeichnet werden kann und die jedenfalls bestimmt gerichtet zu nennen ist. Innerhalb der Tierstämme, dort wo reichliche und genügend erhaltene Fossilien zu finden sind, ist bekanntlich die Hoffnung sehr berechtigt und oft schon mehr oder weniger gut erfüllt, im Sinne der Abstammungslehre Verwandtschaften nachzuweisen durch Finden von Übergängen in Gestalt und vermutlicher Lebensweise, die zeitlichen und räumlichen Verbindungen entsprechen, also auch im Kleinen allmähliche Entwicklungen nachzuweisen. Ich erinnere nur an die Equidenstammreihe und andere, die zwar oft lückenhaft und in manchem strittig, doch im wesentlichen die stattgehabte Entwicklung verfolgen lassen. Weil es hier zu weit führen würde, und wie er-

wähnt, gerade im Kleinen noch zu vieles unsicher ist, gehe ich auf die schon so vielfach dargestellten und erörterten Stammreihen nicht ein, sondern erwähne sie an dieser Stelle nur als mit dem im Großen Aufgezeigten in Übereinstimmung<sup>74</sup>.

Besonders wichtig ist bei dieser, daß eine bestimmt gerichtete und laut **Satz 23** eine Höherentwicklung vorliegt. Freilich starben nicht nur außerordentlich viele stark spezialisierte, sondern auch hoch organisierte Tiere aus und leben heute noch viele primitive. Dies entspricht eben dem Satz 6, aber gemäß den Sätzen 17, 21 und 22 traten die niedrigeren Tiergruppen doch immer mehr zurück und höhere immer mehr hervor. So z. B. wimmelt das heutige marine Plankton zwar von Protozoa und sind darin niedrige Wirbellose, wie Quallen und Copepoden, sehr häufig, aber eine Fülle von Larven so hochstehender Tiere wie Malacostraca und Fische und auch erwachsene Vertreter von solchen sowie Pteropoda und Heteropoda leben darin.

Wenn nun auch die Höherentwicklung keineswegs eine allgemeine war, so erscheint weiter von Bedeutung, daß man nach Satz 23 in ihr eine Vervollkommnung erblicken darf, was allerdings Hennig (1929, S. 23/24, 30) bestritten hat. Es liegt darin ein Werturteil, das man nach Plate (1928, S. 746 bis 757) und Hesse (1929, S. 28) im Sinne eines Vergleiches mit Maschinen fällen darf, die als vollkommener gelten, wenn sie nicht nur präziser arbeiten, sondern auch zu besseren und vor allem mannigfacheren Leistungen verwendbar sind.

Der einwandfreie Nachweis einer bestimmt gerichteten, sehr verbreiteten Höherentwicklung in der Tierwelt (und Pflanzenwelt) ist von größter wissenschaftlicher Bedeutung auch in weltanschaulicher Hinsicht. Wenn man nun nach den Ursachen sucht, steht man vor der Schwierigkeit, daß äußere kaum nachweisbar sind. Erstlich ist hier nämlich zu betonen, daß wir die einstige Umwelt nur schwer und zu wenig gesichert und genau erschließen können. Nur zu oft geschieht dies ja wesentlich oder völlig auf Grund der vermuteten Lebensweise der fossilen Organismen, wobei man sich selbstverständlich leicht in einem *circulus vitiosus* bewegt, wenn man dann wiederum auf den Einfluß dieser Umwelt auf jene schließt. Sodann hat W. Quenstedt (1929, S. 524) darauf aufmerksam gemacht, daß es nicht angeht, einfach auf ein zeitliches Zusammenfallen eines tektonischen Vorganges mit seiner Einwirkung auf die Lebewelt zu rechnen. Hierzu verweise ich auf meine Feststellung (auf S. 74), daß tiergeographische Änderungen, die man als Folge von topographischen und klimatischen ansehen muß, rascher verlaufen sind als Neuentstehungen von Arten. Ferner lassen sich nur zu oft erdgeschichtliche Vorgänge noch nicht sicher und genau genug feststellen, z. B. weit verbreitete vulkanische oder Trans- und Regressionen des Meeres, von denen man noch nicht weiß, ob sie in bestimmten, eng begrenzten Zeiten mehr oder minder örtlich beschränkt oder weiträumig waren. Es stehen auch unsere Kenntnisse über einstige Klimate noch ganz in den Anfängen, wie vor allem aus Kerner-Marilaun (1930, S. 9 ff., 502 ff.) ersichtlich ist. Endlich hat Zimmermann (1938, S. 96) mit Recht betont, daß der Paläozoologe bei der Erforschung der Ursachen fast allein den Schluß „*post hoc, ergo propter hoc*“ anwenden kann, was unsicher und mehr oder minder gewagt ist.

<sup>74</sup> Wichtig ist, daß auch bezüglich der Entwicklung der Pflanzenwelt sich den Sätzen 17, 22 bis 24 entsprechende aussprechen ließen.

So ist es nicht zu verwundern, daß in der vorliegenden Frage noch Hypothesen aufgestellt oder Vermutungen geäußert werden, die sich schroff gegenüberstehen. Ich erwähne nur einige aus der sehr umfangreichen Literatur. Dacqué (1921, S. 82 bis 99) hat abgelehnt, daß die Umwelt Einfluß auf die Neuentstehung von Typen habe, wenn er auch einen solchen auf reversible oder unbedeutende Umgestaltungen der Tiere zugegeben hat. Pompeckj aber, der wie die meisten älteren Paläontologen der Umwelt einen erheblichen Einfluß auf die Lebensweise und Umformung der Tiere angenommen, aber keinen Vervollkommnungstrieb anerkannt hat (1925, S. 13 bis 16, 19), hat zu zeigen gewußt (1926), daß man von einer Entwicklung der Erde im Sinne eines Alterns nicht sprechen könne, nur von einem rhythmischen Geschehen. Hennig (1929, S. 20/1) hat dementsprechend betont, daß man in äußeren Vorgängen der Erde zwar von mannigfachen, häufigen und oft sehr erheblichen Änderungen Beweise habe, aber keine bestimmte Entwicklung oder gar eine Höherentwicklung annehmen dürfe. Nach ihm schreibt die Umwelt dem Leben zwar Bedingungen vor, kann aber weder Ursache noch Triebkraft von dessen Entwicklung sein. Im Gegensatz zu dieser schroffen Ablehnung hat Beurlen (1937, S. 146 ff.), der Uexküll folgend die Beziehungen von Umwelt und Organisation tiefer als bisher faßt, doch im wesentlichen eine Nötigung zur Anpassung durch Umweltsänderungen angenommen, ja sogar eine Komplikationssteigerung auch der Erdoberfläche behauptet (a. a. O. S. 240). Schindewolf endlich (1937) hat Hypothesen über den Einfluß von Gebirgsbildungen auf die Entwicklung der Tierwelt widerlegt, erkennt jedoch einen solchen durch kosmische Vorgänge, speziell durch allgemeine, nicht aber durch örtliche Klimaänderungen an.

All den ablehnenden Stellungnahmen muß man nun zugeben, daß in der Tat die meisten bisherigen Hypothesen über derartige Einflüsse auf sehr schwachen Füßen stehen und selbst bei dem bisherigen Stande des Wissens sich als irrig bezeichnen lassen. Wenn z. B. Frech (1909, S. 2) die sehr vorsichtig geäußerte Hypothese von Staffs, daß infolge der variskischen und alpinen Gebirgsbildung erhöhter Kalkgehalt des Meerwassers die Blüte der + Fusulinidae an der Karbon-Perm-Wende und der Nummulitidae zur Eocänzeit hervorgerufen habe, so ist — abgesehen von der falschen Vorstellung über die Kalkaufnahme der Tiere — übersehen, daß die erstere Blütezeit nach der Gebirgsbildung, die andere aber vor der wesentlichen, allerdings nach der laramischen, stattgefunden hat.

Gründlicher ist Matthew (1915) vorgegangen. Er hat allerdings Chamberlins Hypothese eines Wechsels von Meeresausbreitung mit gleichmäßigem, feuchtem und warmem Klima und von Hebungen des festen Landes mit starken Klimagegensätzen und besonders mit kalten und trockenen Klimabezirken einfach übernommen, einen Rhythmus, der in solcher Einfachheit erst noch zu beweisen wäre. Er hat aber, wenigstens für Land und Süßwasser bewohnende Wirbeltiere und besonders Säugetiere ziemlich eingehend nachzuweisen versucht, daß nicht nur wesentliche Änderung tiergeographischer Verhältnisse, sondern auch gerade Neuentstehung höher stehender Formen im Norden infolge starker Klimagegensätze, die höhere Aktivität und härteren Kampf um das Dasein erzwingen, immer wieder stattgefunden hat.

Gegen die Hypothese nordischer Entstehung habe ich nun schon Einwände gemacht (1916, S. 415/16; 1935) und vor allem Bedenken wegen ungenügender Kenntnis gerade der vor-diluvialen, nordischen Wirbeltiere erhoben (1935; 1941, S. 16); hier aber muß ich hervor-

heben, daß in einem Rhythmus äußerer Vorgänge keine Höherentwicklung zu finden ist, diese jedoch auch in der marinen Lebewelt statthatte.

Schließlich erwähne ich noch Kober (1932), da er wie Matthew nicht den von Schindewolf (1937, S. 170 bis 172) mit Recht bekämpften Fehler beging, nur auf verhältnismäßig schmale Streifen beschränkte Gebirgsbildungen für seine Hypothesen heranzuziehen, sondern ganz großräumige Vorgänge, und für diese ebenfalls einen Rhythmus annahm, nämlich einen Wechsel geosynclinaler und orogener Phasen. Wenn er (a. a. O. S. 17) das große Sterben am Ende der Kreidezeit <sup>75</sup> mit der Umkehr der mesozoischen geosynclinalen Phase zur orogenen tertiären in Zusammenhang brachte, so vermißt man jedenfalls eine Ausführung, wie man sich den Einfluß vorstellen soll. Kober (S. 41) sah aber auch darin, daß durch die Orogenesen kleine Urkontinente der Vorzeit zu den heutigen Großkontinenten wurden, einen Fortschritt. Hier kommt man jedoch auf ein noch allzu strittiges Gebiet, denn bis in die Neuzeit wird vielfach gerade das Gegenteil angenommen, indem manche einen enormen Gondwanakontinent des jüngeren Paläozoikums allmählich zerfallen und die Anhänger Wegeners gar die Alte und Neue Welt durch Aufreißen und Erweitern einer atlantischen Spalte erst im Laufe des Mesozoikums trennen lassen. Auf so ganz unsicherer Grundlage darf man keine weitgehenden Hypothesen aufbauen, wie die eines Fortschrittes in der Erdgeschichte.

Ein richtiger und hier wichtiger Kern scheint mir aber in Kobers Ausführungen zu stecken. Ein Angliedern an alte, ziemlich starre Festlandskerne (Fennoskandia, Angaraland, kanadischer Schild usw.) in seit den ältesten Zeiten wiederholten Orogenesen kann wohl entgegen der oben erwähnten Ansicht Pompeckjs als eine Alterung der Erde angesehen werden. In der Vermehrung stark gestörter Teile der Erdkruste, der allerdings Verwitterung und Abtragung entgegenwirken, könnte man wohl eher eine Komplikationssteigerung sehen, als in der auf S. 83 erwähnten, welche Beurlen in zunehmender Beeinflussung der Bodenbildung durch Organismen erblickt hat. Auch das Fortbewegen von Festlandsblöcken in bestimmten Richtungen und sehr lange Zeiten hindurch, wenn die Hypothese Wegeners im wesentlichen richtig wäre, möchte ich hier ebenso erwähnen wie das Einschränken und z. T. Unterbrechen des einst wohl erdumspannenden Tethysmeeres als Vorgänge, welche zweifellos das Klima weitgehend verändern und so auf die Lebewelt einwirken mußten, Vorgänge, welche wenigstens sehr lange Zeiten hindurch wesentlich in bestimmter Richtung erfolgt sind. Einen Fortschritt, eine Höherentwicklung der Erde vermag ich aber darin ebensowenig zu sehen wie in dem allmählichen Zerfall schwerster Atome, auf den Schuh (1937, S. 119) mit Recht hingewiesen hat. Wie dieser auf die Lebewelt eingewirkt haben soll, wäre übrigens erst noch zu begründen. Denn, wenn allmählich schwere Elemente abnahmen, ja vielleicht einige schon ganz verschwunden sind, bedeutete es ja eine Verarmung von Einflüssen auf die Organismen, während nach den Sätzen 23 und besonders 24 im Gegenteil eine Bereicherung derselben anzunehmen ist. Man müßte die Hypothesen aufstellen entweder, daß Hemmungen wegfielen, oder daß die bei dem Zerfall entstandenen, leichteren Elemente einen fördernden Einfluß hatten. Ein Beweis dafür wäre aber schwer zu erbringen.

---

<sup>75</sup> Siehe oben auf S. 30 bis 32!

So wenig ich wie Kühn (1942, S. 234/5) eine Höherentwicklung in dem Bereich des Anorganischen anzuerkennen vermag, kann ich andererseits entgegen Beurlen (1937, S. 77 ff., 104 ff.) und Schindewolf (1942 a, S. 372) in dem der Tiere cyklische Vorgänge finden, während bekanntlich in der Sedimentation solche eine große Rolle spielten (Daqué 1915, S. 240 bis 267). Gemeinsam beiden Reichen sind zwar Rhythmen, aber diese sind in der Geschichte der Tierwelt viel seltener nachweisbar, wenn auch gemäß Satz 13 mehrfach zu erkennen, aber zeitliche Beziehungen beider sind bisher schwer nachweisbar. Facieswechsel, der mit den Sedimentationscyklen zusammenfällt, kommt ja für unsere Frage nicht in Betracht.

Allermeist wird übrigens, wenn von äußeren Einflüssen auf die Tiere die Rede ist, das Klima besonders hervorgehoben und mit Recht. Denn von ihm hängt nicht nur die Pflanzenwelt wesentlich ab und dadurch mittelbar auch die tierische, sondern auch unmittelbar in hohem Grade die letztere, wenn auch homöotherme Tiere, also Vögel und Säugetiere, weniger als wechselwarme. Man hat nun Beweise, daß das Klima der Vorzeit meistens anders war als gegenwärtig und daß es im Großen wie im Kleinen gewechselt hat. Schon aus der anderen und so veränderlichen Verbreitung von Land und Meer und von höheren Gebirgen geht dies einwandfrei hervor. Leider aber stehen wir, wie oben (S. 82) erwähnt, bezüglich positiver, genauer und sicherer Erkenntnisse noch in einem Anfangsstadium. Trotzdem muß man versuchen, schon aus dem wesentlich Gesicherten Schlüsse zu ziehen.

Zweifellos ist die geographische Verbreitung der Tiere wie auch die Ausbildung der Rassen vom Klima in hohem Maße bedingt, was auch früher der Fall sein mußte. Oben, S. 75/6, habe ich nun schon erwähnt, welche große Bedeutung für die Entstehung neuer Arten Rensch (1929; 1933) den Rassen zuschreibt. Dabei ist gar nicht einzusehen, warum Schindewolf (1936, S. 96 bis 98; 1937, S. 185/6) zugibt, daß allgemeine Klimaänderungen auf die Entwicklung der Tierwelt Einfluß haben sollen, örtliche aber nicht. Er müßte denn die Annahme örtlicher Entstehung neuer Arten ablehnen. Für sie sprechen aber doch u. a. zahlreiche, gesicherte Befunde bei fossilen Landsäugetieren, besonders wenn man den Begriff örtlich nicht zu eng faßt.

Wenn aber Matthew (1915, S. 177) annahm, daß trockenes, kaltes Klima die Aktivität und die Entstehung neuer, höherer Formen von Landbewohnern anrege, so sollte man meinen, daß sich in Zeiten warmen, ausgeglichenen Klimas, wie man es für Jura und Kreide annimmt, eine geringere Umänderung der festländischen Tierwelt, und in solchen mit sehr starken Klimagegensätzen mit vielfach sehr kaltem Klima, wie die Diluvialzeit war, eine besonders starke Umwälzung durch Entstehen neuer Arten finden müsse. Es scheint mir jedoch derartiges nicht nachweisbar zu sein; wenigstens tauchten unter den + Dinosauria des mittleren und jüngeren Mesozoikums immer wieder reichlich neue Formen auf, während man aus der Diluvialzeit zwar viel von tiergeographischen Verschiebungen weiß, von Neuentstehen von Arten, abgesehen von Hominidae, aber wenig.

Vielleicht gilt auch hier die Arndt-Schulz'sche Regel, welcher in der Physiologie eine wichtige Rolle zugeschrieben wird, daß nämlich die Lebenstätigkeit durch schwache Reize angefacht, durch mittelstarke gefördert, durch starke gehemmt und durch stärkste auf-

gehoben wird. Man könnte annehmen, daß die durch die Eiszeiten oder auch durch den Wechsel von diesen mit den warmen Zwischeneiszeiten ausgeübten Reize zu stark waren, um zu Neuentstehung von Formen anzuregen oder sie zu fördern, sondern sie eher hemmten und sogar zu erhöhtem Aussterben führten. Jedenfalls wäre aber dabei die Verschiedenheit der Reizempfindlichkeit der verschiedenen Tiergruppen in Rücksicht zu ziehen. Wilser (1931, S. 173 bis 179) hat ja mit Recht sie gegenüber der Licht- und Strahlungsempfindlichkeit stark hervorgehoben, und dasselbe gilt selbstverständlich auch bei wechselwarmen und gleichwarmen Tieren gegenüber Abkühlung.

Ein Fall verdient aber doch, hier hervorgehoben zu werden. Man hat nämlich allen Grund, für die Zeit vom Oberkarbon bis zur Trias eine geokratische Phase anzunehmen, für das Oberkarbon in weiter Verbreitung auch die variskische Gebirgsbildung, für Oberkarbon und Perm ferner in weiten Teilen der südlichen Festländer dazu Eiszeiten (Salomon 1933; Du Toit 1937), endlich für ausgedehnte Gebiete in der Perm- und vor allem in der Triaszeit ein arides Klima. Hier liegt nun wirklich nahe, mit diesen besonderen Umständen, vor allem mit den klimatischen Extremen die ungewöhnlich großen Umänderungen in der Lebewelt in ursächlichen Zusammenhang zu bringen, zuerst die auf S. 39/40 erwähnte Umwälzung in der Landflora, das Aufkommen der Gymnospermae, dieser folgend die in der Tierwelt. Bei ihr kann man insbesondere das Entstehen der Holometabolie der Insekten, und am Ende der Trias das homöothermer Säugetiere als Anpassung an jahreszeitliche Gegensätze, um die ungünstigen Jahreszeiten gut zu überdauern, auffassen. Bewiesen kann es, wenigstens zur Zeit, nicht werden, aber eine Hypothese mit großer Wahrscheinlichkeit, wesentlich im Sinne von Matthew, dürfte es sein.

Mißlich ist aber, daß man in der Kreidezeit und am Ende der mesozoischen Ära ebenfalls eine Umwälzung in der Pflanzen- und dann in der Tierwelt von größtem Ausmaße vor sich hat, jedoch nur bei der Wende des Meso- und Känozoikums von einer geokratischen Phase sprechen kann, aber nicht von einer besonderen Gebirgsbildung, außer der lamarischen, oder von Eiszeiten und aridem Klima. Wilsers oben, S. 77, erwähnte Hypothese, daß in dieser Zeit eine Änderung in der Sonnenlichtstrahlung Ursache des großen Aussterbens gewesen sei, und die Annahme einer gewissen Abkühlung, können so lange nicht über bloße Vermutungen hinauskommen, als jeder astronomische Anhalt dafür fehlt, daß gerade damals derartige stattgefunden hat.

Jedenfalls halte ich Hennigs oben, S. 83, erwähnte, völlige Ablehnung äußerer Ursachen der Entwicklung für übertrieben, wenn ich auch, wie im Falle des Aussterbens (1912, S. 316), innere für wichtiger erachte. Zum mindesten können ja veränderte, äußere Bedingungen stärkere Gen-Umbildungen anregen.

Was nun die bestimmte gerichtete Entwicklung anlangt, so muß ich wiederholen, daß es sich nur um die Regel, nicht um ein Gesetz handelt, wie schon aus den zahlreichen, von mir bei den Sätzen 17 bis 22 erwähnten Ausnahmen hervorgeht. Hierzu ist nötig, auf Dollos bekanntes Gesetz der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung einzugehen, das gerade von Paläozoologen schon oft erörtert und überaus häufig bei Konstruktionen von Stammreihen als Grundlage benutzt wird. Nachdem es Abel (1912, S. 616; 1929, S. 308 bis 315) ziemlich eng gefaßt hatte, wurde es von Dacqué (1935, S. 213 bis 226)

für ausnahmslos geltend erklärt und von Beurlen (1937, S. 266 bis 278) in erheblich weiterer Bedeutung sogar als eine „Grundkategorie des Geschichtlichen“.

Was des letzteren Behauptung anlangt, ein zeitlicher Vorgang könne überhaupt nicht rückgängig werden, so steht dem z. B. der Kreislauf der Planeten entgegen, wobei sich im wesentlichen nichts verändert. Wenn man ferner bei Fossiluntersuchungen keine völlige, gestaltliche Gleichheit älterer und jüngerer Angehöriger einer Stammreihe findet, so ist zu bemerken, daß mathematische Gleichheit in der Natur, insbesondere bei Organismen, gar nicht zu erwarten ist. Dies gilt zeitlich wie räumlich. R. Richters (Fejervary 1926, S. 183) Vergleich mit einem Kaleidoskop erscheint mir jedenfalls trotz Beurlens Einwänden (1937, S. 38) hier gut angebracht.

Unzweifelhaft ist jedenfalls, daß eine Umkehr von Entwicklungsrichtungen nicht selten ist. Bewiesen wird es ja schon durch Rückbildungen, auf welche ich bereits hingewiesen habe (1912, S. 288).

Ich füge noch an, daß bei Cephalopoda Dibranchiata wenigstens große Wahrscheinlichkeit besteht, daß die + Belemnoida von + Orthoceratidae abstammen und von ihnen wieder die känozoischen Sepioidea. Ist dem so, dann hätte sich in der ersten Zeit des Mesozoikums ein sehr stattliches Rostrum entwickelt, das während der Tertiärzeit rudimentär wurde. Nopcsa (1923 a) hat weiterhin Fälle von Entwicklungsumkehr bei fossilen Reptilien erörtert; derjenige bezüglich der Postorbitalspange allerdings ist, wie ich oben (S. 44, Anm. 54) ausgeführt habe, gerade ganz im Sinne von Dollo aufzufassen. Endlich erwähne ich die Entwicklung der *Terebratula + diphya*-Gruppe nach der Darstellung von Buckman (1906, S. 438 bis 440). Danach soll hier nicht nur die tiefe Einbuchtung der Stirnseite sich zu einem, das ganze Gehäuse durchsetzenden Loche schließen, was durch zahlreiche Übergänge bewiesen ist, sondern dann das Loch wieder völlig verschwinden, so daß zuletzt wieder eine normale Gehäuseform erscheint. Es paßt aber die ganz seltene Form, welche den Übergang zu letzterer Gestalt zeigt, in ihrem nicht dreieckigen Umriss nicht in die angenommene Stammreihe und vor allem ist gerade bei dieser wichtigen Art, *Terebratula* (*Pygope*?) + *solidescens* Buckman das geologische Alter nicht gesichert (Buckman 1906, S. 447).

Wenn ich aber eine Entwicklungsumkehr für erwiesen halte, so muß ich doch betonen, daß mir kein einwandfreier Beweis dafür bekannt ist, daß aus dem Endstadium erneut eine der ersten Entwicklung wesentlich gleiche hervorginge. Die iterativen Formbildungen, die ich oben (S. 16/17) erörtert habe, werden ja, z. B. bei Pectinidae, nicht so aufgefaßt, als hätten sich die ungleichklappigen wieder in normale, gleichklappige zurückgebildet, aus welchen dann nach einiger Zeit wieder ungleichklappige entstanden wären, sondern es ist erwiesen, daß gleichklappige Pectinidae durchgehend lebten, und es wird angenommen, daß aus diesem Hauptstamm von Zeit zu Zeit ungleichklappige sich abzweigten, die zweimal wieder ausgestorben sind.

Die von Dollo gefundene Gesetzmäßigkeit habe ich nun schon vor Jahren (1912, S. 288, 296, 304) unter diejenige gestellt, welche ich „Döderleins Trägheitsgesetz“ genannt habe. L. Döderlein, wohl der bedeutendste, zoologische Systematiker seiner Zeit und zugleich auch ein trefflicher Paläontologe, hat diese Benennung gewiß verdient. Denn er hat Jahre, bevor Eimer auf Grund von Studien rezenter, also zu gleicher Zeit lebender

Schmetterlinge den Begriff der Orthogenese definiert hat, und lange vor dem Ausbau der modernen Erblchkeitslehre an zeitlichen Reihen fossiler Säugetiere nicht nur eine bestimmt gerichtete Entwicklung festgestellt, sondern auch „eine Art von *vis inertiae*“ (1887, S. 399). Wesentlich auf dem Boden der damals herrschenden Richtung der Deszendenztheorie stehend, hat er angenommen, daß bei längerer Einwirkung gleichbleibender Ursachen eine bestimmte Entwicklungsrichtung sich herausbilden könne, wobei nicht etwa bestimmte Merkmale vererbt würden, sondern eine Tendenz, solche in bestimmter Weise auszubilden. Über Eimers spätere Auffassung der Orthogenese hinausgehend, hat er aber dann vor allem angenommen, daß diese Tendenz, wenn sie lange genug bestanden habe, weiter dauern und sich sogar verstärken könne, auch wenn die ursprüngliche Ursache weggefallen sei. Deshalb könnten Organe sich bis zur völligen Nutzlosigkeit, ja selbst zur Schädlichkeit ihres Trägers umbilden. Das Aussterben extrem spezialisierter Tiere erkläre sich so.

Es ist also nicht richtig, daß nach Abel (in Fejervary 1926, S. 183; Abel 1929, S. 396) das Döderleinsche Trägheitsgesetz mit Orthogenese identisch ist, vielmehr fällt Abels „biologisches Trägheitsgesetz“ (1928, S. 1 bis 15, 95 bis 102) wesentlich mit ersterem zusammen, wie bereits Daqué (Referat im N. Jahrb. f. Mineral. usw., 1930 III, S. 92), Kober (1932, S. 92) und im wesentlichen schon Beurlen (1930, S. 548) festgestellt haben <sup>76</sup>.

O. Abel (1928) hat Döderleins Trägheitsgesetz etwas erweitert und abgeändert, vor allem aber es mit Gesetzen der Mechanik in Beziehung gebracht, während Döderlein nur von einer Art *vis inertiae* gesprochen hatte, und ich schon darauf verwiesen habe, daß es sich eigentlich nur um Regeln, nicht um Gesetze handle. Wie auch Beurlen (1937, S. 44 bis 47) muß ich ablehnen, daß hier einfach mechanische Gesetze wirksam seien; die Zahl der Ausnahmen ist ja zu groß. Dagegen glaube ich, daß sich Döderleins Hypothese gut mit den Ergebnissen der modernen Erblchkeitslehre vereinbaren läßt. Dies auszuführen, würde hier zu weit gehen. Deshalb schließe ich damit, daß die so vielfach im Großen nachgewiesene, bestimmte Entwicklungsrichtung nach meiner Ansicht sich am besten durch Döder-

<sup>76</sup> So unangenehm mir derartiges ist, weshalb ich viele Jahre lang geschwiegen habe, muß ich hier meine und vor allem auch meines alten Freundes L. Döderleins Priorität wahren. Ich schulde es dessen Andenken, da er leider gerade in Paläontologenkreisen viel zu wenig gewürdigt wurde und wird. Prof. O. Abel (1928) hat sein biologisches Trägheitsgesetz im wesentlichen meinem Lehrbuche (1912) entnommen, ohne mich oder Döderlein dabei überhaupt nur irgendwie zu erwähnen, während er Eimers Orthogenese ziemlich ausführlich erörtert hat. Daß er mein Lehrbuch auch sonst reichlich „benützt“ hat, geht schon daraus hervor, daß er für die erste Auflage seines Lehrbuches der Paläozoologie etwa ein Fünftel der Abbildungen Wirbelloser dem meinigen entnommen hat, wobei er dies nur bei wenigen angegeben hat. Es läßt sich unschwer feststellen, weil ich sämtliche Abbildungen, die ich anderen stets unter Angabe der Quelle entnahm, abzeichnen und oft etwas verbessern ließ. Auf meine briefliche Reklamation hin hat Prof. O. Abel zwar in der zweiten Auflage es z. T. richtig vermerkt; man vergleiche aber die Abbildung der Restauration eines Blastoiden mit der meinigen (1909, Fig. 157, S. 126) und mit der Oehlerts (Bull. Soc. géol. France, Sér. 2, T. 24, p. 835, 1896), aus dem er sie — angeblich — übernommen hat! Oehlert hat eine ganz andere Gattung und unvollständiger als ich rekonstruiert; ich hatte nur auf ihn verwiesen, weil ich ihm die Rekonstruktionsweise entnahm.

Daß Prof. Abel von Döderleins Gesetz Kenntnis hatte und davon, daß ich diesem Dollos Gesetz unterordne, geht aus diesbezüglichen Diskussionsbemerkungen hervor (Fejervary 1926, S. 182, 183). Trotzdem hat er (1929, S. 300) behauptet, Jaekel habe 1902 als erster vom Standpunkte der Paläozoologie zu dem Problem einer bestimmt gerichteten Entwicklung Stellung genommen.

leins Trägheitsgesetz erklären läßt, wie dies auch für die von mir nicht erörterten Stammreihen im Kleinen gelten dürfte.

Der Satz 24 endlich ist von größter deszendenztheoretischer Bedeutung. Indem ich durch genauere Angaben erhärtet habe, was ich schon (1912, S. 281) betont hatte, glaube ich die für Dacqué (1935, S. 401 bis 403) so wichtige Annahme, daß es bereits zur Zeit des Altpaläozoikums nicht weniger Typen gegeben habe als jetzt, endgültig widerlegt zu haben. Von größerer Tragweite dürfte aber folgendes sein: Nicht nur Dacqué, sondern viele Paläozoologen haben sich einem Stammbaumschema zugewandt, das O. Wilckens (1919, S. 256) „Stammgarbe“, E. Hennig (1927, S. 261) etwas gemildert „Stammstrauch“ genannt hat. Außerordentlich zahlreich sind die in den verschiedensten Tiergruppen dementsprechend im Speziellen aufgestellten parallelen Stammreihen. Ich erwähne hier als Beispiele nur Schindewolf (1938) und Osborn (1929 II, S. 769, 777; 1936, Taf. X, XI)<sup>77</sup>. Daß sich solche in erheblicher Anzahl und in sehr verschiedenen Tiergruppen aufstellen lassen, wenn auch fast stets nur kurz und häufig mit Lücken, ist ein Beweis, daß sie nicht etwa nur Kunstprodukte sind, sondern wenigstens z. T. natürliche Ereignisse wiedergeben.

Ausschlaggebend ist aber die Tatsache, daß nicht nur die Mannigfaltigkeit im allgemeinen zugenommen hat, sondern auch der Abstand extremer Formen. Denn es ist selbstverständlich unerklärlich, wenn man wie Dacqué (1935, S. 410, 421) von Anfang an bestehende oder doch wesentlich dauernde Typen annimmt oder glaubt, mit dem Schema Stammgarben oder auch Stammsträucher den wesentlichen Entwicklungsgang darstellen zu können. Für ihn ist eben ein immer wiederholtes, mehr oder minder starkes Divergieren der Stammreihen anzunehmen. Also muß man doch zu dem alten Stammbaumschema zurückzukehren.

Dacqué (1935, S. 411 ff.) wie insbesondere Beurlen (1930, S. 481, 563 bis 571; 1937, S. 188 ff., 213 ff.), ebenso Schindewolf (1942 a, S. 372 bis 377) haben schon klar erkannt, daß die parallelen Entwicklungsreihen nur eine untergeordnete Bedeutung haben können, und deshalb eine sprunghafte Entstehung wesentlich neuer Formen angenommen. Wenn Dacqué (1935, S. 331) dabei mit der Möglichkeit gerechnet hat, daß längst bestehende Typen, z. B. von + Ammonoidea, uns erst bekannt werden, wenn sie ein fossil erhaltungsfähiges Gehäuse bekommen haben, so muß man eine solche Hypothese doch so lange als völlig unbewiesen bezeichnen, als nicht + Ammonoidea gefunden sind, deren Gehäuse noch unvollkommen verkalkt war. Denn eine plötzliche Verkalkung eines so komplizierten Gebildes wie ein Ammonitengehäuse mit Kammerung und Siphon ist doch eine phantastische Annahme.

Was aber Beurlens (1937, a. a. O.) Hypothese der Neomorphose anlangt, die auf Grund eines neotenischen Vorganges eine Umorganisation des ganzen Organismus infolge äußerer

<sup>77</sup> Abel (1929, S. 143/4) hat mit Recht ausgeführt, daß Osborn bei seiner Trennung der + Mastodontidae in eine ganze Anzahl paralleler Reihen Formen auseinandergerissen hat, die, wie z. B. + Mastodon angustidens-longirostris-arvernensis, durch gestaltliche, räumliche und zeitliche Übergänge untrennbar verbunden erscheinen. Dabei hat übrigens eine nebst ihren Stoßzähnen zuerst stark verlängerte Unterkiefer-Symphyse sich wieder verkürzt, also eine Entwicklungsumkehr stattgefunden.

Einflüsse, eine „Eingliederung der Umwelterfahrungen in das Anlagengefüge“ annimmt, also wesentlich doch auch eine Vererbung erworbener Eigenschaften, so vermag sie wenig zu befriedigen. Die von ihm angeführten Beispiele aus der Fossilwelt sind zu unsicher und der Widerspruch mit den Befunden der Genetiker zu groß<sup>78</sup>. Vor allem erscheint auch bei den wenigen Tiergruppen, bei welchen wenigstens die individuelle Ontogenie der fossil erhaltungsfähigen Teile sicher verfolgbar ist und auch bereits oft studiert wurde, wie bei *Madreporaria* und den mit gekammertem Gehäuse versehenen Cephalopoda Neotenie mir nie einwandfrei nachgewiesen. Bei den von Beurlen (1937, S. 202/3) herangezogenen, fossilen Dromiaceen kennt man die Ontogenie selbstverständlich überhaupt nicht und bei ihren rezenten Angehörigen ist von Neotenie keine Rede; wenigstens haben sie ein genau so langschwänziges Zoöa-Stadium wie Decapoda *Macrura* und auch ihr Mysis-Stadium zeigt keine Verkürzung des Abdomens jenen gegenüber.

Nach Schindewolf (1936, S. 63, 100; 1938, S. 329/30; 1942 a, S. 372 ff., 377 ff.) treten die sprungweisen Änderungen selten und in kurzlebigen Formen auf; und zwar frühontogenetisch. Deshalb seien sie bisher der Aufmerksamkeit der Genetiker entgangen. Hierzu kann man auch auf die Lückenhaftigkeit der Überlieferung und unsere noch in den Anfängen steckende Kenntnis der Fossilien verweisen. Denn, wenn man dazu noch annimmt, daß die Neuentstehung mehr oder minder örtlich begrenzt stattfindet, so ist es begreiflich, daß das Auffinden der betreffenden Formen ein Glückszufall sein muß, der bisher nur zu selten erfüllt worden ist. Schindewolfs Hypothesen der „frühontogenetischen Entstehung“ und der der „Proterogenese“, erscheinen mir aber durch zu wenig einwandfreie Beweise gestützt (1936, S. 24 bis 56); denn bei einem Teil seiner Beispiele, so bei den Foraminiferen und paläozooischen Nautiloidea und gerade bei den wichtigsten Stadien der dreieckig werdenden + Clymeniidae, ist die geologische Altersfolge nicht festgestellt, die nach meiner Ansicht zu wirklich sicheren Beweisen unumgänglich ist. Bei dem Hirnschädel endlich höherer Primaten ist die längst bekannte Tatsache, daß er in der ontogenetischen Entwicklung vorauseilt, irrig gedeutet. Auch die Augen sind hier ja in der Ontogenie schon groß, wie alle Organe, die schon bald nach der Geburt funktionieren müssen. Außerdem hat der Hirnschädel des Embryo eine äußerlich abgerundete Form auch bei Anthropomorphen, weil ihn da die später groß werdenden Schläfenmuskeln noch kaum beeinflussen, und ist deshalb dem des Menschen, wo diese nie so stark werden, ähnlicher als der erwachsene. Mit Stammesentwicklung hat dies nichts zu tun.

Ist nach allem also eine voll befriedigende Erklärung des Auftretens wesentlich neuer Formen noch nicht gefunden, so ist doch die durch die letzten Sätze ausgedrückte Erkenntnis, daß im Großen eine bestimmt gerichtete Entwicklung, und zwar eine Höherentwicklung und eine zu größerer Mannigfaltigkeit führende geherrscht hat, von größter Bedeutung. Wenn Heraklit bei dem ihm zugeschriebenen Worte *πάντα ῥεῖ* das ganze Geschehen mit einem Flusse verglichen hat, so kann man es besonders bezüglich der Entwicklung der Lebewelt tun. Wie ein Fluß in einer Richtung fließt und dabei an Breite und Tiefe zunimmt, so auch die Tierwelt.

<sup>78</sup> Siehe Zimmermann 1938, aber auch Plate 1931!

Zum Schlusse erscheint es angebracht, auch Folgerungen auf den Menschen zu ziehen, denn es wird aus leicht begreiflichen Gründen immer wieder versucht, ihm eine Ausnahmestellung zuzuweisen, indem man ihn von den Menschenaffen abrückt und ein besonders hohes geologisches Alter zuschreibt. Er fügt sich aber in bester Weise in das Ganze ein, wie es oben in den erörterten Sätzen dargestellt wurde. Bereits von Linné ist er ja ganz richtig zu den Primaten gestellt worden und gehört hier zweifellos zu der Gruppe der höchsten. Wer ihn davon abrücken will, müßte besonders erklären, warum die Menschenaffen ihm unter allen Tieren am ähnlichsten und warum selbst die deutlichsten Unterschiede von ihnen verhältnismäßig so gering sind, wenn man sie mit solchen in anderen Säugetierunterordnungen vergleicht, endlich, warum unter den Resten fossiler Menschenaffen gerade aus der Miocänzeit, in der man die Entstehung der Hominidae annimmt, besonders menschenähnliche sich vorfinden.

Als höherer Primate fügt sich der Mensch z. B. in die Gesetzmäßigkeit ein, daß unter den Wirbeltieren die Zahl der Skelettelemente immer mehr reduziert, aber auch fixiert wird (Satz 19): Sein Schädel zählt ja nur noch 28 einzelne Knochen gegenüber der immer noch etwas höheren niederer Säugetiere, sein Gebiß nur noch 32 Zähne statt 44 der primitivsten und geologisch ältesten Monodelphia, und seine Augenhöhle ist, wie sonst fast nur bei höheren Primaten, durch eine Knochenwand von der Schläfengrube abgeschlossen (Satz 18). Endlich ist seine Körpergröße gegenüber den allermeisten Primaten bedeutend, unter welchen er besonders spät aufgetreten ist (Satz 14).

Einerseits ist der Mensch hoch spezialisiert (Großhirn- und damit Hirnschädelgröße, verkürzter Gesichtsschädel, Symphysengestalt und Hufeisenform des Unterkiefers, aufrechter Gang mit seinen Folgen auf die Wirbelsäule, den Thorax, das Becken und die freien Extremitäten, besonders gut entwickelte Greifhand), andererseits primitiv (geringe Verwachsungen der Extremitätenknochen, volle Finger- und Zehenzahl ohne Reduktionserscheinungen, alle Zahnarten vorhanden, voller, nicht früher Zahnwechsel, Schneidezähne einfach, gleichartig, Prämolaren viel einfacher als Molaren, alle Zähne bewurzelt und niedrig, Backenzähne höckerig). Dies entspricht vollkommen der immer wieder festgestellten Tatsache, daß auch bei hochstehenden oder spezialisierten Tieren gewisse Teile primitiv geblieben sein können (Satz 23, S. 61). Zweifellos steht aber der Mensch in der Konzentration, die sich in seinem Großhirn kundtut, viel höher als alle anderen Lebewesen, selbst als die höchsten, bisher bekannten Anthropomorphen (Satz 22).

Dem allem entspricht nun, daß die Gattung *Homo* L. geologisch besonders jung ist (Stromer 1939), womit in Einklang steht, daß ihre geographischen Abarten (Rassen) zwar mehr oder minder deutlich verschieden sind, sich aber ohne Schwierigkeit fruchtbar vermischen. Im Vergleiche dazu sind bei der Gattung *Lepus* (Rodentia), die ebenfalls nicht alt ist, Bastardierungen zwischen den drei geographischen Abarten, *L. timidus* L. (Schneehase) in Nordeuropa und den Alpen, *L. europaeus* Pallas (unser gewöhnlicher Wald- und Feldhase) in Mitteleuropa und *L. isabellinus* Crtzschm. in Nordafrika nicht bekannt, die Rassenunterschiede also schon weiter gediehen. Ferner ist der fossile, diluviale Mensch anscheinend noch nicht in Australien und noch kaum in Amerika verbreitet und auch in der Alten Welt selten gewesen. In geologisch sehr kurzer Zeit ist dann die bis auf die Antarktis universelle Verbreitung, massenhafte Vermehrung und herrschende Stellung

erreicht worden, was ganz dem Satze 13 entspricht. Endlich waren um die Zeit, in welcher die Herauentwicklung der Hominidae aus Anthropomorphen anzunehmen ist, unter letzteren Formen verhältnismäßig häufig, die wenigstens nach dem fast allein bekannten Gebisse zu schließen, Merkmale von Hominidae zeigten, so gewisse + *Dryopithecus* Lartet des Obermiocäns (Mollison 1933, S. 63).

Last, not least sind die erörterten, gesicherten Ergebnisse der Paläozoologie auch für die Weltanschauung des Menschen so wichtig, daß sie nicht mehr, wie bisher fast allgemein geschieht, einfach mit Stillschweigen übergangen werden dürfen. Prof. Max Weber (München) hat in seinem Büchlein, das jeder Naturwissenschaftler studieren sollte und von dem nur zu bedauern ist, daß es nicht in einer erheblich erweiterten, neuen Auflage erschienen ist, mit vollem Rechte betont, daß die Physik und Philosophie nicht länger die Entwicklungslehre fast unbeachtet lassen dürfen (1926, S. 3, 30/1). Ich kann dies hier nur bekräftigen, indem ich darauf verweise, daß die Psychologie nicht nur einseitig und eng ist, wenn sie nicht auch die eben erst aufblühende Tierpsychologie mit umfaßt, sondern daß sie auch in Rücksicht ziehen muß, daß sowohl die Sinnesorgane wie das Nervensystem und insbesondere das Hirn als Zentralorgan sich im Laufe der Zeit entwickelt haben, und zwar das Großhirn als Träger der intellektuellen Fähigkeiten erst während des Känozoikums stärker (Edinger 1929, S. 216 bis 221)<sup>79</sup>.

Ebenso sind Religionen, die auf der Annahme eines ursprünglich goldenen Zeitalters oder paradiesischen Zustandes fußen, gegenüber den Tatbeständen, welche die Geologie und Paläontologie erwiesen haben, wissenschaftlich unhaltbar. Stellen sie den Menschen als Herren der irdischen Schöpfung und als alleiniges Objekt der Liebe und Strafe Gottes hin und seine Leiden wie seinen Tod als Folge seiner Sünden, wie es das Christentum tut, so ist auch dies mit den einwandfreien Befunden beschreibender Naturwissenschaft unvereinbar. Denn erstlich wird die heutige Tierwelt ebenfalls durch Leiden und Tod heimgesucht, was im Gegensatze zum Buddhismus die jüdische wie die christliche Lehre nicht würdigt, weil sie im Raume der Mittelmeervölker entstanden sind, die eine auffällige Herzlosigkeit gegen Tiere zu besitzen pflegen<sup>80</sup>. Zweitens erweist die Paläozoologie, daß Krankheiten, also Leiden, ebenso wie Tod seit dem Kambrium die größte Rolle spielten, also lange, bevor Sünde und Schuld von Menschen eine Veranlassung dazu geben konnten.

Einer Philosophie endlich, welche wie die solipsistische und spiritualistische die Welt förmlich in das Innere des Menschen verlegt, kann entgegengehalten werden, daß nach den Befunden der Geologie und Paläontologie die Erde Millionen von Jahren hindurch von Floren und Faunen besiedelt war, ehe überhaupt menschliche Wesen sich entwickelt haben

<sup>79</sup> Es ist eine allzu naive Kampfweise, wenn Gegner der Lehre der Abstammung des Menschen von höheren Primaten heutige Menschenaffen oder gar gewöhnliche Affen nicht etwa primitivsten, heutigen Menschen, sondern höchststehenden, mit Vorliebe Goethe, gegenüberstellen, um den unüberbrückbaren Unterschied vor Augen zu stellen.

<sup>80</sup> Der heilige Franziskus ist allerdings eine sehr bemerkenswerte Ausnahme, weshalb Germanomanen ihn gewiß als von nordischen Ariern abstammend bezeichnen. Andererseits ist aber darauf zu verweisen, daß insbesondere im Neuen Testamente zwar viele Gleichnisse auf Tiere Bezug nehmen, aber fast nur in dem bekannten Bibelsatze: „Du sollst dem Ochsen, der da drischt, nicht das Maul verbinden“ (5. Mos. 25, 4) liebevolle Fürsorge wenigstens für nützliche Haustiere gepredigt wird.

und ein menschlicher Geist, in welchem die Außenwelt sich spiegelte oder gar gewissermaßen enthalten wäre, bestehen konnte.

Schließlich ist auch von weltanschaulicher, großer Bedeutung, daß zwar im einzelnen Rückgang und Aussterben von Anfang an zu finden ist, aber im großen und ganzen doch ein Aufstieg zu immer höherstehenden Formen, und daß wir berechtigt sind, darin einen Fortschritt, eine Vervollkommnung der Lebewelt zu sehen (Satz 23 und S. 82). Der Fortschrittsgedanke, den die liberale Zeit des 19. Jahrhunderts wohl zu oberflächlich und teils auf zu kleine Verhältnisse, teils zu verallgemeinernd angewandt hat, besitzt also pessimistischer Grundeinstellung gegenüber doch wohl seine Berechtigung. Sehr zu beachten ist aber, daß die Paläozoologie wohl einen Fortschritt im allgemeinen und zeitweise in gewissen Tiergruppen erweist, daneben aber auch Stagnation und häufigen Rückgang, der bis zum Untergang vieler Tiergruppen führte. Vor allem erscheint dabei wichtig, daß gemäß Satz 6 im allgemeinen primitive Formen sich als geologisch langlebiger erweisen als hochstehende mit kompliziertem Bau. Stimmt damit nicht überein, daß wir im allgemeinen einen Fortschritt der weißen Menschenrasse von den ältesten Zeiten an feststellen können, daß aber die besonders hochgetriebenen Hellenen nach kurzer Blüte so ziemlich ausgestorben sind, während die primitiven Karduchen seit den Zeiten Xenophons als räuberische Kurden bis heute sich ziemlich unverändert erhalten haben? Hierzu möchte ich aber hervorheben, daß der Mensch einzigartig als geschichtlich denkendes Wesen ist, daß der Geist der Hellenen daher fortleben und wirken kann. Ist solche Unsterblichkeit nicht rühmlicher als ein Fortbestand etwa eines Fellachenvolkes?

## LITERATURLISTE

- Abel, O.*: Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Osterreichs. — Abh. k. k. geol. Reichs-Anst., Bd. 29, 223 S., Wien 1904.
- Les Odontocètes du Boldérien (Miocène supérieur) d'Anvers. — Mém. Mus. R. d'Hist. natur. Belg., T. 3, 155 pp., Brüssel 1905.
- Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.
- Das biologische Trägheitsgesetz. — *Biologia general.*, Bd. 4, S. 1 bis 102, Wien 1928.
- Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena 1929.
- Alessandri, G. de*: Studi monografici sui Cirripedi fossili d'Italia. — *Palaeontograph. ital.*, Bd. 12, pp. 207 bis 324, Pisa 1906.
- Ameghino, Fl.*: Enumeration de los Impennes fosiles de Patagonie y de la isla Seymour. — *Anal. Mus. nacion.* Buenos Aires, Ser. 3, T. 6, pp. 97—167, Buenos Aires 1905.
- Arambourg, C.*: Les poissons fossiles d'Oran. — *Mater. p. Carte géol. de l'Algérie, Sér. 1, Paleont.*, Nr. 6, 298 pp., Alger 1927.
- Contribution à l'étude des poissons du Lias supérieur. — *Ann. de Paléont.*, T. 24, Fasc., 32 pp., Paris 1935.
- Balß, H.*: Studien an fossilen Decapoden, II. Das Verhältnis der rezenten zu den fossilen Eryoniden. — *Paläont. Zeitschr.* Bd. 6, S. 174—184, Berlin 1924.
- Barker, R. Wright*: Spezies of the Foraminiferal family Camerinidae in the Tertiary and Cretaceous of Mexico. — *Proc. U. St. nation. Mus.*, Vol. 86, pp. 305—329, Washington 1939.
- Baßler, Ray*: The Bryozoan Fauna of the Rochester shale. — *Bull. U. St. geol. Surv.*, Ser. C. 78, Nr. 292, 66 pp., Washington 1906.
- Bather*: The Crinoidea of Gothland, I. The Crinoidea Inadunata. — *K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar*, Bd. 25, Nr. 2, 200 pp., Stockholm 1893.
- Beecher, Ch. E.*: The origin and significance of spines. — *Amer. Journ. Sci.*, Ser. 4, Vol. 6, pp. 1—20, 125—136, 249—268, 329—359, New Haven (Conn.) 1898.
- Bellardi et Sacco, Fr.*: I Mollusci terziarii del Piemonte e della Liguria. Turin 1872—1901.
- Bergougnoux, F. M.*: *Archaeopelys pougeti* n. g. n. sp. tortue fossile du Permien d'Autun. — *Bull. Soc. géol. France, Sér. 5, T. 8*, pp. 67—76, Paris 1938.
- Cheloniens fossiles d'Espagne. — *Bull. Soc. d'Hist. natur. Toulouse*. T. 72, pp. 257—288, Toulouse 1938 a.
- Berry, Ch.*: A summary of the fossil Crustacea of the order Stomatopoda and a description of a new species from Angola. — *Amer. Midland Naturalist*, Vol. 21, pp. 461—471, Notre Dame (Ind.) 1939.
- Beurlen, K.*: Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden und Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. — *Soergel, W.*: *Fortschr. Geol. u. Paläont.*, Bd. 8, S. 317—586, Berlin 1930.
- Die Besiedelung der Tiefsee. — *Natur und Museum*, Bd. 61, S. 269—276, Frankfurt a. M. 1931.
- Vom Aussterben der Tiere. — *Ebenda*, Bd. 63, S. 1—8, 55—63, 102—106, 1933.
- Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena 1937.
- Bluntschli, H.*: *Homunculus patagoniensis* und die ihm zugereichten Fossilfunde aus den Sta. Cruz-Schichten Patagoniens. — *Morphol. Jahrb.*, Bd. 67, S. 811—892, Leipzig 1931.
- Böhm, Joh.*: Zur systematischen Stellung der Gattung *Neithea* Drouet. *Jahrb. preuß. geol. Landesanst.* 1919, Bd. 40, S. 129—147, Berlin 1920.
- Böhmers, J.-A.*: Bau und Struktur von Schale und Siphon bei permischen Ammonoidea. — *Dr.-Diss. Universität Amsterdam* 1936.
- Bouček, B.*: *Conularida*. — *Schindewolf, O. H.*: *Handb. Paläoz.*, Bd. 2 A, Lief. 5, S. 113—131, Berlin 1939.

- Branco, W.*: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden, Theil II. — Paläontogr., Bd. 27, S. 1—69, Cassel 1880.
- Branson, E. B., and Mehl, M. G.*: Conodonts from the Bembridge (silurian) of Missouri. — Univ. Missouri Studies, Vol. 8, Nr. 1, pp. 39—52, Columbia (Mo.) 1933.
- Broili, F. (v. Zittel)*: Grundzüge der Paläozoologie, I. Invertebrata, II. Vertebrata, München 1924, 1923.
- *Ctenochasma* ist ein Flugsaurier. — Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Abt., 1924, S. 13 bis 30, München 1924 a.
- *Acanthaspiden* aus dem rheinischen Unterdevon. — Ebenda, 1929 II, S. 143—163, 1929.
- Über *Gemuendina stuerzi* Traquair. — Diese Abh., N. F. 16, 24 S., 1930.
- Ein *Macropetalichthyide* aus den Hunsrückschiefeln. — Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss. math.-naturw. Abt. 1933 III, S. 417—437, München 1933.
- Weitere Beobachtungen an *Ctenochasma*. — Ebenda, 1936, S. 137—156, 1936.
- Broom, R.*: The Mammal like Reptiles of South Africa and the origin of Mammals. London 1932.
- Brown, Barnum*: A new Plesiosaur, *Leurospondylus*, from the Edmonton Cretaceous of Alberta. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., Vol. 32, pp. 605—615, New York 1913.
- Brunner, Gg.*: Eine präglaciale Fauna aus dem Windloch bei Sackdilling (Oberpfalz). — N. Jahrb. f. Mineral. usw., Beil. Bd. 71 B, S. 303—328, Stuttgart 1933.
- Bryant, W.*: A study of the oldest known Vertebrates. — Proc. amer., philos. Soc., Vol. 76, pp. 409 bis 427, Philadelphia 1936.
- Bubnoff, S. v.*: Das Alter der Erde und der Gang der Erdgeschichte. — Die Naturwiss., Bd. 23, S. 502 bis 511, Berlin 1935.
- Bukman, S. S.*: Brachiopod Homoeomorphy. — Quart. Journ. geol. Soc. London, Vol. 62, pp. 433—455, London 1906.
- Bulman, O. M.*: Graptolothina. — *Schindewolf, O. H.*: Handbuch der Paläozoologie. Bd. 2 D, 92 S., Berlin 1938.
- Canu, F., and Bafler, Ray*: North american later tertiary and quarternary Bryozoa. — Bull. U. St. nation. Mus., Nr. 125, 243 pp., Washington 1923.
- Carpenter, F. M.*: *Folson, Essig, Kinsey, Brues, Boesel and Ewing*: Insects and Arachnids from canadian Amber. — Univ. Toronto Studies, geol. Ser. Nr. 40, pp. 7—62, Toronto 1937.
- Case, E. C.*: Environment of Tetrapod life in the late Paleozoic of regions other than. North America. — Carnegie Instit. Publ. Nr. 375, 211 pp., Washington 1926.
- Chabanaud, P.*: Les Téléostiens dyssymétriques du Mokattam inférieur de Tourah. — Mém. Institut. d'Égypte, T. 32, 121 pp., Kairo 1937.
- Chamberlin, T. C.*: The habitat of the early Vertebrates. — Journ. Geol., Vol. 8, pp. 400—412, Chicago 1900.
- Chapmann, Fr.*: A monograph of the silurian bivalved Mollusca of Victoria. — Mem. nation. Mus., Nr. 2, pp. 5—62, Melbourne 1908.
- Chapman, F., and Crespin*: The paleontology of the Plantagenet-beds of western Australia. — Journ. and Proc. R. Soc. W-Australia, Vol. 20, pp. 103—129, Perth 1934.
- Chmielewski, Cz.*: Die Leperditien der obersilurischen Geschiebe des Gouvernements Kowno und der Provinzen Ost- und Westpreußen. — Schrift. phys. oekon. Ges., Jahrg. 41, 38 S., Königsberg 1900.
- Clarke, J. M., and Ruedemann, R.*: The Eurypterida of New York. — New York State Mus. Mem. 14, 439 pp., Albany (New York) 1912.
- Colbert, Edw.*: Siwalik Mammals of the american Museum of natural History. — Trans. amer. philos. Soc., N. S., Vol. 26, 401 pp., Philadelphia 1935.
- Cope, Edw., Dr.*: The origin of the fittest., New York 1887.
- Cossmann, M., et Peyrot*: Conchiologie néogénique de l'Aquitaine. — Actes Soc. linn. Bordeaux, Vol. 63 bis 66, Bordeaux 1909 bis 1912.
- Cox, L. R.*: *Anthracopupa britannica* n. sp., a land Gastropod from the red beds of the uppermost coal-measures of northern Worcestershire. — Quart. Journ. geol. Soc., Vol. 82, pp. 401—410, London 1926.
- Croneis, C., Dunn, P., and Hunter, D.*: Precarboniferous Foraminifera. — Science, N. S., Vol. 75, pp. 38/9, New York 1932.

- Cushman, J. A.*: The smaller fossil Foraminifera of the Panama canal zone. — *Smithson. Instit. U. St. nation. Mus., Bull.* 113, pp. 45—87, Washington 1918.  
— Foraminifera. Their classification and economic use. Sharon (Mass.) 1928.
- Dacqué, Edg.*: Die fossilen Schildkröten Ägyptens. — *Geol. paläont. Abh., N. F., Bd. 10*, S. 275—337, Jena 1912.  
— Grundlagen und Methoden der Paläogeographie. Jena 1915.  
— Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin 1921.  
— Wirbellose des Jura. — *Gürich: Leitfossilien*, Lief. 7, Berlin 1934.  
— Organische Morphologie und Paläontologie. Berlin 1935.
- Davidson, Th.*: Monograph of the british oolitic and liasic Brachiopoda, Part III. *Palaeontogr. Soc.*, London 1851.
- Deecke, W.*: Über Meerestransgressionen und daran sich anknüpfende Fragen. — *Zeitschr. deutsch. geol. Ges.*, Bd. 68, S. 360—391, Berlin 1916.  
— Paläobiologische Studien. — *Sitz.-Ber. Heidelberg. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. B*, 1916, Abh. 2, 33 S., Heidelberg 1916 (a).  
— Das Vikariieren der Organismen in der geologischen Vergangenheit. — *Zeitschr. deutsch. geol. Ges.*, Bd. 78, S. 213—268, Berlin 1926.  
— Über die Trias-Fische. — *Paläont. Zeitschr.*, Bd. 8, S. 184—196, Berlin 1927.  
— Über Jura-Seeigel. — *Paläobiologica*, Bd. 1, S. 419—456, Wien 1928.
- Dehm, R.*: Untersuchungen an Cystoideen des rheinischen Unterdevons. — *Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Abt.*, 1934, S. 19—43, München 1934.
- Depéret, Ch.*: Les transformations du monde animal. Paris 1907.
- Diener, C.*: Cephalopoda triadica. — *Fossil. Catalogus I. Pars 8*, 369 S., Berlin 1915.  
— Die marinen Reiche der Triasperiode. — *Denkschr. kais. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, Bd. 92, S. 1—145, Wien 1915 a.  
— Über die Veränderungen in den Größenverhältnissen der Landsäugetiere im Laufe der Erdgeschichte. — *Mitt. geol. Ges. Wien*, Bd. 3/4, S. 121—150, Wien 1916.  
— Grundzüge der Biostratigraphie. — Leipzig 1925.
- Dietrich, W. O.*: Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. — *Palaeontogr.*, Bd. 94 A, S. 43—133, Stuttgart 1942.
- Döderlein, L.*: Phylogenetische Betrachtungen. — *Biol. Central-Bl.*, Bd. 7, S. 394—401, Erlangen 1887.
- Doflein, Fr.*: Ostasienfahrt. Jena 1906.
- Dollo, L.*: Sur la phylogénie des Dipneustes. — *Bull. Soc. belge Géol.*, T. 9, pp. 79—128, Brüssel 1895.  
— Sur l'origine de Tortue Luth (*Dermodochelys coriacea*). — *Bull. Soc. Sci's méd. et natur. Bruxelles* 1901, 16 pp., Brüssel 1901.  
— *Eochelone brabantica*, tortue marine nouvelle du Bruxellien (Eocène moyen) de la Belgique et l'évolution des Chéloniens marines. — *Bull. Acad. R. Belgique, Cl. Sci's*, 1903, Nr. 8, 62 pp., Brüssel 1903.  
— *Globidens alabamensis*, *Mosasaurus mylodonte* américain retrouvé dans la craie d'Obourg (Sénonien supérieur), du Hainot, et les Mosasauriens de la Belgique en général. — *Arch. Biol.*, T. 34, pp. 167—213, Lüttich 1924.
- Dreyer, Fr.*: Die Tripoli von Caltanisetta in Sizilien. — *Jena. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. 24, S. 1—79, Jena 1890.
- Dubois, A., et Stehlin, H.*: La grotte de Cotancher, station moustérienne. — *Mém. Soc. paléont. Suisse*, Vol. 52/53, 292 pp., Basel 1933.
- Du Toit, A.*: Our wandering continents, an hypothesis of continental shifting. London 1937.
- Edinger, Tilly*: Die fossilen Gehirne. — *Ergebn. Anat. u. Entwickl.-Gesch.*, Bd. 28, S. 1—249, Berlin 1929.  
— Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. V. Tertiäre Wirbeltiere. 5. Über Gehirne tertiärer Sirenia Ägyptens und Mitteleuropas sowie der rezenten Seekühe. — *Diese Abh. N. F. Heft 20*, 36 S., 1933.
- Ehrenberg, K.*: Über die letzten Ergebnisse der Windener Grabungen und einige Probleme der Diluvial-Paläontologie. — *Verh. zool.-botan. Ges. Wien*, Bd. 82, S. 42—52, Wien 1932.

- Ehrenberg, K.*: Die Fauna des unterdevonischen bundenbacher Schiefers, ihr Vorkommen und ihr Lebensraum. — Verh. zool.-botan. Ges., Bd. 85, S. 95—102, Wien 1935.
- Ekman, Sven.*: Ein laterales Flossensaum-Rudiment bei Haiembryonen. Nova Acta R. Soc. Sci. upsal., Ser. 4, Vol. 12, Nr. 7, 43 pp., Upsala 1941.
- Elles, Gertrude, Wood, Ethel, and Lapworth, Ch.*: A monograph of british Graptolithes. — Palaeontogr. Soc., Vol. 55, London 1901—1918.
- Fedotov, D.*: On the relations among the Crustacea, Trilobita, Merostomata and Arachnida. — Bull. Acad. Sci. Russie 1924, S. 383—408, Leningrad 1925.
- Fejervary, G. J. v.*: Über Erscheinungen und Prinzipien der Reversibilität in der Evolution und das Dollosche Gesetz. — Paläont. Zeitschr., Bd. 8, S. 173—184, Berlin 1926.
- Felix, J.*: Anthozoa miocaenica. — Fossil. Catal., Pars 35, S. 297—488, Neubrandenburg 1927.
- Filhol, H.*: Études sur les Mammifères de Sansan. Paris 1891.
- Firbas, Fr.*: Genetische Pflanzengeographie. — Handwörterbuch d. Naturwiss., 2. Aufl., Bd. 4, S. 1031—1033, Jena 1934.
- Flower, St.*: Contributions to our knowledge of the duration of life in Vertebrate animals, V. Mammals. — Proc. zool. Soc. London, Vol. 1931 I, pp. 145—234, London 1931.
- Foerste, A.*: The Ordovician and Silurian of american arctic and subarctic regions. — Denison Univ. Bull., Journ. scient. Labor., Vol. 24, pp. 27—79, Granville (Ohio) 1929.
- Port Bryon and other silurian Cephalopoda. — Denison Univ. Bull., Journ. scient. Laborat., Vol. 25, pp. 1—124, Denison 1930.
- Franz, V.*: Die Vervollkommnung in der lebenden Natur. Jena 1920.
- Frebold, H.*: Geologie von Spitzbergen, der Bäreninsel, des König-Karl- und Franz-Joseph-Landes. Berlin 1935.
- Frch, Fr.*: Geologische Triebkräfte und die Entwicklung des Lebens. — Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol., Jahrg. 6, Heft 1, S. 1—27, Heft 2, S. 146—171, Leipzig 1909.
- Freudenberg, W.*: Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa mit besonderer Berücksichtigung der Fauna von Hundsheim und Deutschaltenburg in Niederösterreich. — Geol.-paläont. Abh., N. F., Bd. 12, Heft 45, S. 455—671, Jena 1914.
- Frick, Ch.*: Horned Ruminants of North America. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., Vol 69, 669 pp., New York 1937.
- Gadow, R. F.*: The evolution of the vertebral column. A contribution to the study of the Vertebrate phylogeny. London 1933.
- Galloway, J. J.*: A manual of the Foraminifera. Bloomington (Ind.) 1933.
- Gaudry, A.*: Essai de paléontologie philosophique. Paris 1896.
- Gerth, H.*: Der paläontologische Charakter der Anthozoa des Perms von Timor. — Nederlandsche Timor Expeditie, Vol. 3, 30 S., Leiden 1921.
- Anthozoa des Jungtertiärs von Borneo. — Samml. geol. Reichsmus. Leiden, Ser. 1, Bd. 10, S. 37—136, Leiden 1925.
- Jungtertiäre Korallen von Nias, Java und Borneo, nebst einer Übersicht über die aus dem Känozoikum des indischen Archipels bekannten Arten. — Leidsche geol. Mededeel., Bd. 1, S. 22—81, Leiden 1925 a.
- Gignoux, M.*: Les formations pliocènes et quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicile. — Ann. Univers. Lyon, nouv. Sér. I, Sci's, Mediz., Fasc. 36, 690 pp., Lyon 1913.
- Girty, G. H.*: A. revision of the Sponges and Coelenterates of the lower Helderberg group of New York. — 14. ann. Rep. State Geologist 1894, pp. 261—309, Albany (New York) 1895.
- Upper Carboniferous. — Journ. of Geol., Vol. 17, pp. 305—319, Chicago 1909.
- Gislen, T.*: Affinities between Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia. — Zool. Bedrag, Bd. 12, S. 199—304, Upsala 1930.
- Gläßner, M. F.*: Crustacea Decapoda. — Fossil. Catal., I Pars 41, Neubrandenburg 1929.
- Goebel, K. v.*: Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Bd. I, 1928.
- Graham-Smith, W., and Westoll, T. S.*: On a new long headed Dipnoan fish from the upper Devonian of Scaumenac bay, P. Q., Canada. — Trans. R. Soc. Edinburgh, Vol. 59, Pt. I, pp. 241—266, Edinburgh 1938.

- Grandidier, G.*: Un nouveau Lémurien fossile de France, le *Pronycticebus Gaudryi*. — Bull. Mus. d'Hist. natur., 1904, pp. 9—13, Paris 1904.
- Granger, W.*, and *Simpson, G. G.*: A revision of the tertiary Multituberculata. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., Vol. 56, pp. 601—676, New York 1929.
- Gregory, W. K.*: On the structure and relations of *Notharctus*, an american fossil Primate. — Mem. amer. Mus. natur. Hist., N. S., Vol. 3, Pt. 2, pp. 51—243, New York 1920.
- and *Simpson, G. G.*: Cretaceous Mammal skulls from Mongolia. — Amer. Mus. Novit., Nr. 225, 20 pp., New York 1926.
- Polyisomerism and Anisomerism in cranial and dental evolution among Vertebrates. Proc. nation. Acad. Sci's, Vol. 20, pp. 1—9, 1934.
- A half century of Trituberculy, the Cope-Osborn theory of dental evolution. — Proc. amer. philos. Soc., Vol. 73, pp. 169—317, Philadelphia 1934 a.
- „Williston's law“ relating to the evolution of skull bones in the Vertebrates. — Amer. Journ. phys. Anthropol., Vol. 20, pp. 123—152, 1935.
- On the meaning and limits of irreversibility of evolution. — Amer. Natural., Vol. 70, pp. 517—528, 1936.
- Groß, W.*: *Asterolepis ornata* und das Antiarchi-Problem. — Paläontogr., Bd. 75, S. 1—62, Stuttgart 1931.
- Über das Spinale und die angrenzenden Knochen der Brachythoraci. — N. Jahrb. f. Mineral. usw., Beil. Bd. 79 B, S. 403—418, Stuttgart 1938.
- Gunnel, F. H.*: Conodonts in relation to petroleum. — Amer. Midland Natural., Vol. 13, pp. 324, 1932.
- Handlirsch, A.*: Die fossilen Insekten. — Leipzig 1906—1908.
- Insecta palaeozoica. — Fossilium Catalogus, I. Animalia, Pars 16, 230 S., Berlin 1922.
- Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten, I. Teil. — Ann. naturhist. Mus. Wien, Bd. 46, 140 S., Wien 1937.
- Haß, W.*: Morphology of Conodonts. — Journ. Paleont., Vol. 15, pp. 71—81, Menasha (Wisc.) 1941.
- Hay, O. P.*: Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America, 2 Vol., Washington 1929, 1930.
- Heintz, A.*: Untersuchungen über den Bau der Arthrodira. — Acta zool., Bd. 12, S. 225—239, Stockholm 1931.
- Notes on Arthrodira. — Norsk geol. Tidsskrift, Bd. 18, pp. 1—27, Oslo 1938.
- Über die ältesten bekannten Wirbeltiere. — Die Naturw., Jahrg. 26, S. 49—58, Berlin 1938 a.
- Cephalaspida from Downtonian of Norway. — Skrifter norske Vidensk. Akad. I. math.-naturw. Kl. 1939, Nr. 5, 119 pp., Oslo 1939.
- Henderson, J.*: Fossil non-marine Mollusca of Northamerica. — Special Papers geol. Soc. America, Nr. 3, 313 pp., New York 1935.
- Hennig, E.*: Wege und Triebkräfte organischer Entfaltung. — Die Naturwiss., 1927, S. 260—262, Berlin 1927.
- Von Zwangsablauf und Geschmeidigkeit in organischer Entfaltung. — Reden bei Rektoratsübergabe, 1929, S. 13—39, Tübingen 1929.
- Hesse, R.*: Die Stufenleiter der Organisationshöhe der Tiere. — Sitz.-Ber. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Kl. 1929, S. 27—36, Berlin 1929.
- Hickson, S. J.*: On *Gypsina plana* and on the systematic position of the Stromatoporoidea. — Quart. Journ. microsc. Soc., Vol. 76, pp. 433—480, London 1934.
- Hilzheimer, M.*, and *Heck, L.*: Die Säugetiere. — Brehms Tierleben, 4. Aufl. 4. Neudruck, Bd. 4, Leipzig 1925.
- Himpel, K.*: Erdgeschichte und Kosmogonie. — *Jensen, Ch.*: Probleme der kosmischen Physik, Bd. 19, Leipzig 1940.
- Hind, W.*: The Lamellibranchs of the silurian rocks of Girvan. — Trans. R. Soc. Edinburgh, Vol. 47, p. 479, Edinburgh 1910.
- Hoppe, K. H.*: Die Coelolepiden und Acanthodier des Obersilurs der Insel Osel. Ihre Paläobiologie und Paläontologie. — Paläontogr., Bd. 76, S. 35—93, Stuttgart 1931.
- Huene, Fr. v.*: Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin 1922.
- Die südafrikanische Karoo-Formation als geologisches und faunistisches Lebensbild. — Fortschr. Geol. u. Paläont., Heft 12, 124 S., Berlin 1925.
- Die Saurier der Karoo-, Gondwana- und verwandter Ablagerungen in faunistischer, biologischer und phylogenetischer Hinsicht. — N. Jahrb. f. Miner. usw., Beil. Bd. 83 B, S. 246—347, Stuttgart 1940.

- Huene, Fr. v.:* Das unterpermische Alter aller Mesosaurier führenden Schichten. — Z.-Bl. f. Mineral. usw., 1940 B, S. 200—210, Stuttgart 1940 a.
- Hürzeler, J.:* Osteologie und Odontologie der Caenotheriden. — Abh. schweiz. palaeont. Ges., Bd. 58/59, 111 S., Basel 1936.
- Hummel, K.:* Geochemie und Erdgeschichte. — Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 92, S. 459—468, Berlin 1940.
- Jaekel, O.:* Die Wirbeltiere. Jena 1911.
- Janensch, W.:* Über *Archaeophis proavus* Mass., eine Schlange aus dem Eocän des Mte. Bolca. — Beitr. Paläont. u. Geol. Österr.-Ungarns usw., Bd. 19, S. 1—33, Wien 1906.
- Jaworski, E.:* Beiträge zur Kenntnis der Lias-Volen Südamerikas und der Stammesgeschichte der Gattung *Vola*. — Paläont. Zeitschr., Bd. 1, S. 273—320, Berlin 1913.
- Kabler, Fr.:* Verbreitung und Lebensdauer der Fusuliniden-Gattungen *Pseudoschwagerina* und *Paraschwagerina* und deren Bedeutung für die Grenze Karbon-Perm. — Senckenberg., Bd. 21, S. 169—215, Frankfurt a. M. 1939.
- Beiträge zur Kenntnis der Fusuliniden der Ostalpen. — Paläontogr., Bd. 94 A, S. 1—30, Stuttgart 1942.
- Kellogg, Rem.:* The history of Whales. Their adaptation to life in the water. — Quart. Review Biol., Vol. 3, pp. 29—76, 174—208, 1928.
- Pelagic Mammals from the Temblor formation of the Kern river region, California. — Proc. Calif. Acad. Sci's, Ser. 4, Vol. 19, pp. 217—397, San Francisco 1931.
- A review of the Cetacea. — Carnegie Instit. Publ. 482, 366 pp., Washington 1936.
- Kerner-Marilaun, Fr.:* Paläoklimatologie. Berlin 1930.
- Paläogeographie mit besonderer Rücksicht auf die Fehlerquellen. Berlin 1934.
- Kiaer, Joh.:* Revision der mittelsilurischen Heliolithiden und neue Beiträge zur Stammesgeschichte derselben. Videnskap Selskabets Skrifter I. math.-naturv. Kl. 1903, Nr. 10, 58 S., Christiania 1903.
- The dawnntonian fauna of Norway, I. Anaspida. with a geological introduction. — Videnskaps Skrifter I. math.-naturv. Kl. 1924, Nr. 6, 139 pp., Christiania 1924.
- and *Heintz, A.:* New Coelolepids from the upper Silurian on Oesel (Esthonia). — Arch. f. Naturk. Estlands, Ser. 1, Bd. 10, Lief. 3, 8 S., Tartu 1932.
- and *Heintz, A.:* The dawnntonian and devonian Vertebrates of Spitzbergen, IV. Suborder Cyathaspida, 1 and 2. — Norges Svalbard og Ishavs Undersökelse, 26 pp., und 138 pp., Oslo 1932 und 1935.
- Klinghardt, Fr.:* Die Kreide-Tertiärgrenze und verwandte Fragen. — Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 87, S. 22—39, Berlin 1935.
- Knebel, W. v.:* Die Eryoniden des oberen weißen Jura von Süddeutschland. — Archiv f. Biontol., Bd. 2, S. 195—232, Berlin 1907.
- Kober, L.:* Das Weltbild der Erdgeschichte. Jena 1932.
- Koch, L.:* Geologie von Grönland. — *Krenkel, E.:* Geologie der Erde. Berlin 1935.
- Koken, E.:* Die Gastropoden der Trias von Hallstadt. — Abh. k. k. geol. Reichsanst., Bd. 17, Heft 4, 112 S., Wien 1897.
- Indisches Perm und die permische Eiszeit. — N. Jahrb. f. Mineral. usw., Fest-Bd. 1907, S. 446—546, Stuttgart 1907.
- Kormos, T.:* Die phylogenetische und zoogeographische Bedeutung präglacialer Faunen. — Verh. zool. botan. Ges. Wien, 1914, S. 218—238, Wien 1914.
- Kräusel, R., und Weyland, H.:* Die systematische Beurteilung tertiärer Blattabdrücke. Betrachtungen zu dem gleichnamigen Aufsatz Süßenguts. — Z.-Bl. Mineral. usw., 1942 B, S. 255—264, Stuttgart 1942.
- Kühn, B.:* Urzeugung und Entwicklung. — Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 93, S. 228—236, Berlin 1942.
- Kuhn, O.:* Ichthyosauria — *W. Quenstedt:* Fossilium Catalogus, I. Animalia, Pars 63, 74 S., Berlin 1934.
- Crocodilia. Ebenda, Pars 75, 144 S., 1936.
- Die fossilen Agnathi und Fische. Berlin 1940.
- Lambert, J.:* Sur un oursin de Timor. — Verbeek: Rapport sur les Moluques. — Jaarb. Mijnwezen nederlandsch Oost-Indie, Vol. 37, Batavia 1908.
- Lambrecht, K.:* Handbuch der Paläornithologie. Berlin 1933.
- Lecompte, M.:* Quelques types de récifs siluriens et devoniens de l'Amérique du Nord. Essai de comparaison avec les récifs coralliens actuels. — Bull. Mus. R. Hist. natur. Belgique, T. 14, 51 pp., Brüssel 1938.

- Leidy, J.*: Extinct Vertebrata from the Judith river and great lignite formations. — Trans. amer. philos. Soc., N. S., Vol. 11, pp. 139—154, Philadelphia 1860.
- Leriche, M.*: Les poissons néogènes de la Belgique. — Mém. Mus. R. d'Hist. natur. Belg., Nr. 32, pp. 379—472, Gent 1926.
- Sur l'importance des Squales fossiles dans l'établissement des synchronismes de formations à grandes distances et sur la repartition stratigraphique et géographique de quelques espèces tertiaires. — Verh. k. natuurh. Mus. Belgie, Ser. 2. Deel 3, S. 939—952, Brüssel 1936.
- Sur des fossiles recueillis dans les Kaiso beds (Pleistocène inférieure) de la partie congolaise de la pleine de Semliki. — Bull. Soc. géol. Belgique, T. 62, pp. 118—130, Liège 1938.
- Lindström, G.*: On the silurian Gastropoda and Pteropoda of Gotland. — K. svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Bd. 19, Nr. 6, 205 pp., Stockholm 1884.
- Loewe, St.*: Die devonischen Korallen von Ellesmereland. — Rep. II. norweg. arctic Exped. Fram 1898—1902, Vol. 4, Nr. 30, 23 S., 1913.
- Loomis, Fr.*: Are Conodonts Gastropods? — Journ. Paleont., Vol. 10, pp. 663/4, 1936.
- Lull, R. S.*: Dinosaurian distribution. — Amer. Journ. Sci., Vol. 29, pp. 1—39, New Haven (Conn.) 1910.
- Dinosaurian climatic response. — *Thorpe, M. R.*: Organic adaptation to environment, pp. 225—279, New Haven (Conn.) 1924.
- Lydekker, R.*: Die geographische Verbreitung und geologische Entwicklung der Säugetiere. Jena 1897.
- Ma, Ting Ying, H.*: On the growth rate of reef corals and its relation to sea water temperature. — Paleont. sinica, Ser. B, Vol. 16, Fasc. 1, 226 pp., Nanking 1937.
- Mac Bride, E. W.*, and *Spencer, W. K.*: Two new Echinoids, *Aulechinus* and *Ectechinus* and an adult plated Holothurian, *Eothuria*, from the upper Ordovician of Girvan, Scotland. — Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Vol. 229, biol. Sci's, pp. 91—136, London 1939.
- Madsen, V.*: Istidens Foraminiferer i Danmark og Holsten. — Meddel. fra Dansk geol. Forening, Nr. 2, 225 pp., Kopenhagen 1895.
- Major, Forsyth*: The Hyracoid *Pliohyrax graecus* Gaudry from the upper Miocene of Samos and Pikermi. — Geol. Magaz. natur. Hist., Dec. 4, Vol. 6, pp. 547—553, London 1890.
- On some characters of the skull in the Lemurs and Monkeys. — Proc. zool. Soc. London, 1901, pp. 129—153, London 1901.
- Marsh, O.*: Recent discoveries of extinct animals. — Amer. Journ. Sci's, Vol. 12, pp. 59—61, New Haven (Conn.) 1876.
- Matsumoto, H.*: Contribution to the knowledge of the fossil Hyracoidea of the Fayum, Egypt, with description of several new species. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., Vol. 56, pp. 253—350, New York 1930.
- Matthew, W. D.*: A zalambdodont Insectivore from the basal Eocene. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., Vol. 32, pp. 307—314, New York 1913.
- Time ratios in the evolution of Mammalian phyla, a contribution to the problem of the age of the earth. — Science, N. S., Vol. 40, pp. 232—235, New York 1914.
- Climate and evolution. — Ann. New York Acad. Sci., Vol. 24, pp. 171—318, New York 1915.
- and *Granger, W.*: A revision of the lower eocene Wasatch and Wind river faunas. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., Vol. 34, pp. 429—483, New York 1915.
- The evolution of the Mammals in the Eocene. — Proc. zool. Soc. 1927, pp. 947—985, London 1928.
- Mertin, H.*: Decapode Krebse aus dem subhercynem und braunschweigischem Emscher und Untersenen und über einige verwandte Formen aus der Oberkreide. — Nova Acta Leopold., N. F., Bd. 10, S. 149—264, Halle (Saale) 1941.
- Milankowitsch, M.*: Astronomische Mittel zur Erforschung der erdgeschichtlichen Klimate. — Handb. Geophysik, Bd. 9, S. 593—698, Berlin 1938.
- Molengraff, G. A. F.*: On oceanic deep sea deposits in central Borneo. — Proc. k. Akad. Wetensch. pp. 141—147, Amsterdam 1909.
- Mollison, Th.*: Phylogenie des Menschen. — Handbuch d. Vererbungswiss., Bd. 3, 104 S., Berlin 1933.
- Moreman, W. L.*: Arenaceous Foraminifera from ordovician and silurian limestones of Oklahoma. — Journ. of Paleont., Vol. 4, pp. 42—59, 1930.

- Murray, J., and Irvine, R.*: On coral reefs and other carbonate of limestone formation in modern seas. — Proc. R. Soc. Edinburgh, Vol. 17, pp. 79—109, Edinburgh 1890.
- Naef, A.*: Die fossilen Tintenfische. Jena 1922.
- Nägeli, C. v.*: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884.
- Nicholson, A.*: A monograph of the british Stromatoporoids. — Palaeontogr. Soc., 234 pp., London 1886—1892.
- Noelli, A.*: Contribuzione allo studio dei Crinoidei terziarii del Piemonte. — Atti Soc. ital. Sci. natur. e Mus. civ. St. natur., Vol. 39 I, 31 pp., Mailand 1900.
- Nopcsa, Fr. v.*: On the geological importance of the primitive Reptilian fauna in the uppermost Cretaceous of Hungary. — Quart. Journ. geol. Soc., Vol. 79, pp. 100—116, London 1923.
- Reversible and irreversible evolution, a study based on Reptiles. — Proc. zool. Soc. London 1923, pp. 1045—1059, London 1923 a.
- Bemerkungen und Ergänzungen zu G. v. Arthabers Arbeit über Entwicklung und Absterben der Pterosaurier. — Paläont. Zeitschr., Bd. 6, S. 80—91, Berlin 1924.
- Obrutschew, W. A.*: Geologie von Sibirien. — Fortschr. Geol. u. Paläont. Heft 15, Berlin 1926.
- O'Connell*: The habitat of the Eurypterida. — Bull. Buffalo Soc. natur. Hist., Vol. 11, Nr. 3, p. 277, Buffalo 1916.
- Oppenheim, P.*: Kritisches Referat über Weißermel: Neues über Tabulaten usw. 1926. — N. Jahrb. f. Mineral. usw. 1927, I B, S. 76—79, Stuttgart 1927.
- Osborn, H. F.*: The age of Mammals in Europe, Asia and North America. New York 1910.
- The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. 2 Vol. — U. St. geol. Surv., monogr. Nr. 55, Washington 1929.
- Proboscidea. A monograph of the discovery, evolution, migration and distinction of the Mastodons and Elephants of the world. Vol. 1, Moeritherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea. New York 1936.
- Ossenkopp, G. J.*: Übersicht unserer derzeitigen Kenntnis von den fossilen niederen Primaten. — Ergebn. Anat. u. Entw. Gesch., Bd. 26, S. 463—507, München 1925.
- Owen, R.*: On some remains of an Ichthyosaurus discovered by captain Sir Edward Belcher at Exmouth island in lat. 77, 16 N, long 96 W. — Edw. Belcher: The last of the arctic voyages, Vol. 2, pp. 389—391, London 1855.
- Palmer, W.*: Description of a new species of Leatherback Turtle from the Miocene of Maryland. — Proc. U. St. nation. Mus., Vol. 36, pp. 369—372, Washington 1909.
- Parks, W. A.*: Silurian Stromatoporoids of America. — Univ. Toronto Studies, geol. Ser., Vol. 2, pp. 241—292, Toronto 1909.
- Systematic position of the Stromatoporoidea. — Journ. of Paleont., Vol. 9, pp. 18—29, Menasha 1935.
- Pende, A.*: Säugetierfauna und Paläolithicum des jüngeren Pleistocäns Mitteleuropas. — Abh. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Kl., 1938, Nr. 5, 72 S., Berlin 1938.
- Peterson, O. A.*: A revision of the Entelodontidae. — Mem. Carnegie Mus. Pittsburgh, Vol. 4, pp. 41—156, Pittsburgh (Pa) 1909.
- Peyer, B.*: Fossile Riesenschildkröten aus der oberen Süßwasser-Molasse der Umgebung von Zürich. — Schweiz. paläont. Abh., Bd. 63, S. 1—47, Basel 1942.
- Pfannenstiel, M.*: Zwei interessante geologische Funde aus Baden. 1. Limulus Bronni Schimper aus dem oberen Buntsandstein Villingens. — Mitt. bad. Landesverein für Naturkunde, N. F., Bd. 2, S. 189 bis 192, Freiburg i. Br. 1928.
- Eine Jugendform von Limulus bronni aus dem Plattensandstein Badens. — C. Bl. f. Mineral. usw., 1928 B, S. 536—549, Stuttgart 1928 a.
- Philippi, E.*: Zur Stammesgeschichte der Pectinidae. — Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 52, S. 64—117, Berlin 1900.
- Pia, J. v.*: Untersuchungen über die Gattung Oxynoticeras und einige damit zusammenhängende Fragen. — Abh. k. k. geol. Reichsanst., Bd. 32, S. 1—179, Wien 1914.
- Thallophyta. — *Hirmer, M.*: Handbuch der Paläobotanik, I., S. 31—136, München 1927.
- Die Kalkbildung der Tiere. — Paläont. Zeitschr., Bd. 15, S. 154—195, Berlin 1933.
- Die Theorien über die Löslichkeit des kohlensauren Kalkes als Grundlage für das Verständnis der Bildung der Kalksteine. — Mitt. geol. Ges. Wien, Bd. 25, 1932, S. 1—93, Wien 1933 a.

- Pia, J. v.*: Die rezenten Kalksteine. — Zeitschr. f. Kristall., Mineral. und Petrogr., Mitteil. Abt. B., Ergänzt.-Bd. 1, Leipzig 1933 b.  
— Übersicht über die fossilen Kalkalgen und die geologischen Ergebnisse ihrer Untersuchung. Mitt. alpenländ. geol. Verein, Bd. 33, S. 11—34, Wien 1942.
- Piveteau, J.*: Un Amphibien du Trias inférieur. Essai sur l'origine et l'évolution des Amphibiens Anoures. — Ann. de Paléont., T. 26, pp. 135—178, Paris 1937.
- Plate, L.*: Über Vervollkommnung, Anpassung und die Unterscheidung von niederen und höheren Tieren. — Zool. Jahrb., Abt. Allgem. Zool. etc., Bd. 45, S. 745—798, Jena 1928.  
— Warum muß der Vererbungsforscher an der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften festhalten? — Zeitschr. f. induct. Abstamm.- und Vererbungslehre, Bd. 58, S. 266—292, Berlin 1931.
- Pompeckj, F.*: Fische, Paläontologie. — Handwörterbuch Naturwiss., 2. Aufl., Bd. 3, S. 1107—1147, Jena 1913.  
— Die Bedeutung des schwäbischen Jura für die Erdgeschichte. 64 S., Stuttgart 1914.  
— Umwelt, Anpassung und Beharrung im Lichte erdgeschichtlicher Überlieferung. Rektoratsrede 1925, 24 S., Berlin 1925.  
— Altert die Erde? — Rektoratsrede, Gedächtnisfeier Gründer Univ. 1926, 20 S., Berlin 1926.
- Pompeckj, J. F.*, und *Verhöff, K. W.*: Myriapoda (Paläontologie). Handwörterbuch Naturw., 2. Aufl., Bd. 7, S. 91—95, Jena 1932.
- Pratje, O.*: Korallenbänke in tiefem und kühlem Wasser. — C.-Bl. f. Mineral. usw., 1924, S. 410—415, Stuttgart 1924.
- Pütter, A.*: Zur Physiologie der Riesentiere. — Zool. Jahrb., Abt. allgem. Zool. u. Physiol., Bd. 40, S. 217—240, Jena 1923.
- Quenstedt, Fr. A.*: Der Jura. Tübingen 1858.
- Quenstedt, W.*: Die Entwicklungsgeschwindigkeit des Lebens in der geologischen Zeitenfolge. — C.-Bl. f. Mineral. usw. 1929 B, S. 513—532, Stuttgart 1929.  
— Die Anpassung an die grabende Lebensweise in der Geschichte der Solenomyiden und Nuculaceen. — Geol.-paläont. Abh., N. F., Bd. 18, S. 5—119, Jena 1930.  
— Über Grundlagen des Nahrungshaushalts in den vorzeitigen Meeren. — Paläont. Zeitschr., Bd. 13, S. 72/73, Berlin 1931.
- Rathbun, Mary*: The Decapod Crustaceans from the Panama region. — Smithsonian. Instit. U. St. nation. Mus. Bull. 103, pp. 123—184, Washington 1918.
- Rauff, H.*: Untersuchungen über die Organisation und systematische Stellung der Receptaculiden. — Diese Abh., II. Cl., Bd. 17, Abh. 3, 76 S., 1892.  
— Palaeospongiologie, I und II, 1. — Paläontogr., Bd. 40, 346 S., Stuttgart 1893/4.
- Reis, O.*: Paläohistologische Beiträge zur Stammesgeschichte der Teleostier. — N. Jahrb. f. Mineral. usw., 1895 I, S. 162—182, Stuttgart 1895.
- Remane, A.*: Art und Rasse. — Verh. Ges. f. phys. Anthropol., 1927, S. 2—33, 1927.
- Rensch, B.*: Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin 1929.  
— Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. — Zool. Anz., Suppl.-Bd. 6, S. 19—83, Leipzig 1933.
- Revilliod, P.*: Fledermäuse aus der Braunkohle von Messel bei Darmstadt. — Abh. hess. geol. Landesanstalt, Bd. 7, S. 161—196, Darmstadt 1917.  
— Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires, II. — Mém. Soc. paléont. Suisse, Vol. 44, pp. 63—128, Genf 1920.
- Riabirin, A. N.*: A sauropterygian vertebra from Franz-Joseph-Land. — Trans. arctic Instit. (russisch), Vol. 58, Geology, pp. 143—146, Leningrad 1936.
- Richter, R.*: Arachnoidea, Paläontologie. — Handwörterbuch Naturw. 2. Aufl., Bd. 1, S. 388—391, Jena 1931.  
— Tierwelt und Umwelt im Hunsrückschiefer; zur Entstehung eines schwarzen Schlammgesteins. — Senckenberg. Bd. 13, S. 299—343, Frankfurt a. M. 1931 a.  
— R. u. E.: Die Fauna des Unterkambriums von Cale in Andalusien. — Abh. Senckenberg. naturf. Ges., Abh. 455, 90 S., Frankfurt a. M. 1941.
- Rohon, I., V.*: Über untersilurische Fische. — Bull. Akad. J. Sci., Mai 1889. 10 S., St. Petersburg 1889.
- Roll, A.*: Form, Bau und Entstehung der Schwammstotzen im süddeutschen Malm. — Paläont. Zeitschr., Bd. 16, S. 197—246, Berlin 1934.

- Romer, A. S.: A lower miocene horse, *Anchitherium agatense* (Osborn). — Amer. Journ. Sci., Vol. 52, pp. 325—335, New Haven (Conn.) 1926.
- The pennsylvanian Tetrapods of Linton, Ohio. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., Vol. 59, pp. 77—147, New York 1930.
- Vertebrate Paleontology. Chicago 1933.
- and Grove, Brandon: Environment of early Vertebrates. — Amer. Midland Natur., Vol. 16, pp. 805—846, Notre Dame (Ind.) 1935.
- Ruedemann, R.: The paleontology of arrested evolution. — New York State Mus. Bull. 196, pp. 107—134, Albany (New York) 1918.
- Recent publications on the origin and habitat of the Eurypterida. — Amer. Journ. Sci. Vol. 7, pp. 227—232, New Haven (Conn.) 1924.
- The Utica and Lorraine formations of New York, Pt. 2 Systematic Paleontology, Nr. 2, Mollusks, Crustaceans and Eurypterids. — Bull. New York State Mus., Nr. 272, pp. 1—168, Albany (New York) 1926.
- Paleozoic plankton of North America. — Mem. geol. Soc. Amer., Nr. 2, 141 pp., 1934.
- Rüger, L.: Zeitzahlen der Erdgeschichte. — Jena. Zeitschr. f. Mediz. u. Naturw., Bd. 75, S. 31—55, Jena 1942.
- Rüschkamp, F.: Die Seeschildkröte der Maastrichter Kreide. Ein Schädel von *Allopleuron* (*Chelone*) hoffmanni Gray. — Paläont. Zeitschr., Bd. 7, S. 122—140, Berlin 1926.
- Rüst, D.: Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen der Trias und der paläozoischen Schichten. — Paläontogr., Bd. 38, S. 107—200, Stuttgart 1892.
- Sacco, F.: I Brachiopodi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria. 40 pp., Turin 1902.
- Salomon, W.: Grundzüge der Geologie, I. Allgemeine Geologie, Stuttgart 1924.
- Grundzüge der Geologie, II. Erdgeschichte, 1926.
- Salomon-Calvi, W.: Die permokarbonischen Eiszeiten. Leipzig 1933.
- Sardeson, Fr. W.: Die Beziehungen der fossilen Tabulaten zu den Alcyonariern. — N. Jahrb. f. Mineral. usw., Beil. Bd. 10, S. 249—362, Stuttgart 1896.
- Säve-Söderberg, G.: On the dermal bones of the head in the Labyrinthodont Stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to eotriassic Stegocephalians from East Greenland. — Meddelelser om Grönland, Bd. 98, Nr. 3, 211 pp., Kopenhagen 1935.
- On the dermal skulls of *Lyrocephalus*, *Aphaneramma* and *Benthosaurus*, Labyrinthodonts from the Triassic of Spitzbergen and N. Russia. — Bull. geol. Institut. Upsala, Vol. 27, pp. 189—209, Upsala 1937.
- Schaub, S.: Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten. — Abh. schweiz. paläont. Ges., Bd. 45, S. 1—113, Genf 1925.
- Schilder, F. A.: Verwandtschaft und Verbreitung der Cypraeacea. — Archiv f. Molluskenkunde, Bd. 73, S. 57—120, Frankfurt a. M. 1941.
- Schindewolf, O. H.: Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. — Jahrb. preuß. geol. Landesanst., Bd. 55, 1934, S. 258—283, Berlin 1934.
- Paläontologie und Genetik. Berlin 1936.
- Geologisches Geschehen und organische Entwicklung. — Bull. geol. Institut. Upsala, Vol. 27, pp. 166—188, Upsala 1937.
- Über parallele Reihenentwicklung bei Clymenien mit abnormer Gehäuseeinrollung. — Palaeobiologica, Bd. 6, S. 308—333, Wien 1938.
- „Konvergenzen“ bei Korallen und Ammoneen. — Fortschr. Geol. u. Paläont., Bd. 12, S. 389—492, Berlin 1940.
- Über den Siphon einiger triadischer Ammoneen. — Jahrb. Reichsstelle f. Bodenforsch., Bd. 60, 1939, S. 143—147, Berlin 1941.
- Zur Kenntnis der Polycoelien und Pterophyllen. Eine Studie über den Bau der Tetracorallen und ihre Beziehungen zu den Madreporarien. — Abh. Reichsanstalt f. Bodenforsch., N. F., Heft 204, 324 S., Berlin 1942.
- Evolution im Lichte der Paläontologie. Bilder aus der Stammesgeschichte der Cephalopoden. — Jena. Zeitschr. f. Mediz. u. Naturw., Bd. 75, S. 324—386, Jena 1942 a.

- Schlaikjer, E. M.*: A new zalambdodont Insectivore. — Amer. Mus. Novit., Nr. 698, 8 pp., New York 1934.  
— A study of Parahippus wyomingensis and a discussion of the phylogeny of the genus. — Bull. Mus. compar. Zool. Harvard Coll., Vol. 80, pp. 257—280, Cambridge (Mass.) 1937.
- Schlesinger, G.*: Die stratigraphische Bedeutung der europäischen Mastodonten. — Mitt. geol. Ges. Wien, Bd. 11, S. 129—166, Wien 1919.
- Schmidt, H.*: Conodontenfunde in ursprünglichem Zusammenhang. — Paläont. Zeitschr., Bd. 16, S. 76—85, Berlin 1934.
- Schmidt, M.*: Die Lebewelt unserer Trias. Oehringen 1928.  
— Die Lebewelt unserer Trias. Nachtrag, 1938.
- Schrammen, A.*: Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwest-Deutschland, I. und II. — Paläontogr. Suppl. Bd. 5, 385 S., Stuttgart 1910—12.  
— Dasselbe, III. — *W. Soergel*: Monograph. Geol. u. Paläont. Ser. 1, Heft 2, 159 S., Berlin 1924.
- Schreuder, A.*: Conodontes, Trogontherium and other Castoridae. Paläont. Zeitschr., Bd. 13, S. 148—176, Berlin 1931.
- Schröder, C.*, und *Firbas, Fr.*: Pflanzengeographie. — Handwörterbuch Naturwiss., 2. Aufl., Bd. 4, S. 907—1071, Jena 1934.
- Schubert, R. J.*: Die fossilen Foraminiferen des Bismarckarchipels und einiger angrenzenden Inseln. — Abh. k. k. geol. Reichsanst., Bd. 20, S. 1—130, Wien 1911.
- Schuchert, Ch.*: A synopsis of american fossil Brachiopoda including bibliography and synonymy. — Bull. U. St. geol. Surv., Nr. 87, pp. 9—136, Washington 1897.  
— On siluric and devonic Cystoidea and Camarocrinus. — Smiths. miscell. Collect., Vol. 47, pp. 201—272, Washington 1904.  
— The earliest freshwater Arthropods. — Proc. nation. Acad. Sci's, Vol. 2, pp. 722—733, 1916.
- Schub, Fr.*: Gedanken über die bei der tierischen Entwicklung hervortretenden Entwicklungsrichtungen. — Paläont. Zeitschr., Bd. 19, S. 117—126, Berlin 1937.
- Schulze, P.*: Trilobita, Xiphosura, Acarina. Eine morphologische Untersuchung über Plangleichheit zwischen Trilobiten und Spinnentieren. — Zeitschr. f. Morph. u. Ökol., Bd. 32, S. 181—226, Berlin 1936.
- Scott, H. W.*: The zoological relationships of the Conodonts. — Journ. Paleont., Vol. 8, pp. 448—455, 1934.
- Scott, W. B.*, and *Jepsen, Glen L.*: The mammalian fauna of the Whiteriver Oligocene, I. Insectivora and Carnivora. — Trans. amer. philos. Soc., N. S., Vol. 28, Pt. I, Philadelphia 1936.  
— A history of Land-Mammals in the western hemisphere. 2. edit., New York 1937.
- Scupin, H.*: Der chronologische Wert der Leitfossilien. — C.-Bl. f. Mineral. usw., 1923, S. 370—383, 400—414, 433—447, Stuttgart 1923.
- Seward, A. C.*: Plant life through the ages. Cambridge 1931.
- Sewertzoff, A. N.*: Directions of evolution. — Acta zool., Bd. 10, pp. 59—141, Stockholm 1929.  
— Morphologische Gesetzmäßigkeiten in der Evolution. Jena 1931.
- Sickenberg, O.*: Beiträge zur Kenntnis tertiärer Sirenen I und II. — Verg. k. naturhist. Mus. Belgie, Vol. 63, 352 S., Brüssel 1932.  
— Kontinentalverschiebung, Klimawechsel und die Verbreitung der tertiären landbewohnenden Säugetiere. — Biol. gener., Bd. 267—300. Wien 1934.
- Sieverts, Hertha*: Jungtertiäre Crinoiden von Seran und Borneo. — N. Jahrb. f. Mineral. usw., Beil. Bd. 69 B, S. 145—168, Stuttgart 1932.
- Simon, W.*: Archaeocyathidea. — Abh. Senckenbg. naturf. Ges., Heft 448, S. 1—87, Frankfurt a. M. 1939.
- Simpson, G. G.*: Affinities of the mongolian cretaceous Insectivores. — Amer. Mus. Novit., Nr. 330, 11 pp., New York 1928.  
— A new specimen of Eodelphis cutleri from the Belly river formation of Alberta. — Bull. nation. Mus. Canada, geol. Ser. Nr. 51, pp. 29—32, Ottawa 1930.  
— The supposed association of Dinosaurs with Mammals of tertiary type in Patagonia. — Amer. Mus. Novit., Nr. 566, 21 pp., New York 1932.  
— Fossil Sirenia of Florida and the evolution of the Sirenia. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., Vol. 59, pp. 419—503, New York 1932 a.  
— The beginning of the age of Mammals. — Biol. Reviews, Vol. 12, pp. 1—47, Cambridge 1937.

- Simpson, G. G.*: Skull structure of the Multituberculata. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., Vol. 73, pp. 727 bis 763, New York 1937 a.
- Mammals and land bridges. — Journ. Washington Acad. Sci's, Vol. 30, pp. 137—163, Washington 1940.
- Slater, Ida*: A monograph of the british Conulariae. — Palaeontograph. Soc., Vol. 61, 41 pp., London 1907.
- Smith, J.*: Upper silurian Foraminifera of Gothland. — Ann. Magaz. natur. Hist., Ser. 8, Vol. 15, pp. 301—309, London 1915.
- Smith, St.*: The Calocystidae Roemer, a family of Rugose Corals with perforate septa. — Ann. Magaz. natur. Hist., Ser. 10, Vol. 5, pp. 257—278, London 1930.
- Soergel, W.*: Das Aussterben der diluvialen Säugetiere und die Jagd des diluvialen Menschen. — Festschr. 43. Versamml. deutsch. anthropol. Ges., Heft 2, 81 S., Jena 1912.
- Die diluvialen Säugetiere Badens, I. Älteres und mittleres Diluvium. — Mitt. großh. bad. geol. Landesanst., Bd. 9, Heft 1, S. 1—253, Heidelberg 1914.
- Das Problem der Permanenz der Kontinente und Ozeane. Stuttgart 1917.
- Exkursion ins Travertingebiet von Ehringsdorf. — Paläont. Zeitschr., Bd. 8, S. 7—33, Berlin 1927.
- Die Vereisungskurve. Berlin 1937.
- Das Eiszeitalter. Jena 1938.
- Zur biologischen Beurteilung diluvialer Säugetierfaunen. — Sitz.-Ber. Heidelberg. Akad. Wiss. 1940, Abh. 4, 39 S., Heidelberg 1940.
- Die Verbreitung des diluvialen Moschusochsen in Mitteleuropa. — Beitr. z. Geol. Thüringens, Bd. 7, S. 75—95, Jena 1942.
- Stadtmüller*: Über die postorbitalen Fortsätze und die postorbitale Spange (Orbitotemporalspange) der Säugetiere. — Zeitschr. f. Morph. und Anthropol., Bd. 30, S. 222—251, Stuttgart 1933.
- Stäsche, K.*: Die Pectinidae des schwäbischen Jura. — Geol. paläont. Abh., N. F., Bd. 15, S. 1—136, Jena 1925.
- Podocnemis brasiliensis n. sp. aus der oberen Kreide Brasiliens. — N. Jahrb. f. Mineral. usw., Beil. Bd. 77 B, S. 291—309, Stuttgart 1937.
- Stehlin, H.*: Die Säugetiere des schweizer Eocäns. — I. bis VI. (Perisso- und Artiodactyla). — Abh. schweiz. paläont. Ges., Bd. 30—33, 35, 36, 1164 S., Zürich 1903—6, 1908, 1910.
- Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. VII. Teil, 1 u. 2. — Ebenda, Bd. 38 und 41, S. 1165—1552, Zürich 1912 und 1916.
- Stensiö, E. A.*: On the head of the Macropetalichthyoids with remarks on the head of the other Arthrodires. — Field Mus. natur. Hist., Publ. 232, Geol. Ser., Vol. 4, pp. 90—197, Chicago 1925.
- The dawntonian and devonian Vertebrates of Spitzbergen. I. Family Cephalaspidae. — Norske Vidensk. Akad. Skrifter om Svalbard og Nordishavet, Nr. 12, 391 pp., Oslo 1927.
- Upper devonian Vertebrates from East Greenland. — Meddelelser om Grønland, Bd. 86, S. 1—212, Kopenhagen 1931.
- The Cephalaspida of Great Britain. — Brit. Mus. natur. Hist., London 1932.
- On the head of certain Arthrodires. I. Pholidosteus, Leiosteus and Acanthaspids. — K. svenska Vetensk. Akad. Handl., Ser. 3, Bd. 13, Nr. 5, 79 pp., Stockholm 1934.
- On the devonian Coelacanthids of Germany with special reference to the dermal skeleton. — Ebenda, Bd. 16, Nr. 4, 56 pp., 1937.
- Sternberg, R. M.*: A toothless bird from the Cretaceous of Alberta. — Journ. of Paleont., Vol. 14, pp. 81—85, 1940.
- Stolley, N.*: Über die Belemniten des alpinen Eocäns. — Z.-Bl. f. Mineral. usw., 1928 B, S. 110—124, Stuttgart 1928.
- Störmer, L.*: Merostomata from the dawntonian sandstone of Ringerike (Norway). — Skrifter norske Vidensk. Akad. Oslo. I. mat. naturv. Kl., Nr. 2, 1933, 125 pp., Oslo 1934.
- Stromer, E.*: Fossile Wirbeltier-Reste aus dem Uadi Faregh und Uadi Natrun in Ägypten. — Abh. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. 29, S. 99—132, Frankfurt a. M. 1905.
- Bemerkungen über Protozoen. — C.-Bl. f. Mineral. usw., 1906, S. 225—231, Stuttgart 1906.
- Über die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere Afrikas für die Tiergeographie. — Verh. deutsch. zool. Ges. 1906, S. 204—218, Leipzig 1906 a.

- Stromer, E.*: Über Molukkenkrebse. — Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 59, Monatsber., S. 187—188, Berlin 1907.  
 — Lehrbuch der Paläozoologie. I. Wirbellose Tiere. Leipzig 1909.  
 — Lehrbuch der Paläozoologie. II. Wirbeltiere. 1912.  
 — Über Relikten im indopazifischen Gebiet. — C.-Bl. f. Mineral. usw., 1910, S. 798—802, Stuttgart 1910.  
 — Die ersten fossilen Reptilreste aus Deutsch-Südwest-Afrika und ihre geologische Bedeutung. Ebenda 1914, S. 530—541, 1914.  
 — Die Entdeckung und die Bedeutung der Land und Süßwasser bewohnenden Wirbeltiere im Tertiär und in der Kreide Ägyptens. — Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 68, S. 397—425, Berlin 1916.  
 — Bemerkungen über die ältesten bekannten Wirbeltier-Reste. — Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Kl. 1920, S. 9—20, München 1920.  
 — Methoden paläogeographischer Forschung erläutert an dem Beispiel einstiger Landverbindungen Afrikas. — Hettners geogr. Zeitschr., Bd. 26, S. 287—295, Leipzig 1920 a.  
 — Die Rückbildung der Hüftbeine bei Seekühen. — Naturw. Wochenschrift, N. F., Bd. 20, Nr. 28, S. 1—3, Jena 1921.  
 — Der Rückgang der Ganoidfische von der Kreidezeit an. — Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 77, S. 348—371, Berlin 1925.  
 — Weitere Bemerkungen über die ältesten bekannten Wirbeltier-Reste, besonders über die Anaspida. — Sitz.-Ber. bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Abt. 1926, S. 83—103, München 1926.  
 — Die Entwicklung der Tierwelt. — C. W. Schmidt: Natur und Mensch, Bd. 2, S. 247—320, Berlin 1926 a.  
 — Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 9. Die Plagiostomen mit einem Anhang über käno- und mesozoische Rückenflossenstacheln von Elasmobranchii. — Diese Abh., Bd. 31, Abh. 5, 64 S., München 1927.  
 — Wirbeltiere im obermiozänen Flinz Münchens. — Diese Abh., Bd. 32, Abh. 1, 71 S., München 1928.  
 — Beachtenswerte Lücken in der Kenntnis mesozoischer und tertiärer Land und Süßwasser bewohnender Wirbeltiere. — C.-Bl. f. Mineral. usw., 1931 B, S. 288—296, Stuttgart 1931.  
 — Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman), 12. Die procölen Crocodilia. — Diese Abh., N. F., Heft 15, 55 S., München 1933.  
 — Wie 1927 und 1933. 13. Dinosauria. — Wie 1927 und 1933. N. F., Heft 22, 79 S., München 1934.  
 — Wie 1934. 14. Testudinata. — Diese Abh., N. F. Heft 25, 26 S., München 1934 a.  
 — Bemerkungen über das nordische Entstehungszentrum nicht mariner Wirbeltiere. — Paläont. Zeitschr., Bd. 17, S. 1—20, Berlin 1935.  
 — Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens, VII. Baharije-Kessel und -Stufe mit deren Fauna und Flora, eine ergänzende Zusammenfassung. — Diese Abh., N. F. Heft 33, 102 S., 1936.  
 — Kritische Betrachtungen. I. Der „Wüstenfisch“ *Ceratodus* Ag. 1838 und seine meso- und känozoischen Verwandten. — N. Jahrb. f. Mineral. usw., Beil. Bd. 80 B, S. 248—263, Stuttgart 1938.  
 — Huftier-Reste aus dem unterstpliocänen Flinzsande Münchens. — Diese Abh., N. F., Heft 44, 39 S., München 1938 a.  
 — Das geologische Alter der Gattung *Homo* im Vergleiche zu dem anderer mitteleuropäischer Säugetiergattungen. — Anthropol. Anz., Jahrg. 15, S. 282—284. 1939.  
 — Die jungtertiäre Fauna des Flinz und des Schweiß-Sandes von München. Nachträge und Berichtigungen. — Diese Abh., N. F., Heft 48, 100 S., 1940.  
 — Kritische Betrachtungen, 3. Die Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung und unserer derzeitigen Kenntnisse und die Folgerungen daraus. I. Dauernde Wissenslücken. — Z.-Bl. f. Mineral. usw. 1940 B, S. 262—276, Stuttgart 1940 a.  
 — Dasselbe. II. Derzeitige Wissenslücken. — Ebenda, 1941 B, S. 1—23, 1941.  
 — Für Paläozoologie. — Ebenda 1942 B, S. 97—104, Stuttgart 1942.  
*Süßengut, K.*: Die systematische Beurteilung tertiärer Blattabdrücke. — Z.-Bl. Mineral. usw. 1942 B, S. 21—31, Stuttgart 1942.  
*Swinton, W. E.*: The Dinosaurs. London 1934.  
*Szalai, T.*: Schildkrötenstudien I. — Ann. naturhist. Mus. Wien, Bd. 46, S. 153—157, Wien 1931.

- Szalai, T.*: Fossile Testudo-Reste aus dem Pleistocän Maltas. Gedanken über das sogenannte nordische Entstehungszentrum der Tiere. — Ann. mus. nation. hungar., Vol. 31, S. 158—164, Budapest 1938.
- Teilhard de Chardin, P.*: Sur quelques Primates des Phosphorites du Quercy. — Ann. de Paléont., T. 10, 19 pp., Paris 1921.
- Teller, Fr.*: Über den Schädel eines fossilen Dipnoers, *Ceratodus sturii* n. sp., aus den Schichten der oberen Trias der Nordalpen. — Abh. k. k. geol. Reichsanst., Bd. 15, S. 1—38, Wien 1891.
- Toll, Ed. v.*: Die paläozoischen Versteinerungen der neusibirischen Insel Kutelny. — Mém. Akad. Imp. Sci's St. Pétersbourg, T. 37, Nr. 3, 36 S., St. Pétersbourg 1889.
- Traquair, R.*: *Thelodus pagei* Powrie sp. from the Old Red sandstone of Forfarshire. — Trans. R. Soc., Edinburgh, Vol. 39, pp. 595—602, Edinburgh 1899.
- Tripp, K.*: Der Stammbaum der Belemniten des Lias Schwabens. — Paläont. Zeitschr., Bd. 19, S. 180—198, Berlin 1937.
- Troedsson, G.*: On the middle and upper ordovician faunas of northern Greenland, part. II. — Meddelelser om Grönland, Bd. 72, 198 pp., Kopenhagen 1928.
- Uhlig, V.*: Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide. — Mitt. geol. Ges. Wien, Bd. 4, S. 329 bis 448, Wien 1911.
- Ulrich, E. O., and Bafler, R. S.*: Ostracoda. — Maryland geol. Surv., Miocene, pp. 98—130, Baltimore 1904.
- Vadász, M. E.*: Die mediterranen Echinodermen Ungarns. — Geol. hungarica, Bd. 1, Fasc. 2, 178 S., Budapest 1915.
- Van Straelen, V., et Schmitz, G.*: Crustacea Phyllocarida (= Achaostraca). — Fossil. Catal., I. Pars 64, 1934.
- Vinassa de Regny, P. E.*: Studi sulle Idractinie fossili. Mem. R. Acad. Lincei, Cl. Sci. fis., Ser. 6. Vol. 3, 53 pp., Rom 1899.
- Viret, J.*: Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. — Ann. Univ. Lyon, N. S. I, Sci's Medicine, Fasc. 47, 328 pp., Lyon 1929.
- Voorthuysen, J. H. van*: Beitrag zur Kenntnis des inneren Baus von Schale und Siphon triadischer Ammoniten. — Dr.-Diss. Univ. Amsterdam 1940, 143 S., Assen 1940/41.
- Wachsmuth, Ch., and Springer, Fr.*: The northamerican Crinoidea Camerata. — Mem. Mus. compar. Anatom., Vol. 20, 21, 837 pp., Harvard College, Cambridge (Mass.), 1897.
- Walther, Job.*: Über Entstehung und Besiedlung der Tiefseebecken. — Naturw. Wochenschrift, Bd. 19, S. 721—726, Jena 1904.
- Wanner, J.*: Neue Blastoideen aus dem Perm Timors. — *Brouwer, H. A.*: Geol. Expedition to the lesser Sunda islands, Vol. 1, pp. 217—277, Amsterdam 1940.
- Watson, D. M. S., and Day, H.*: Notes on some palaeozoic fishes. — Mem. and Proc. Manchester liter. and philos. Soc., Vol. 60, 1916, pp. 1—52, Manchester 1917.
- and *Gill*: The structure of certain palaeozoic Dipnoi. — Journ. Linn. Soc., Zool., Vol. 35, pp. 163—216, London 1923.
- The structure of certain Palaeoniscids and the relationships of that group with other bony fishes. — Proc. zool. Soc. London 1925, pp. 815—870, London 1925.
- On the skeleton of a Bauriamorph Reptile. — Proc. zool. Soc. London 1931, Pt. 3, pp. 1163—1205, London 1931.
- The Acanthodian fishes. — Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Vol. 228, pp. 49—146, London 1937.
- On Rhamphodopsis, a Ptyctodont from the middle Old Red Sandstone of Scotland. — Trans. R. Soc. Edinburgh, Vol. 59, Pt. II, pp. 397—410, Edinburgh 1938.
- Weber, Max*: Kritik der Weltanschauungen. Langensalza 1926.
- Die Säugetiere. 2. Aufl., Bd. 1, Jena 1927.
- Die Säugetiere. 2. Aufl., Bd. 2, Jena 1928.
- Wedekind, R.*: Die Zoantharia Rugosa von Gothland. — Sveriges geol. Undersökning, Ser. C. a., Abh. 19, Stockholm 1927.
- Einführung in die Grundlagen der historischen Geologie, I. Die Ammoniten, Trilobiten und Brachiopodenzeit. Stuttgart 1935.
- Dasselbe, II. Mikrobiostratigraphie. Die Korallen- und Foraminiferenzeit. 1937.
- Wehrli, H.*: Die diluvialen Murmeltiere Deutschlands. — Paläont. Zeitschrift., Bd. 18, S. 204—243, Berlin 1935.

- Weiler, W.*: Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltiere der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman), 16. Neue Untersuchungen an den Fischresten. — Diese Abh., N. F., Heft 32, 57 S., 1935.
- Weißfemel, W.*: Die Korallen der Silurgeschiebe Ostpreußens und des östlichen Westpreußens. — Zeitschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 46, S. 580—674, Berlin 1894.
- Neues über Tabulaten, Hydrozoen und eine Hexakoralle aus dem Tertiär der Bogenfelder Diamantfelder. — *E. Kaiser*: Die Diamantenwüste Südwestafrikas, Bd. 2, S. 88—106, Berlin 1926.
- Aus der Form- und Stammesgeschichte der Korallen. — Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde, 1936, S. 219 bis 244, Berlin 1936.
- Obersilurische und devonische Korallen, Stromatoporoiden und Trepostomen von der Prinzeninsel Antivaritha und aus Bithynien. — Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F., Nr. 190, 131 S., Berlin 1939.
- Weitzel, K.*: *Conchopoma gadiforme* Kner, ein Lungenfisch aus dem Rotliegenden. — Abh. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. 40, S. 161—178, Frankfurt a. M. 1926.
- Weller, St.*: The paleontology of the Niagara limestone in the Chicago area: the Trilobita. — Bull. Chicago Acad. Sci. natur. Hist. Surv., Nr. 4, Pt. 2, pp. 161—281, Chicago 1907.
- Wenz, W.*: Gastropoda Prosobranchia. — *Schindewolf, O. H.*: Handbuch der Paläozoologie, Bd. 6, Berlin 1938—1941.
- Wepfer, E.*: Über das Vorkommen von „*Cyprina islandica*“ im Postpliocän von Palermo. — C.-Bl. f. Mineral. usw. 1913, S. 173—177, Stuttgart 1913.
- Wilckens, O.*: Stammgarben. — Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererbungslehre, Bd. 20, S. 241—261, Berlin 1919.
- Willis, J. G.*: Age and area. A study in geographical distribution and origin of species. — Cambridge 1922.
- Williston, S. W.*: Water Reptiles of the past and present. Washington 1914.
- Wilser, J. L.*: Lichtreaktionen in der fossilen Tierwelt. Berlin 1931.
- Wiman, C.*: Über silurische Korallenriffe in Gothland. — Bull. geol. Inst. Upsala, Vol. 13, S. 311—326, Upsala 1898.
- Über die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens. — Ebenda, Vol. 13, S. 1—34, Upsala 1914.
- Neue Stegocephalenfunde aus dem Posidonomya-Schiefer Spitzbergens. — Ebenda, Vol. 13, 2, S. 209—222, 1916.
- Withers, Th. H.*: Catalogue of the Machaeridia. — Brit. Mus. natur. Hist., London 1926.
- Wolburg, J.*: Beitrag zum Problem der Machaeridia. — Paläont. Zeitschr., Bd. 20, S. 289—298, Berlin 1938.
- Woodward, A. Smith*: On the palaeontology of the Selachian genus *Notidanus*. Geol. Magaz., Dec. 3, Vol. 3, pp. 205—224, London 1886.
- The antiquity of the deep-sea fishfauna. — Natur. Science, Vol. 12, pp. 257—260, London 1897.
- The study of fossil fishes. — Proc. Geol. Assoc., Vol. 19, pp. 266—282, London 1906.
- The fishes of the English Chalk. London 1902—1912.
- (*Zittel-Eastmann*): Textbook of Palaeontology 2. edit., Vol. II, London 1932.
- Wortman, J. L.*: The extinct Camelidae of North America and some associated forms. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., Vol. 10, pp. 93—142, New York 1898.
- On some hitherto unrecognised reptilian characters in the skull of the Insectivora and other Mammals. — Proc. U. St. nation. Mus., Vol. 57, pp. 1—52, Washington 1921.
- Wüst, E.*: Die Bedeutung der geographischen Rassen für die Geschichte der diluvialen Säugetiere. — Paläont. Zeitschr., Bd. 12, S. 6—13, Berlin 1930.
- Yokoyama, M.*: On two new fossil Cephalopods from the Tertiary of Izumo. — Journ. geol. Soc. Tokyo, Vol. 20, pp. 1—3, Tokyo 1913.
- Zeise, O.*: Über die miocäne Spongienfauna Algeriens. — Sitz.-Ber. preuß. Akad. Wiss., math.-phys. Kl. 1906, S. 941—981, Berlin 1906.
- Zimmer, C.*: Über kranke Arten. — Biol. Z.-Blatt, Bd. 48, S. 308—317, Leipzig 1928.
- Zimmermann, W.*: Vererbung erworbener Eigenschaften und Auslese. Jena 1938.

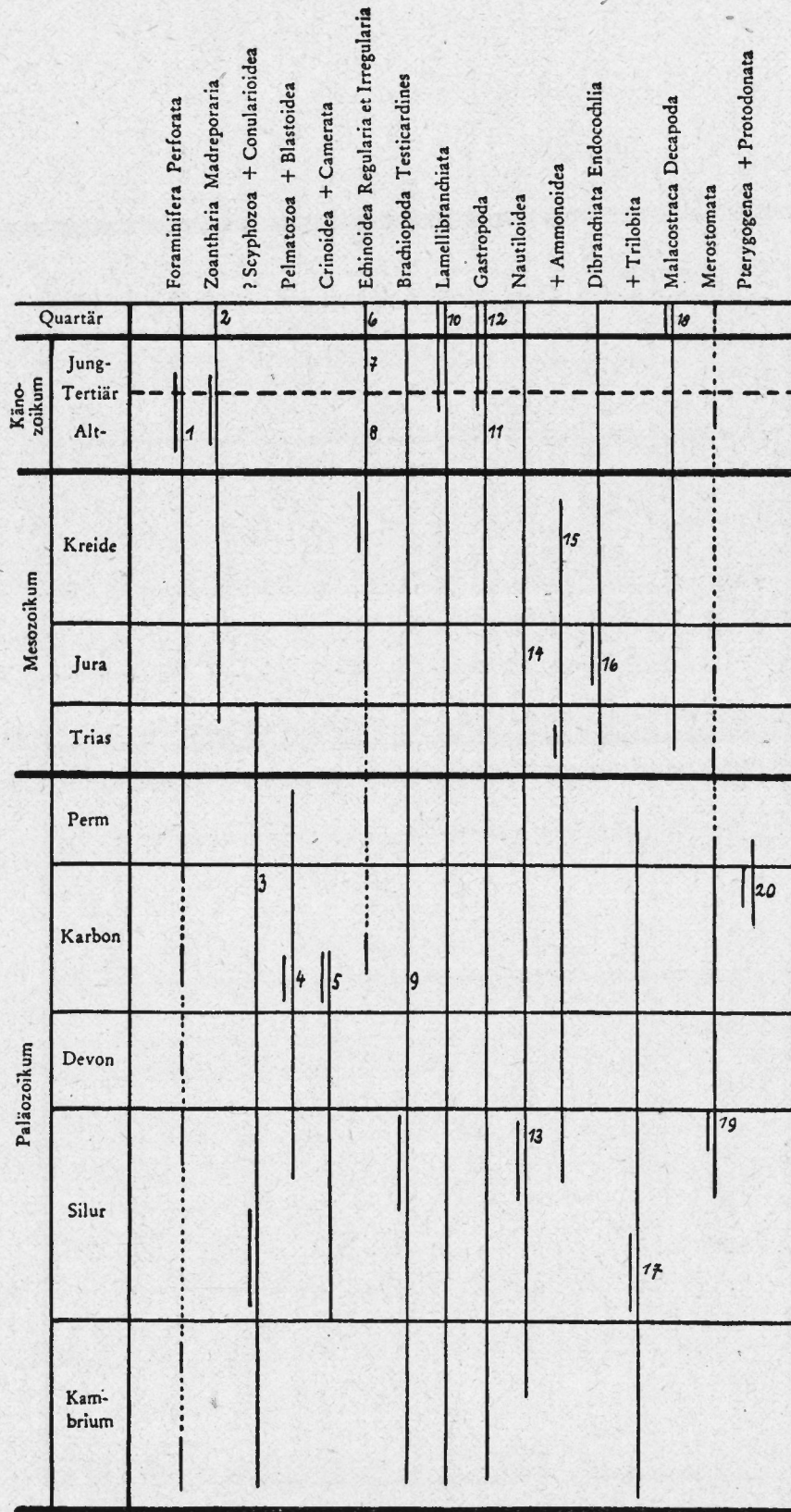
## TABELLEN

(Die Anmerkungen zu den Tabellen befinden sich auf S. 114)

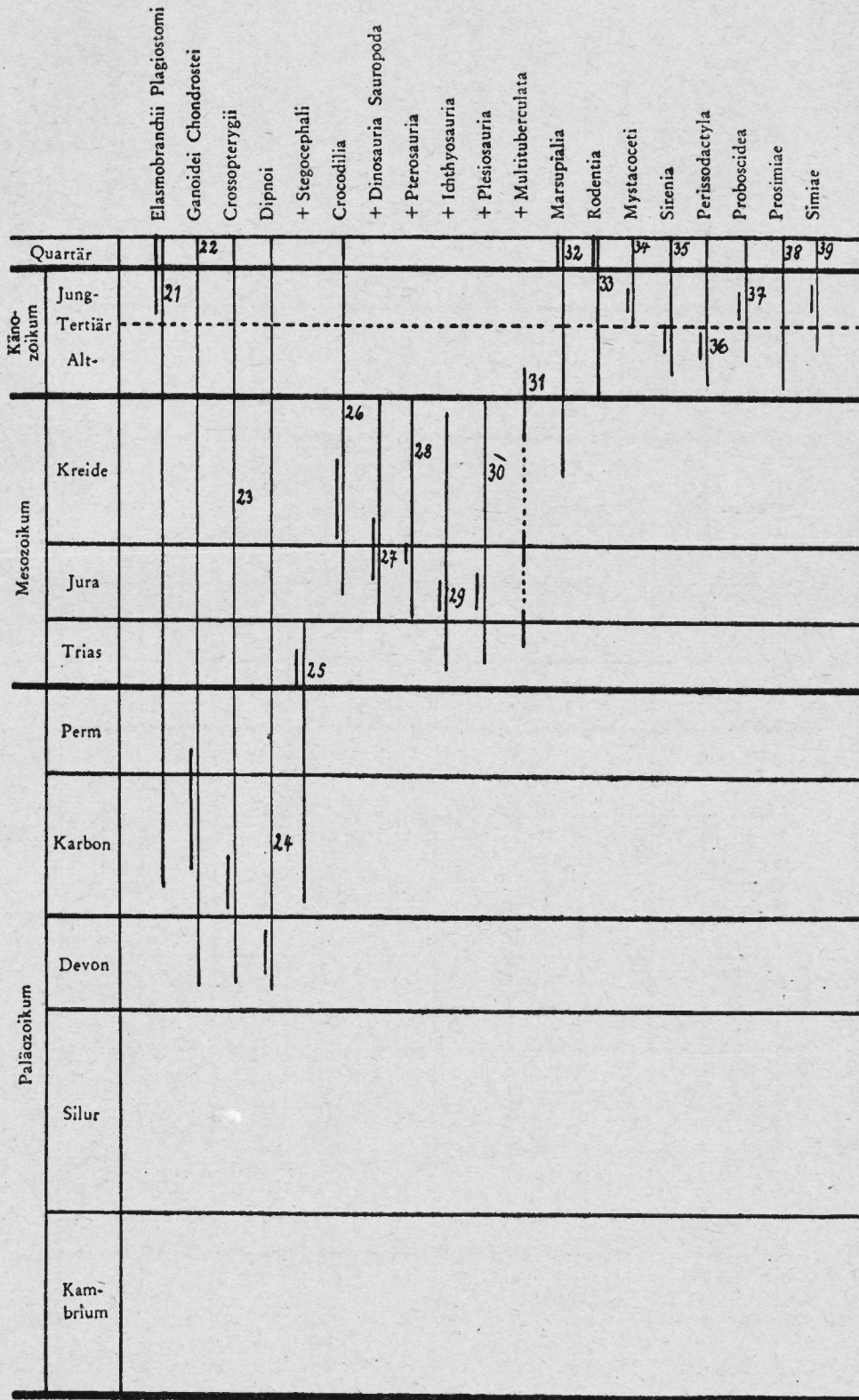
	Paläozoikum				Mesozoikum			Känozoikum		Quartär		
	Kambrium	Silur	Devon	Karbon	Perm	Trias	Jura	Kreide	Alt-Tertiär			Jung-Tertiär
Lagena												Foraminifera
Nodosaria												
Spirillina												
+ Peronidella												Spongiae
+ Amplexus												
+ Favosites												Tetracorallia
+ Stromatoporoidea												
+ Dictyonema												Graptolithi
+ Conularia												
+ Agelacrinus												Thecoidea
+ Thecoidea												
Isocrinus												Crinoidea
Crinoidea												
Cidaris												Echinoidea
Echinoidea												
Lingula												Brachiopoda
Orbiculoidea												
Crania												Lamellibranchiata
Solenomya												
Nucula												Lamellibranchiata
Avicula												
+ Bellerophon												Gastropoda
+ Euomphalus												
Acmaea												Gastropoda
Capulus												
+ Orthoceros												Cephalopoda
+ Nautilus												
+ Proetus												Trilobita
+ Trilobita												
+ Eurypterus												Merostomata
+ Merostomata												
Limulus												Merostomata
Merostomata												
Bairdia												Entomostraca
Estheria												
Penaeus												Malacostraca
Malacostraca												

I. Die geologische Verbreitung besonders langlebiger Gattungen. A. Evertebrata





II. Die geologische Verbreitung, der Höhepunkt und das Auftreten von Riesenformen einiger Tiergruppen. A. Evertabrata



II. Die geologische Verbreitung, der Höhepunkt und das Auftreten von Riesenformen einiger Tiergruppen. B. Vertebrata

## ANMERKUNGEN ZU DEN TABELLEN

## Zu Tabelle I:

Die Wissenslücken in der geologischen Verbreitung sind nicht berücksichtigt. Die verschiedene Länge der Ären und Perioden ist durch den Abstand der waagerechten Linien im wesentlichen nach den Angaben Rügers (1942, S. 37/38) ausgedrückt, wobei aber hier das Quartär, um es noch deutlich machen zu können, viel zu lang angegeben ist. Das Känozoikum ist mit 60 Millionen, das Mesozoikum mit 130 bis 160, das Paläozoikum mit 340 angenommen, das Quartär mit etwa 1 Million, das Jungtertiär mit 25, das Alttertiär mit 35, die Kreidezeit mit 70, Jurazeit mit 35, Trias 30, Perm 40, Karbon 70, Devon 40, Silur 100 und Kambrium 90 Millionen. Ich betone aber, daß es sich um Zahlen handelt, die insbesondere bei den einzelnen Perioden noch sehr ungenau sind und die gewiß noch erheblicher Korrekturen bedürfen.

## Zu Tabelle II:

Die Dauer der Ären und Perioden ist in derselben Weise ausgedrückt wie in der Tabelle I. Die Zeit des Höhepunktes ist durch einen Parallelstrich neben dem Hauptstriche jeder Gruppe angegeben, das Auftreten von Riesenformen durch Zahlen, die sich auf das Folgende beziehen:

- |  |   |
|--|---|
| 1. + <i>Camerina</i> ( <i>Nummulites</i> ) <i>complanata</i> (Lam.), Mitteleocän, Oberbayern.      | 21. <i>Carcharodon</i> + <i>megalodon</i> Ag., Pliocän, Südost-Amerika.                                     |
| 2. <i>Fungia echinata</i> Pallas, rezent, Indopazifischer Ozean.                                   | 22. <i>Acipenser huso</i> L., rezent, Süßwasser, Südost-Europa.   |
| 3. + <i>Conularia inornata</i> Dana, oberstes Karbon, Neusüdwales.                                 | 23. + <i>Mawsonia gigas</i> A. Smith Woodward, untere Kreide, Brasilien.                                    |
| 4. + <i>Pentremites sulcatus</i> F. Römer, Unterkarbon, Illinois.                                  | 24. + <i>Palaeodaphus devoniensis</i> van Beneden, unteres Oberkarbon, Belgien.                             |
| 5. + <i>Megistocrinus evansi</i> Owen et Shumard, Unterkarbon, Iowa und Illinois.                  | 25. + <i>Mastodonsaurus ingens</i> Trusheim, untere Trias (Oberer Buntsandstein), Unterfranken.             |
| 6. <i>Hygrosoma hoplacanta</i> (Wy. v. Thomson) rezent, Tiefsee, Atlantischer Ozean.               | 26. g. et sp. indet. (+ <i>Deinosuchus hatcheri</i> Holland), oberste Kreide (Judith-river-Stufe), Montana. |
| 7. <i>Clypeaster aegyptiacus</i> Mich., Mittelpliocän, Ägypten.                                    | 27. + <i>Brachiosaurus branchoi</i> Janensch, oberer Jura, Tendaguru, Deutsch-Ostafrika.                    |
| 8. + <i>Conoclypeus conoideus</i> (Goldf.), Mitteleocän, Oberbayern.                               | 28. + <i>Pteranodon occidentalis</i> Marsh, obere Kreide (Niobrara-Stufe), Kansas.                          |
| 9. + <i>Productus giganteus</i> Sow., Unterkarbon, Westeuropa.                                     | 29. + <i>Leptopterygius trigonodon</i> (Theodori), oberer Lias, Oberfranken.                                |
| 10. <i>Tridacna gigas</i> L., rezent, Seichtwasser, Indischer Ozean.                               | 30. + <i>Mausaurus gardneri</i> Seeley, mittlere Kreide (Gault), England.                                   |
| 11. <i>Cerithium</i> + <i>giganteum</i> Lam., Mitteleocän, Westeuropa.                             | 31. + <i>Taeniolabis taoensis</i> Cope, Palaeocän, Neumexiko.   |
| 12. <i>Charonia</i> ( <i>Triton</i> ) <i>tritonis</i> (L.), rezent, Seichtwasser, Indischer Ozean. | 32. + <i>Diprotodon australis</i> Owen, Diluvium, Australien.   |
| 13. + <i>Orthoceros</i> (? + <i>Actinoceras</i> ) <i>cochleatum</i> Schloth., Obersilur, Gothland. | 33. + <i>Megamys burmeisteri</i> Amegh., Pliocän, Argentinien.  |
| 14. <i>Nautilus</i> cfr. <i>lineatus</i> Quenst., oberer Dogger, Baden.                            | 34. <i>Balaenoptera musculus</i> L., rezent, nordatlantisches Eismeer.                                      |
| 15. + <i>Pachydiscus seppenradensis</i> Landois, Untersenen, Westfalen.                            | 35. <i>Rhytina stelleri</i> Retz., Quartär, Beringsmeer.  |
| 16. + <i>Megateuthis giganteus</i> (Schloth.), mittlerer Dogger, Süddeutschland.                   | 36. + <i>Brontotherium gigas</i> Marsh, Unteroligocän, Colorado.  |
| 17. + <i>Urolichas ribeiroi</i> Delgado, Untersilur, Portugal.                                     | 37. + <i>Dinotherium gigantissimum</i> Stefanescu, Mittelpliocän, Rumänien.                                 |
| 18. <i>Pseudocarcinus gigas</i> (L.), rezent, marin, Südastralien.                                 | 38. + <i>Megaladapis madagascariensis</i> Forsyth Major, Quartär, Madagaskar.                               |
| 19. + <i>Prerygotus buffaloënsis</i> Pohlmann, oberstes Silur, New York.                           | 39. <i>Gorilla gorilla</i> Wyman, rezent, tropisches Afrika.  |
| 20. + <i>Meganeura monyi</i> (Brogniart) Handl., Oberkarbon, Frankreich.                           |   |

Zu Nr. 13 ist zu bemerken, daß der untersilurische + *Orthoceras titan* Hall, und zu Nr. 16, daß + *Belemnites colossicus* Jasikow in der unteren Kreide Rußlands wohl noch größer waren, aber es ist von letzterem nur der Phragmocon mit 12 cm Durchmesser bekannt. Größer als Nr. 27 ist cfr. + *Antarctosaurus giganteus* v. Huene, nach dem 2,3 m langen Femur zu schließen; es steht aber sein genaueres Alter, außer obere Kreide Patagoniens, nicht fest, und die Reste sind nicht näher bestimmbar. Ferner bemerke ich zu Nr. 36, daß der Rhinocerotide + *Indricotherium asiaticum* Borissiak aus dem Oberoligocän von Turgai fast noch größer war. Zu Nr. 37 ist schließlich zu erwähnen, daß nach Diener (1916, S. 137. Anm. 12) strittig ist, ob nicht andere Proboscidea des jüngsten Tertiärs oder ältesten Diluvium (+ *Zygodolophodon borsoni* (Heys), oder *Elephas meridionalis* Nesti oder auch + *antiquus* Falc.) noch etwas größer waren.