Zur Abstammung der Säuger.

Von G. Steinmann (Bonn).

Mit 18 Textfiguren.

Die Theorie vom extrem polygenetischen Ursprung der Säuger, wie ich sie in meinen „Geologischen Grundlagen der Abstammungslehre“¹⁾ zu begründen versucht habe, ist begreiflicherweise fast überall auf Widerstand gestoßen. Sie wird entweder ungeprüft als unmöglich abgelehnt, oder man sucht sie mit dem Hinweis auf Tatsachen zu widerlegen, die wenigstens einer doppelten Deutung unterliegen. Dabei gestattet doch der fossile Stoff eine Prüfung nach den verschiedensten Richtungen hin, und der täglich sich mehrende Zuwachs an neuem Material wäre wohl geeignet, zu entscheiden, ob meine Vorstellung den Tatsachen besser oder weniger gut gerecht wird als die bisherige Annahme einer monogenetischen Entstehung der Säuger oder als die Vorstellung einer Ableitung von einigen wenigen Ausgangsformen. Bei dieser Sachlage erscheint es mir geboten, ausdrücklich auf einige neue Funde und Beobachtungen hinzuweisen, die seit der Niederschrift meines Buches gemacht worden sind und die mir in hervorragendem Maße geeignet erscheinen, sich ein Urteil über den Wert und die Brauchbarkeit meiner Theorie der Polygenese und Rassenpersistenz zu bilden.

Die Gesamtheit der Tierformen, die man unter dem Namen Reptilien begreift und deren polygenetische Entstehung aus gesonderten Amphibienformen nicht nur von mir allein, sondern u. a. auch von Broili²⁾ vertreten wird, habe ich in zwei Kategorien zerlegt, in die Reptilien im eigentlichen Sinne des Wortes oder *Orthoreptilia*, die heute als Krokodile, Schildkröten, Eidechsen und Schlangen fortleben und in die *Meta-reptilia*, worunter ich alle die fremdartigen, „ausgestorbenen“ Formen

¹⁾ Leipzig, W. Engelmann. 1908.

²⁾ Systematische und biologische Bemerkungen zu der permischen Gattung *Lysorophus* (Anat. Anz. 33, 1908, 290—298).

zusammenfasse, für die wir unter den heutigen Reptilien keine Nachkommen namhaft machen können. Innerhalb der *Metareptilia* unterscheide ich wiederum zwei Abteilungen: *Avireptilia* als Vorfahren der Vögel, *Mammoreptilia* als Vorfahren der Säuger. Es braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden, daß es z. Z. vielfach sehr schwer hält oder ganz unmöglich ist, alle Metareptilien in diese beiden Gruppen aufzuteilen. Aber die Mehrzahl der jungmesozoischen Formen läßt sich doch nach den mehr oder weniger scharf ausgesprochenen Merkmalen in die beiden Abteilungen einreihen. Ich will hier zunächst in Ergänzung meiner Ausführungen in den Geologischen Grundlagen auseinandersetzen, nach welchen Kennzeichen dies meiner Ansicht nach geschehen kann.

Eine Ungleichheit der Gliedmaßenpaare (hinteres länger als vorderes), die den meisten Reptilien zukommt, haben wir als ein Erbstück aus dem Übergange vom Sumpf- zum Landleben anzusehen. Entsprechend ihrer Funktion als schiebende Organe im Gegensatz zu den greifenden Vordergliedmaßen haben sich die hinteren im Anfang stärker ausgebildet als die vorderen. Bei Avireptilien steigert sich diese Ungleichheit schließlich zur fast vollständigen Verkümmern der Vordergliedmaßen, wie bei den Laufvögeln oder zu ihrer Umbildung zu den Flügelgliedmaßen der Flugvögel. Die Mammoreptilien werden im Gegenteil mehr oder weniger gleichfüßig. Der Übergangszustand der Heteropodie allein gestattet daher keine sichere Entscheidung darüber, ob die Säuger- oder die Vogelrichtung eingeschlagen wird. Nur wenn die Vordergliedmaßen so stark verkümmert oder verändert sind, daß sie nicht mehr auf den Boden aufgesetzt werden können, scheint die Fortbildung zum Vogel unvermeidlich, wie bei den Megalosauriden. Da die Mehrzahl der alttertiären Säuger fünfzehig ist, so muß eine Reduktion der Zehenzahl auf drei funktionierende, wie sie bei vielen Dinosauriern Platz gegriffen hat, als ein Vogelmerkmal gelten. Doch ist zu bedenken, daß bei den ausgestorbenen Edentaten wie auch bei manchen Beuteltieren schon von vornherein eine Reduktion der funktionierenden Zehen vorhanden zu sein scheint. Daher müssen z. B. die Edentaten als mögliche Nachkommen von Metareptilien mit beginnender Zehenreduktion im Auge behalten werden. Beträchtliche Verlängerung der Metatarsalien oder ihre beginnende Verwachsung deuten bestimmt in der Richtung der Vögel. Antorbitale Schädel-lücken, minimale Größe der oberen Schläfenlücke, Durchbruch im Unterkiefer, ein beweglicher, aus sehr zahlreichen (+ als 10) Wirbeln bestehender Hals, Beschränkung der Zähne auf den vorderen Teil der

Kiefer — alles das sind Merkmale, die mehr oder minder bestimmt auf Vögel weisen; ebenso das Fehlen eines Koronoidfortsatzes und einer *crista sagittalis*.

Als Merkmale der *Mammoreptilia* wären dagegen in den Vordergrund zu stellen: ein kurzer (aus 7—10 Wirbeln bestehender) Hals, vollständige Bezahnung (Zahnarme entbehren der Schneide- und Eckzähne!), Fehlen oder minimale Größe der antorbitalen Schädellücken, ein ausgeprägter Koronoidfortsatz und eine *crista sagittalis*, Fünfzehigkeit (Edentaten besitzen z. T. reduzierte Zehen!), bei sehr jungen Formen auch Homöopodie.

Nach diesen Merkmalen, die für phylogenetische Zwecke eine erhöhte Bedeutung erlangen, wenn sie sich zu mehreren am gleichen Tier vereinigen, möchte ich heute die *Metareptilia* etwas anders unter den beiden Gruppen verteilen, als ich es in den Geologischen Grundlagen vorgeschlagen habe; ich fasse jetzt alle Theropoden und Sauropoden (= *Saurischia* Seeley) als Avireptilien, alle Predentaten = (*Ornithischia* Seeley) als Mammoreptilien auf. Die unvollständige Kenntnis, die wir z. Z. noch von vielen Reptilien besitzen, steht einer restlosen Aufteilung natürlich hindernd im Wege.

Ameghino hat sich vor kurzem besonders auf Grund seiner Studien über das Schulterblatt der Edentaten und Monotremen über die Abstammung der Säuger geäußert¹⁾. Er kommt zu dem Ergebnis, daß sie auf zwei vollständig getrennten Wegen aus theromorphen Reptilien hervorgegangen sind. Auf der einen Seite stehen für ihn die *Plexodonta*, d. h. alle Säuger mit kompliziertem Zahnbau (einschl. der Beuteltiere), auf der anderen die *Homalodonta*, d. h. alle Gruppen mit einfachen, reptilartigen und meist einwurzeligen Zähnen, wozu die Cetaceen, Edentaten und Monotremen gehören. Die gesonderte Stellung der Edentaten und Monotremen tritt durch Ameghinos Darlegungen noch klarer hervor, als man es bisher wußte. Dennoch hätte A. auch im Schädel der meisten Edentaten noch ein Merkmal finden können, das den unmittelbar reptilischen Ursprung dieser

Fig. 1. Schädel von *Glyptodon* mit langem, säbelförmigem Fortsatz des Jochbogens. Quartär. Argentinien. (Nach Burmeister aus Steinmann-Döderlein: Elem. d. Paläontol.)

1) El arco escapular de los Edentatos y Monotremos y el origen reptiloide de estos dos grupos de mamíferos. (Anal. Museo Nac. Buenos Aires 7, 1—91, 60 fig. 1908).

Ordnung oder wenigstens des größten Teils derselben besonders bezeichnet. Ich meine den stark entwickelten, nach unten gerichteten Fortsatz des Jochbogens (Fig. 1), der allen Gravigraden, Tardigraden und den Glyptodontiern zukommt. Freilich findet sich ein nach unten gerichteter Fortsatz des Jochbogens ganz vereinzelt auch bei anderen ausgestorbenen Säugern und einmal auch bei Reptilien. So besitzt der gut bekannte *Pareiosaurus* aus der Karooformation Südafrikas einen breiten, plattenartig verbreiterten, gerade abwärts gerichteten Fortsatz. Eine ähnliche Bildung in der Form einer nach vorn und außen gerichteten Platte trifft man bei *Elotherium*, dem riesenhaften Schwein, das mit dem Ende des Miozäns verschwindet. Ein kurzer, stumpfer, schräg nach hinten gerichteter Fortsatz kennzeichnet die erst im Quartär verschwindenden Riesenbeutler *Diprotodon* und *Nototherium*. Der Joch-

Fig. 2. Ergänztcs Skelett von *Polacanthus Foxi* Hulke. Wälderstufe. Insel Wight. Die hell gehaltenen Teile sind unbekannt. (Nach Nopcsa.)

bogenfortsatz dieser Beuteltiere, namentlich aber der viel stärkere der genannten Edentaten weicht von der Bildung bei *Pareiosaurus* und *Elotherium* trotz seiner bei den einzelnen Abteilungen wechselnden Gestalt dadurch ab, daß er durch seine nach rückwärts gebogene Form, seine geringe Breite oder durch den gebuchteten Rand seines plattig verbreiterten Endes unwillkürlich zu der Vermutung führt, daß wir es hier mit dem Reste eines zweiten (unteren) Schläfenbogens zu tun haben. Wenn sich diese Deutung wahrscheinlich machen ließe, würde darin ein Hinweis auf eine gesonderte Herkunft dieser Tiergruppen aus Reptilien, im speziellen aus Dinosauriern liegen. Denn diese besitzen bekanntlich zwei Schläfenbögen, wie Krokodile, Rhynchocephalen und Flugsaurier. Suchen wir aber unter diesen Reptilien nach Anknüpfungspunkten für die Edentaten, so können nur die Dinosaurier in Frage kommen.

Vor kurzem hat man in den jüngeren Kreideschichten Nordamerikas einen Dinosaurier gefunden, der ebenso wie eine schon länger bekannte

ähnliche Form aus der Unterkreide Englands durch gewisse sehr auffallende Merkmale direkt auf Edentaten hinweist. Den älteren Fund wollen wir zunächst besprechen. Von *Polacanthus* Hulke. (Fig. 2, 3) sagt Lydekker¹⁾: „Bei *P.* stellt die Hautbedeckung einen vollständig soliden Panzer über die ganze hintere Rückenregion dar; einige von den Schildern, die ihn zusammensetzen, sind höckerig, andere gekielt.

Fig. 3. Hinteres Ende des Rückenpanzers von *Polacanthus Foxi*. (Nach Hulke.)
h kleine Zentralscheiben der Mittelregion, rh größere des Randes.

Fig. 4. Vorderes Ende des Rückenpanzers von *Panochthus intermedius* Lyd.
(Nach Lydekker) Quartär. Buenos Aires. Bezeichnung wie in Fig. 3.

Auch war eine Anzahl loser, abgeplatteter Stacheln ähnlich wie *Hylaeosaurus* vorhanden, die wahrscheinlich auf einer Linie in der Rückenregion standen. This peculiar type of carapace forcibly recalls that of the Glyptodont Edentates.“

Und Nopcsa, der kürzlich alles, was über das merkwürdige Tier bekannt geworden ist, zusammengefaßt hat²⁾, sagt zum Schluß: „Bei diesen Merkmalen möchte man wagen zu bemerken, daß *P.* eine Art

¹⁾ Manual of Palaeontology 1889, 1161.

²⁾ Geol. Magaz. 1905.

Glyptodon unter den Dinosauriern war.“ Freilich ist das Tier nur unvollkommen bekannt. Der Schädel fehlt gänzlich, die Zahl der Halswirbel (ca. 7) ist nicht sicher, die Vordergliedmaßen kennt man nicht und daher haftet auch dem ergänzten Bilde eine gewisse Unsicherheit an, ja ich möchte behaupten, daß der Kopf überhaupt ganz anders, nämlich kurz und gedrungen gewesen ist. Dadurch wird aber die Übereinstimmung der bekannten Teile mit Merkmalen der Loricaten nicht beeinträchtigt. In erster Linie das Rückenschild, das, soviel man weiß, nur den hinteren Teil des Körpers bedeckt. Nicht nur in seiner Gesamtgestalt, auch in den Einzelheiten der Skulptur besteht die weitgehendste Übereinstimmung. Ich habe beistehend ein Stück dieses Panzers (Fig. 3) und daneben ein Stück des Panzers von *Panochthus* (Fig. 4) abgebildet. Man ersieht daraus, wie ähnlich bei beiden die Felderung der fest verwachsenen Platten ist und wie ähnlich die relative Größe und die Verteilung der sogenannten Zentralscheiben (h), deren Umriß zwischen kreisrund und oval schwankt, und die gegen den Rand des Panzers hin an Größe erheblich zunehmen (rh).

Von den großen Schildstacheln, die in zweireihiger Anordnung den Rücken und den Schwanz von *Polacanthus* bedecken, findet sich zwar bei den Glyptodonten nichts, wohl aber besitzt die Schwanzröhre von *Panochthus*, *Hoplophorus*, *Doedicurus* u. Verw. ein Merkmal, das damit in Beziehung gebracht werden kann¹⁾. In den Schwanzröhren dieser Gattungen befinden sich nämlich zwei Reihen großer, meist verlängerter Zentralscheiben, die entweder hart aneinander stoßen oder durch feinere Felderung getrennt werden. In diesen darf man wohl die Reste der ebenso gestellten, nur der Mittellinie wohl etwas mehr genäherten Schildstacheln von ebenfalls elliptischer Grundfläche erblicken, wie sie von *Polacanthus* (und *Stegosaurus*) bekannt sind. Auch in der Beschaffenheit der Wirbelsäule tritt die Ähnlichkeit mit Glyptodonten auffällig hervor. Das Merkmal, das sie vor allen anderen Säugern auszeichnet, nämlich die starre Verbindung der Körperwirbel, ist bei *Pol.* schon in weitgehender Weise vorgebildet: die Lenden- und Sakralwirbel sind zu einer unbeweglichen Röhre verschmolzen, während den Rückenwirbeln dieses Merkmal abgeht. So bilden diese Merkmale in der Tat eine natürliche Vorstufe zu dem Zustande, wie wir ihn von den Glyptodonten kennen. Wir brauchen uns nur die Panzerbildung und die Wirbelverwachsung,

¹⁾ Vgl. Ameghino: Mamíferos fósiles de la República Argentina 1889, t. 65, 66, 84—90, 92—94. Zittel: Handb. d. Palaeont. 4, 148, Fig. 121, 122.

die bei *Pol.* auf die hintere Körperhälfte beschränkt sind, auf die vordere ausgedehnt zu denken, um den *Glyptodont*tierzustand zu erhalten. Wir können die Beziehungen zu dieser Tiergruppe aber auch noch spezialisieren. Die Beschaffenheit des Panzers stimmt, wie wir gesehen haben, mit derjenigen von *Panochthus* vollständig überein, ist aber verschieden von der rosettenartigen Verzierung von *Glyptodon*. Erblicken wir in den großen, zweireihig angeordneten Scheiben der Schwanzröhre von *Panochthus* den Rest der Schildstacheln von *Pol.*, so besitzen wir ein zweites Merkmal, das auf diese Gattung und ihre

Fig. 5. A. *Ankylosaurus magniventris* Brown. Ergänzt. Skelett nach Brown.
B Schädel von oben. C, D Zahn von innen und außen.

Verwandten hinweist; das trifft aber nicht für *Glyptodon* zu, dessen Schwanz nur von beweglichen Ringen ohne Zentralscheiben umgeben wird.

Der vor kurzem von B. Brown beschriebene *Ankylosaurus* der Oberkreide¹⁾ ist zwar auch nur unvollständig bekannt, aber es liegt doch so viel Material vor, daß Brown unter Anlehnung an die wahrscheinlich ähnliche Körperform von *Stegosaurus* eine Rekonstruktion des Skeletts (Fig. 5) geben und auch die Körperbedeckung (Fig. 7) ergänzen konnte.

Der Körper ist seiner ganzen Länge nach mit Knochenplatten gepanzert, die in Querreihen angeordnet sind. Der Schwanz gewinnt hierdurch eine ausgesprochene Ähnlichkeit mit *Glyptodon* (Fig. 6). Um

¹⁾ The Ankylosauridae, a new family of armored Dinosaurs from the Upper Cretaceous. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **24**, 1908, 187—201, 20 fig.)

aber den Rückenpanzer von *Glyptodon* zu erhalten, müssen wir uns die großen Platten von *A.* verwachsen und in das regelmäßige Mosaik von *Glyptodon* differenziert denken. Besonders bemerkenswert erscheint die Schädelbedeckung (Fig. 5 B), die wie bei *Gl.* (Fig. 6) aus fest gefügten polygonalen Knochenplatten besteht. Aber nicht nur diese Hautplattenbedeckung des Schädels, sondern auch seine kurze, dreieckige, flache Gestalt stimmt mit jener Gattung überein. Leider kennt man die tieferen Teile des Schädels und den Unterkiefer noch nicht, so daß sich ein weiterer Vergleich nicht ziehen läßt; doch muß hervorgehoben werden, daß die Knochen der Schädelkapsel nicht unterschieden werden können, was wiederum mit dem frühen Verschwinden der Suturen am *Glyptodon*-Schädel harmonisiert. Der Hals ist kurz und kräftig, wie bei den Loricaten. Die Rippen der hinteren Rückenwirbel sind mit den

Fig. 6. *Glyptodon reticulatus* Owen. Pampasformation von Argentinien.
(Aus Steinmann-Döderlein: Elem. d. Paläontol.)

Wirbeln verwachsen; ebenso das coracoid mit der scapula. In der Wirbelzahl herrscht fast vollständige Identität mit *Glyptodon*, wie aus folgendem Vergleich hervorgeht:

	Hals	Rücken	Kreuz	Schwanz
<i>Ankylosaurus</i>	7	19	8	28
<i>Glyptodon</i>	7	12 + (7-9)	8	20-24.

Wie man sieht, haben wir hier einen zweiten Loricatentypus unter den Dinosauriern, wohl unterschieden von *Polacanthus*, aber ebenfalls mit zahlreichen Merkmalen behaftet, die wir unter den Vierfüßlern nur bei den *Glyptodontia* wiederkehren sehen. So wie *Polacanthus* sich nur mit den Hoplophoriden (oder auch Doedicuriden) vergleichen ließ, so *Ankylosaurus* nur mit den Glyptodontiden. Ich nehme daher keinen Anstand, jenen als einen Reptilvorfahr der ersten, diesen als einen der zweiten Gruppe anzusprechen. Ob diese phylogenetische Verknüpfung berechtigt ist oder nicht, wird sich voraussichtlich bald ganz sicher entscheiden lassen. Denn es ist zu erwarten,

daß in nicht allzu langer Zeit ein vollständiger Schädel von einem dieser Saurier oder von einer der nahe verwandten, aber erst unvollständig bekannten Gattungen wie *Stereocephalus*¹⁾ entdeckt werden wird. Dann wird sich zeigen, ob die extreme Ausbildung des langen, schmalen und gekrümmten Jochbogenfortsatzes, durch die alle Glyptodontien ausgezeichnet sind (Fig. 1), bei diesen Dinosauriern schon entsprechend vorgebildet war oder nicht. Denn aus der nachfolgenden Besprechung einer anderen, nahe verwandten Reptilsäugerreihe wird sich ergeben, daß sich der Jochbogenfortsatz als das Überbleibsel eines früher vorhandenen unteren Schläfenbogens leicht begreiflich machen läßt. Jede andere Deutung muß gegenüber dieser einfachen und natürlichen Erklärung gezwungen erscheinen.

Der phylogenetische Zusammenhang zwischen *Polacanthus*, *Ankylosaurus* einerseits und den Glyptodontien andererseits, wie ich ihn

Fig. 7. *Ankylosaurus magniventris* Brown. Oberkreide. Montana. Panzer von oben. (Nach Brown.)

vertrete, führt naturgemäß zu der Folgerung, daß ein Teil der Dinosaurierfauna, die zur Kreidezeit auf den nordatlantischen Kontinenten bestanden, zur Tertiärzeit in der patagonischen Fauna fortgelebt hat, und dadurch wurde ich veranlaßt nachzuforschen, ob nicht ähnliche Beziehungen zwischen anderen Dinosauriern der nordatlantischen Kreide und ihnen ähnlichen Säugern der patagonischen Fauna bestehen.

Bekanntlich teilen die Stegosauriden und Scelidosauriden mit *Polacanthus* und *Ankylosaurus* den Besitz von größeren Hautskelettplatten oder -stacheln, und man hat daher letztere Gattungen auch in jene Familie eingeordnet. Es fehlen den echten Scelidosauriden und Stegosauriden aber die erwähnten Glyptodontienmerkmale, d. h. die bezeichnende Art der Bepanzerung, die Verwachsung oder Versteifung der Wirbel, der kurze, dreieckige Kopf. Ihre Körperbedeckung

¹⁾ Osborn u. Lambe: Contribut. to Canadian Palaeontology 3, 2. 1902. 55.

ist vielmehr schwächer, der Schädel länger gestreckt (Fig. 8). Eine ganz ähnliche Stellung, wie diese Saurier zu den Gürtelsauriern, nehmen die

Fig. 8. Schädel von *Stegosaurus*. Ob. Jura. Colorado. A von der Seite, B von oben. Bezeichnungen (zugleich für die folgenden Figuren): A Augenhöhle; N Nasenhöhle; S obere Schläfenhöhle. f Stirnbein, fa Vorderstirnbein, fp Postfrontale. (+ Supra-orbitale) im Zwischenkiefer; j Jochbein, j₁ dessen oberer, j₂ dessen unterer Fortsatz; l Tränenbein; m Oberkiefer; n Nasenbein; op Postorbitale; p Scheitelbein; pc processus coronoideus; q Quadratbein; sq Schläfenbein. In Fig. A: S¹ seitliche Schläfenhöhle; an Angulare; art Articulare; d Dentale; pd Prädentale; s Spleniale; sa Supraangulare.

Fig. 9. *Scelidotherium leptocephalum* Ow. Schädel von der Seite. Quartär. (Pampasf.) Argentinien. (Nach Lydekker.) Der Zwischenkiefer vorn und oben (im₁) ergänzt nach *Stegosaurus* (Fig. 8). (q) Die Lage des Quadratbeins und des Articulare (art.) von *Stegosaurus* eingezeichnet. Bezeichnung siehe Fig. 8.

Fig. 10. *Scelidotherium Bravardi* Lyd. Schädel von oben. Quartär. (Pampasf.) Buenos Aires. (Nach Burmeister.) Bezeichnung siehe Fig. 8.

Gravigraden zu den Glyptodonten ein, und so werden wir auf einen Vergleich zwischen *Scelidosauria* und Gravigraden hingewiesen. Die Reste eines knöchernen Hautpanzers, die man bei *Myiodon* und

Grypotherium kennt, sprechen ebenfalls für einen Vergleich mit den predentaten Dinosauriern, ebenso die beträchtliche Körpergröße.

Wir fassen zunächst den Schädel von *Stegosaurus* als dem am besten bekannten Vertreter dieser Saurierfamilie ins Auge (Fig. 8). Dieser ist langgestreckt, niedrig und seitlich zusammengedrückt. Die großen, vorn gelegenen Nasenlöcher öffnen sich seitlich, indem der zahnlose Zwischenkiefer (im) einen breiten plattenartigen Abschluß am Vorderende der Schnauze bildet. Die Nasenbeine (n) sind sehr lang. Die Augenhöhle (A) ist groß, langgestreckt, die seitliche Schläfenlücke (S¹) zeichnet sich durch beträchtliche Größe aus. Eine sehr bezeichnende Gestalt besitzt das Jochbein und das damit verschmolzene Quadratojugale (j). Es ist nach rückwärts gegabelt, indem es einen Ast schräg nach oben sendet, der sich hinten an das Postorbitale (op) legt, einen anderen schräg nach unten, der sich mit dem Quadratbeine (q) verbindet. Die Gabelungsstelle selbst ist plattig verbreitert. Der Unterkiefer zeichnet sich durch die bedeutende Höhe des Kronfortsatzes aus.

Nun denken wir uns den Schädel in den eines Gravigraden — *Scelidotherium* (Fig. 9, 10) — verwandelt. Das Quadratbein fällt fort und der Unterkiefer gelenkt mit dem Schläfenbein (Fig. 9). Dadurch wird der untere Fortsatz des Jochbogens, der mit dem Quadratbein verbunden war, frei (j₂), während der obere (j₁) mit dem Postorbitale (op) in Verbindung bleibt oder erst nachträglich sich davon trennt. Als weitere Folge der Aufhebung der Quadratartikulation senkt sich das Hinterhaupt und wird flacher. Zugleich tritt durch stärkere Ausbildung des Kaumuskels die obere Schläfenhöhle (Fig. 8 S) mit der Augenhöhle (A) in Verbindung, indem das Stirnbein

Fig. 11. *Glossotherium Darwini* Ow. Schädel von der Seite. Quartär. (Pampasf.) Buenos Aires. (Nach Ameghino.) Bezeichnung siehe Fig. 8.

durchbrochen wird. Dabei bleibt aber das Postfrontale mit dem Jugale in Verbindung und bildet den oberen der drei Fortsätze des Jochbogens (j₂), der frei in die Temporalhöhlung hineinragt. Eine geringe Verkürzung der Schnauze und Fortfall der Verknöcherung der vorderen Zwischenkieferplatte (im₁) liefert das Verhalten von *Scelidotherium*. Bei *Glossotherium* (Fig. 11) ist aber auch diese erhalten. Die Verkürzung des hinteren Teils des Unterkiefers erklärt sich einfach durch Fortfall

der Artikulargelenkung. Das Vorschuhstück des Praedentale (pd) fällt fort (oder verwächst mit dem Unterkiefer). Endlich die Umbildung des einfachen Hinterhauptsgelenks in das doppelte der Säuger.

Es sind also alles in allem nur geringfügige Veränderungen nötig, um aus dem Schädel eines *Stegosaurus* den eines *Scelidotheriums* zu

Fig. 12. Schädel von *Megatherium americanum* Blumb. Quartär. Argentinien. (Nach Ameghino mit Vervollständigungen nach Owen.) (pd), (im) und (q) nach *Iguanodon* (Fig. 13) eingetragen. Sonstige Bezeichnung wie in Fig. 13.

Fig. 13. Schädel von *Iguanodon*. (Nach Dollo.) A Augenhöhle; N Nasenhöhle; L Tränengrube; S obere, S¹ seitliche Schläfengrube; art Artikulare; co Gelenkkopf des Hinterhaupts; d Dentale; f Stirnbein; fp Postfrontale; im Zwischenkiefer; j Jochbein; l Tränenbein; m Oberkiefer; n Nasenbein; op Postorbitale; pd Praedentale; q Quadratbein; qj Quadratojugale; sq Schläfenbein; x u. y Supraorbitalia.

erhalten, im wesentlichen nur die Ausschaltung der Quadrat-artikulargelenkung. Man beachte, wie groß in allen übrigen Merkmalen die Übereinstimmung ist: die langen Nasenbeine, das große Tränenbein, die Größe der Augenhöhle (A) und die Lage und Größe der Nasenlöcher. Auch die Gesamtgestalt des Unterkiefers ist ähnlich geblieben, selbst die doppelte Öffnung des Alveolarkanals am Vorder-

rande des Unterkiefers hat sich erhalten. Bei der verwandten Gattung *Glossotherium* (Fig. 11) findet sich aber auch wie bemerkt der verknöcherte Nasenabschluß wieder, der *Stegosaurus* auszeichnet.

Ein zweiter Typus unter den Gravigraden ist durch *Megatherium* (Fig. 12) gegeben. Das Tier besitzt ein höheres Hinterhaupt, und der Jochbogenfortsatz (qj) ist von ganz anderer Gestalt, als bei den Mylodontiden, nämlich breit säbelförmig und nach rückwärts gebogen. Die Augenhöhle ist nicht in der Richtung der Schädelaxe, sondern in vertikaler Richtung verlängert (A). Suchen wir unter den Dinosauriern nach analogen Merkmalen, so kommt ausschließlich *Iguanodon* in Betracht (Fig. 13), dessen Schädel genau die gleichen Eigenarten aufweist. Wir brauchen uns an diesem wiederum nur dieselben Veränderungen vor sich gehen zu denken, wie am Beispiele von *Stegosaurus*, um den *Megatherium*-Schädel zu erhalten.

Ein Vergleich der beiden Figuren 12 und 13 braucht keine weitere Erläuterung durch Worte. Nur mag darauf hingewiesen werden, daß an alten Schädeln von *Megatherium* auch eine Verknöcherung der aufsteigenden Zwischenkieferplatte beobachtet wird, daß ferner, was auf der Figur nicht zu sehen ist, der Unterkiefer von *Iguanodon* einen hoch aufsteigenden Koronoidfortsatz besitzt.

Wir haben die Schädel zweier Dinosaurier mit den ähnlich gestalteten von zwei Gravigraden verglichen und dabei gesehen, daß zahlreiche Eigentümlichkeiten der letztern sich sehr einfach begreifen lassen, wenn wir sie von jenen Dinosauriern ableiten. Ganz besonders findet der Jochbogenfortsatz eine ganz natürliche Erklärung, wenn wir ihn als Rest des unteren Schläfenbogens deuten. Als Überbleibsel von einem diapsiden Saurier wird diese Bildung verständlich, ich vermag aber nicht einzusehen, wie man sie ungezwungen durch Ableitung von einem synapsiden Vorfahren, wie man ihn sich als Stammvater der Säuger zu denken pflegt, erhalten könnte. Um nun zu entscheiden, ob diesen weitgehenden Ähnlichkeiten auch wirklich ein phylogenetischer Zusammenhang zugrunde liegt, empfiehlt sich die Vergleichung anderer, von der Schädelbildung gänzlich unabhängiger Körperteile. Es braucht kaum betont zu werden, wie einfach und natürlich sich die mangelhafte Bezahnung der Gravigraden, das vollständige Fehlen von Eck- und Schneidezähnen in beiden Kiefern schon bei ihren ältesten Vertretern, aus den nur mit Backzähnen versehenen Praedentaten erklärt. Die Zahnarmut ist eben schon im Saurierstadium gegeben, und das Gebiß vereinfacht sich nur beim Übergange ins Säugerstadium. Wie sehr gerade auch der Zahnbau der

Edentaten auf eine direkte reptilische Abstammung hinweist, hat Ameghino neuerdings (l. c.) wieder betont.

Daß die genannten Saurier in Größe und Habitus große Ähnlichkeit mit den Gravigraden aufweisen, ist bekannt. Eine Veränderung in der relativen Länge der Gliedmaßenpaare fällt, wie ich schon eingangs bemerkt habe, nicht wesentlich ins Gewicht. Wenn man aber nach der vorliegenden Literatur die Einzelheiten der Ausbildung der Gliedmaßen, z. B. die Zehenzahl vergleicht, stößt man auf eine Unstimmigkeit, und zwar auf die gleiche bei beiden Stämmen der Gravigraden.

Die Hand ist bei beiden Dinosauriern fünffingerig und bei den davon abgeleiteten Gravigraden vierfingerig, indem der Daumen, der schon im Saurierstadium verkümmert war, verschwunden ist. Hier ergibt sich keine Schwierigkeit. Der Fuß besitzt bei den beiden Dinosauriern 3 starke, funktionierende Zehen, die als II, III, IV gedeutet werden, während die reduzierte innere Zehe als I aufgefaßt wird. Auch die beiden Gravigraden besitzen 3 funktionierende und ähnlich gebaute Zehen, die aber als III, IV und V gedeutet werden; bei *Scelidothorium* ist eine stummelförmige vierte Zehe (II) vorhanden. Die Zahl der funktionierenden Zehen stimmt also vollständig überein, aber ihre Lage ist scheinbar verschieden. Vergebens sucht man aber bei den beiden Dinosauriern nach einem sicheren Anhalt, wonach sich entscheiden ließe, ob die reduzierte Zehe als I oder II zu deuten ist. Nimmt man sie für II, so löst sich der Widerspruch glatt auf, und ich vermag nicht einzusehen, was dieser Deutung im Wege stehen sollte.

Ein Bedenken gegen die Verknüpfung von *Iguanodon* mit *Megatherium* kann in der verschiedenen Beschaffenheit der langen Knochen der Gliedmaßen gefunden werden. Diese sind wie bei allen Gravigraden so auch bei *Megatherium* solid, bei *Iguanodon* dagegen hohl. *Stegosaurus* stimmt wieder durch seine soliden Knochen gut mit den Gravigraden überein. Als ein phylogenetisch wertvolles Kennzeichen kann ich die Beschaffenheit der Knochen nicht betrachten; schon deshalb nicht, weil manche Laufvögel wie *Hesperornis* und die meisten Moas keine pneumatischen Knochen besitzen, die der Mehrzahl der Vögel zukommen. Die dichten Knochen der Sirenen deuten, wie ich meine, auch darauf hin, daß aus markhaltigen Knochen dichte hervorgehen können.

Das postpubis endlich, das jenen Sauriern zukommt, den Gravigraden aber fehlt, scheint nur ein transitorisches Merkmal zu sein; seine zarte

Beschaffenheit bei *Iguanodon* dürfte darauf hindeuten, daß es hier schon in Reduktion begriffen ist.

So glaube ich denn vier Vierfüßlerstämme aufgezeigt zu haben, die ganz getrennt voneinander aus dem Dinosaurierstadium ins Säugerstadium übergehen. Trotzdem die zwei Glyptodontier nicht sehr wesentlich voneinander abweichen, erscheint es doch natürlicher, sie auf getrennte Dinosaurier denn auf eine gemeinsame Säugerstammform zurückzuführen, da nur so alle Merkmale eine einfache Erklärung finden, und dasselbe gilt für die beiden Gravigradengruppen. Da wir stets zusammenfassende Bezeichnungen nötig haben, um ähnliche, wenn auch auf gesondertem Wege entstandene Formenkreise zusammenzufassen, so verwende ich für die beiden Stämme der Gürtelsauriersäuger den Gesamtnamen *Thoracotheria* mit den beiden Stämmen der *Glyptotheria* (*Ankylosaurus-Glyptodon*) und *Hoplotheria* (*Polacanthus-Panochthus*). Die in den Gravigraden endigenden Stämme fasse ich als *Bradytheria* zusammen, die einzelnen Stämme nenne ich *Iguanodontotheria* (*Iguanodon-Megatherium*) und *Scelidootheria* (*Stegodon-Scelidootherium*). Was außer den hier behandelten Formen unter diesen Stammreihen noch einzubegreifen ist, wird sich erst nach genauer Kenntnis und Durcharbeitung der verwandten Formen herausstellen.

Doch möchte ich schon jetzt folgendes bemerken. Die hier nicht behandelten Gattungen der Gravigraden, z. B. *Myiodon*, *Lestodon*, *Megalonyx*, lassen sich nach meinen Beobachtungen ebenso wie *Megatherium* und *Scelidootherium* auf Prädentaten zurückführen, und zwar auf Formen der Ornithopoden, wie *Trachodon* (*Hadrosaurus*), *Claosaurus*, *Camptosaurus*, so daß ich sagen möchte, die Prädentaten gehen in den Gravigraden (+ Tardigraden) auf. Nur ein unlöslicher Rest bleibt im Nenner zurück — die Homöopoden oder *Ceratopsia*. Bis jetzt ist kein Riesenedentat bekannt geworden, dem die bezeichnenden Merkmale dieser Gruppe, i. B. die Hörner, zukämen. Falls diese Gruppe nicht etwa schon früh durch geologische Vorgänge ausgeschaltet ist, würde es nur naturgemäß erscheinen, wenn eines Tages ein gehörnter Gravigrade gefunden würde, der auf die *Ceratopsia* ebenso ungezwungen zurückgeführt werden könnte, wie die hornlosen Gravigraden sich als Säugernachkommen der ungehörnten Prädentaten erweisen.

Jede zutreffende phylogenetische Verknüpfung muß in den Änderungen der geographischen Verbreitung der verknüpften Formen im Laufe der Zeit ihre Kontrolle finden. Ist die hier versuchte Ableitung richtig, dann sind nicht nur vereinzelte Tierformen, sondern dann ist eine Tiergesellschaft, die Hauptmasse der Edentatenvorfahren, von den atlantischen Nordkontinenten am Ende der mesozoischen Zeit nach Südamerika gewandert, und es fragt sich, ob diese Wanderstraße auch noch von anderen Landbewohnern eingeschlagen ist. Mit den Prädentaten (oder Orthopoden), von denen ich die Mehrzahl der Edentaten ableite, haben zur mesozoischen Zeit die Theropoden und Sauropoden zusammengelebt. Sie lassen sich nicht als Vorfahren von Säugern, sondern nur als solche von Vögeln, i. B. von Laufvögeln deuten. Das hauptsächliche Verbreitungsgebiet der großen Laufvögel zur Tertiärzeit bis zur Gegenwart umfaßt bekanntlich Südamerika, Neuseeland, Neu-Guinea, Madagaskar und Südafrika. Reste von riesigen tertiären Laufvögeln kennen wir fast nur aus Patagonien, und erst in pliozänen oder diluvialen Absätzen hat man solche im Bereiche der heutigen Verbreitung oder auch über dieses hinausgreifend gefunden. Nach diesen Tatsachen, die zwar durch neue Funde leicht ein anderes Gesicht erhalten können, scheinen die Vorfahren der Laufvögel den gleichen Weg gewandert zu sein wie die *Thoracotheria* und *Bradytheria* und sich von Südamerika aus nach der australischen Region verbreitet zu haben. Ich habe rein nach geologischen Merkmalen und ohne an die jetzt erst vermutete Wanderung zu denken, schon früher auf Beziehungen zwischen Avireptilien und Laufvögeln hingewiesen¹⁾, die in den Rahmen obiger Faunenverschiebung hineinpassen, wie *Ceratosaurus-Hippalectryonidae*, *Phytosauria-Stereornithes*. Ebenso läßt sich das Vorkommen von Sauropoden im Alttertiär Patagoniens in diesem Sinne verwerten. Auch innerhalb der Orthoreptilien werden solche Beziehungen erkennbar, wie die schon früher von mir zitierte Stammreihe *Elginia* (Europa-Trias)-*Miolania* (Patagonien-Miozän²⁾), australische Region-Quartär). Selbst die Wanderung von *Ceratodus* scheint sich in dieser Richtung vollzogen zu haben, da tertiäre Reste bisher nur aus Patagonien bekannt geworden sind.

Ähnliche Beziehungen läßt aber auch die Pflanzenwelt erkennen. Einerseits sehen wir die Araucarien, die ein wichtiges Element der Jura und Kreideflora in Europa bilden, heute nur in Südamerika und

¹⁾ Geol. Grundl. d. Abstammungslehre, 1908, 227—231.

²⁾ Ebenda, 274.

in der australischen Region verbreitet, andererseits bilden die in der Kreide Europas und Nordamerikas heimischen Eukalypten heute das Charakterelement Australiens. Andere Beispiele von Pflanzen will ich hier nicht anführen, da ich erst zeigen müßte, daß der phylogenetische Zusammenhang auch so besteht, wie ich ihn annehme.

Alle diese Tatsachen (und noch manche andere, die den früheren Zusammenhang zwischen Südamerika und der australischen Region gesichert erscheinen lassen) helfen aber die Vorstellung ausbauen, daß ein erheblicher Teil der jungmesozoischen Landfauna und -flora, die in Europa und Nordamerika bestanden hat, am Ende der Kreidezeit, wo das Meer aus weiten Flächen beider Amerikas zurückgewichen ist, nach Süden gewandert ist und heute in Südamerika, in der australischen Region und den benachbarten Inselgebieten mehr oder weniger stark modifiziert fortlebt oder doch, soweit jagdbare Vierfüßler in Betracht kommen, bis zum Erscheinen des Menschen fortgelebt hat. Sie haben sich auf dieser Wanderung mit anderen Elementen von unbekannter Herkunft gemischt, wie die patagonischen Huftiergruppen und die Beuteltiere des Tertiärs Südamerikas und die heutigen Australiens beweisen. Da wir aber nichts von der Lebewelt der Festländer wissen, die in mesozoischer und tertiärer Zeit im Bereiche der heutigen großen Ozeane, z. B. des Stillen Ozeans bestanden haben, so darf es uns nicht wundern, daß wir über die Vorfahren jener Säugergruppen heute noch fast gar nichts aussagen können. Auch über die Herkunft der „normalen“ Landsäuger (Raubtiere, Huftiere, Nagetiere, Proboscidiar, Primaten usw.) lassen sich z. Z. nur dürftige Angaben machen, und wir müssen schon bis in die Zeit der älteren Trias oder des Perms zurückgreifen, um etwaige Anhaltspunkte zu finden. In den Theriodontien besitzen wir in der Tat, wie Owen schon vor langer Zeit ausgeführt hat, Reptilien, die sich den Säugern in verschiedener Hinsicht stark annähern. Die Differenzierung der Zähne, die Art, wie die Kiefer ineinandergreifen, die Gaumenbildung, das doppelte Hinterhauptsgelenk, die gesamte Ausbildung des Schädels, die eine, große supratemporale Lücke und die Bildung des Jochbogens, der hohe Unterkiefer, das reduzierte Quadratbein und das foramen entepicondyloideum, alle diese Merkmale lassen nur einen Vergleich mit Säugern zu; aber nicht mit Säugern im allgemeinen, sondern wie Owen gleich betont hat, nur mit Raubtieren. Sobald man eben die generalisierenden Vergleiche aufgibt und sich nicht von der gänzlich unbewiesenen Annahme einer monophyletischen Herkunft der Säuger (oder auch nur der plazentalen) beeinflussen läßt, gewinnen diese Funde ein ganz

anderes Gesicht. Wir erkennen dann in den verschiedenen Vertretern, wenn auch noch undeutlich, mehrere der Raubtiertypen wieder, so in *Galesaurus* und *Cynognathus* den Typus der Caniden mit verlängerter Schnauze und zahlreichen Backzähnen, in *Lycosaurus* mit seinem überaus stark entwickelten oberen Eckzahn, den wenigen Backzähnen und dem vorn abgestutzten und winklig herabgezogenen Unterkiefer den Typus der Machairodinen (Säbeltiger). So können wir nicht nur den Gesamtstamm, sondern sogar einzelne Zweige der *Harpagotheria* (= *Theriodontia* + *Creodontia* + *Carnivora* + *Fissipedia*) bis an den Anfang des Mesozoikums zurückverfolgen; leider aber fehlt von dort ab bis zum Eozän jede Überlieferung.

Eine zweite Gruppe von permotriadischen „Reptilien“ ist von Seeley bestimmt als Säuger gedeutet worden, die *Gomphodontia* mit dem bestbekannten Vertreter *Tritylodon*.

Dieser besitzt ein zweiteiliges Hinterhauptsgelenk, ein Paar mächtig entwickelter und ein Paar verkümmerter Schneidezähne und weit davon getrennt rechteckige Backzähne mit drei Höckerreihen. Seine Zahnbildung ist so eigenartig spezialisiert, daß man kaum an eine andere Gruppe als an die *Multituberculata*, speziell an die alteoazäne Gattung *Polymastodon* als Nachkommen denken kann. Leider gestatten auch in diesem Falle die dürftigen Funde noch keine sichere Entscheidung, aber die Tatsache dürfte sich nicht leugnen lassen, daß auch der Multituberkulatenstamm (richtiger ein Zweig desselben) seit dem Perm ganz unabhängig neben den übrigen Säugerstämmen dasteht. Für die getrennte Ableitung der drei Cetaceengruppen von den drei Meersauriergruppen glaube ich in den Geologischen Grundlagen zwar genügend Material beigebracht zu haben, aber ein neuer Fund läßt es angezeigt erscheinen, hier auf diese Frage zurückzukommen.

Lahille hat kürzlich ein sehr junges Exemplar von *Balaenoptera acuterostrata* Lac. von 2,1 m Länge untersuchen und daran einige bisher bei Säugern nicht bekannte Merkmale feststellen können¹). Er beschreibt den Schädel ausführlich und hebt dabei auf ein Merkmal ab, das seiner Ansicht nach einer direkten Abstammung der Cetaceen von niederen Vierfüßlern das Wort redet.

Am Hinterhaupte findet sich ein dreiteiliger Condylus (Fig. 14). Das kennt man bisher von keinem Säuger. Dabei handelt es sich aber nicht etwa um eine abnorme Bildung, vielmehr sind alle drei

¹) Notas sobre un Ballenato de 2.10 metros de largo (*Balaenoptera acuterostrata* Lac.). (Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, ser IV, 2, 375—401, t. 5. 1908.)

Gelenkflächen normal gestaltet: Die beiden äußeren liegen wie bei den Säugern auf den Exoccipitalia, die mittlere wie bei den Reptilien auf dem Basioccipitale. Lahille deutet diese Erscheinung nun derart, daß er das paarige Gelenk als ein Erbstück von amphibischen Vorfahren, das mittlere als von reptilischen Vorfahren übernommen ansieht. Eine solche Deutung scheint mir aber nicht an-
 gängig zu sein. Denn wenn wir ein dreiteiliges Gelenk bei einem jungen Säugetier finden, kann der unpaare Gelenkkopf doch nur als ein Erbstück von reptilischen Vorfahren betrachtet werden, das beim weiteren Wachstum verschwindet, während der bleibende zweiteilige Gelenkkopf als die spätere, endgültige Erwerbung aufzufassen ist. Für die Ableitung der Bartenwale gewinnt nun aber dieser dreiteilige

Fig. 14. Ansicht des Hinterhaupts eines jugendlichen Exemplars von *Balaenoptera acuterostrata* Lac. (Nach Lahille.)

Fig. 15. Ansicht des Hinterhaupts von *Platecarpus coryphaeus* Cope. Turon. Kansas. (Nach Williston.)

co₁ mittlerer Gelenkkopf; co die beiden seitlichen Gelenkköpfe; fm Foramen magnum; fop Postfrontale-orbitale, ob Basioccipitale; ol Exoccipitalia; os Occipitale superius; pet Felsenbein; ptg Flügelbein; q Quadratbein; S obere Schläfenlücke; sq Squamosum; st Stapes; ty Tympanicum.

Gelenkkopf eine ganz hervorragende Bedeutung. Denn leitet man sie, wie das heute zumeist geschieht, von eingebildeten primitiven Landsäu-
 gern ab, die zur Kreidezeit oder zur ältesten Tertiärzeit gelebt haben sollen, so müßten diese den dreiteiligen Gelenkkopf in noch ausgesprochenerem Maße besessen haben, als der junge Wal. Nun ist aber von keinem alttertiären Säuger etwas derartiges bekannt, besonders auch nicht von den Creodonten, die als Vorfahren der Cetaceen von mancher Seite in Anspruch genommen werden.

Dagegen wird die Erscheinung sehr wohl verständlich, sobald wir die Cetaceen nicht von unbekannten Landsäu-
 gern, sondern von Meeresreptilien herleiten¹⁾. Dann liegt das Reptilstadium zeitlich nicht sehr weit zurück, denn die Thalattosaurier treten ja noch in den jüngsten

¹⁾ Wie ich das in den Geologischen Grundlagen der Abstammungslehre (1908) ausführlich dargelegt habe (S. 233—255).

Kreideschichten sehr reichlich auf, und es begreift sich leicht, daß ein ausgesprochenes Reptilmerkmal in Verbindung mit den Säuger-

Fig. 16. Schädel eines *Thalathosauriers* (*Clidastes*). A von der Seite, B von oben. (Nach Williston aus Steinmann: Geol. Gr. d. Abst.) Bezeichnungen siehe Fig. 17.

kennzeichen bei heutigen Walen nicht etwa nur im Embryonalzustande, sondern noch im Jugendzustande angetroffen wird. Bei dieser genetischen Verknüpfung rückt dann auch die beginnende Dreiteiligkeit des Hinterhauptgelenks der jüngeren Thalattosaurier in eine neue Beleuchtung. Williston hat uns mit einer Hinteransicht des Schädels vom *Platecarpus* bekannt gemacht, die ich in Fig. 15 wiedergebe¹⁾. Man sieht dort, wie der Gelenkkopf (co¹) zum überwiegenden Teile auf das Basioccipitale fällt, aber seitlich schon auf die Occipitalia lateralia (eo) übergreift, wie sich also der Zustand anzubahnen beginnt, der den jugendlichen Wal auszeichnet.

So gesellt sich zu den vielen Merkmalen, die die Cetaceen vor anderen Säugern auszeichnen, und die nach Albrecht²⁾ und Leboucq auf einen reptilischen Ursprung hinweisen, ein weiteres wichtiges hinzu. Versucht man sie unter der Annahme eines polyphyletischen Ursprungs der Cetaceen aus den drei Abteilungen der Meersaurier zu deuten, so begegnet man keinerlei ernstlichen Schwierigkeiten, denkt man sie sich aber über den Umweg der Landsäuger entstanden, so wird man zu den unwahrscheinlichsten und geschraubtesten Annahmen geführt.

¹⁾ University Geological Survey Kansas, 4. 1898.

²⁾ Über die cetoide Natur der *Promammalia* (Anat. Anzeiger 1, 1886, 338).

Fig. 17. Schädel von *Balaenoptera acuterostrata* Lac. (jung). A von der Seite, B von oben. (Nach Lahille.) A Augenhöhle; N Nasenhöhle; S obere Schläfenhöhle; art Artikulare; co, co₁ Gelenkköpfe des Hinterhaupts; cor, Processus coronoideus; d Dentale; fa Präfrontale; f Frontale; fop Postfrontale + -orbitale; im Zwischenkiefer; j Jochbein; l Tränenbein; md Unterkiefer; mx Oberkiefer; n Nasenbein; ol Exoccipitale; os Occipitale superius; p, p₁ Stirnbein; pet Felsenbein; ptg Flügelbein; q Quadratbein; sa Supraangulare; sp Spleniale; sq, sq¹ Squamosum, x Artikulation oder Umbiegungsstelle des Unterkiefers.

Fig. 18. Schädel eines jungen Wals (*Balaena*). A von der Seite, B von oben. (Nach Cuvier aus Steinmann: Geol. Gr. d. Abst.) Bezeichnung s. Fig. 17.

Der Schädel der jugendlichen *Balaenoptera* (Fig. 17) zeigt aber noch ein anderes eigenartiges Merkmal, das meines Wissens noch nicht vermerkt worden ist, und das auch Lahille nicht erwähnt: es fehlt eine Verbindung des Jochbeines (j) mit dem Schläfenbein (sq). Das Jochbein heftet sich vorn an den vorderen Fortsatz des Stirnbeins, biegt dann bogenförmig nach abwärts und dann ziemlich steil hinauf zum hinteren Fortsatz des Stirnbeins, an den es sich anlehnt. Zwischen diesem und dem Schläfenbein besteht aber eine Lücke. Erst in einem späteren Stadium, wo der Schädel sich aufrichtet und in der Richtung von vorn nach hinten zusammengedrückt wird, nähert sich das Schläfenbein dem Jochbogen (Fig. 18), und in erwachsenem Zustande tritt das Jochbein mit dem Schläfenbein in direkte Verbindung.

Dieses Verhalten des jungen Wals bleibt nun ganz und gar unverständlich, wenn wir die Wale von irgendwelchen eingebildeten Raubtieren oder Huftieren ableiten, da sich bei diesen der Jochbogen mit dem Schläfenbein stets in fester Verbindung befindet. Das gleiche trifft auch für die theromorphen Reptilien zu, wenn wir auf diese als mögliche Stammgruppe zurückgehen. Wie einfach löst sich dagegen die Schwierigkeit, wenn man die Meeresreptilien in Betracht zieht. Ich habe die Bartenwale von den Thalattosauriern abgeleitet und mich dabei von einer Reihe übereinstimmender anatomischer Merkmale leiten lassen, z. B. von der Art der Verbindung der Unterkieferäste, von der Einköpfigkeit der Rippen, von der Gestaltung der Gliedmaßen usw. Wenn diese Ableitung richtig ist, so muß auch das eigentümliche Verhalten des Jochbogens von den Thalattosauriern aus seine Erklärung finden. Das trifft nun in überraschender Weise zu.

Abweichend von dem Verhalten der beiden anderen Meersauriergruppen, der *Ichthyosauria* und *Plesiosauria*, bei denen der Jochbogen mit dem hinteren Teil des Schädels in fester Verbindung steht, wie bei den theromorphen Reptilien und bei den genannten Säugern, biegt sich bei den Thalattosauriern der Jochbogen (Fig. 16 j) hinter dem Auge in die Höhe und verbindet sich mit dem aus Postorbitale und Postfrontale zusammengewachsenen Knochen (fop), steht also mit dem Schläfenbein (sq¹) nicht in direkter Verbindung. Der untere Schläfenbogen, der vom Jugale über das Quadratojugale zum Quadratum geht und der bei den triadischen Vertretern der *Thalattosauria* noch vorhanden gewesen zu sein scheint, fehlt eben bei den Kreideformen schon ganz; der obere Bogen aber wird beim Übergang ins Säugerstadium mit der Ersetzung des Quadratgelenks durch das squamoso-mandibulare durchbrochen. So erklärt sich, daß bei den Säuger-

nachkommen der Thalattosaurier der Jochbogen ursprünglich nur mit dem hinteren Fortsatze des Stirnbeins in Verbindung steht und erst nachträglich beim Zusammendrücken der Schädelregion sich mit dem Schläfenbein wieder verbindet.

Es mag bei dieser Gelegenheit noch auf ein weiteres Merkmal hingewiesen werden, das für eine Ableitung der Bartenwale von den Thalattosauriern spricht: Die große Zahl der reihenförmig angeordneten Zahnkanalöffnungen.

Lahille wurde von Ameghino (l. c. p. 390) darauf aufmerksam gemacht, daß die vielfachen Öffnungen ein ausgesprochenes Reptilmerkmal seien, das bei den übrigen Säugern, die nur eine hätten, nicht existiere. Das ist im wesentlichen aber nicht ganz richtig, denn es kommen bei Feliden, Robben und Gravigraden gelegentlich zwei oder drei vor. Aber richtig ist, daß so zahlreiche, auf einer Linie hintereinander gereihe Öffnungen unter den Säugern nur bei Cetaceen sich finden, und ferner erscheint es wichtig zu betonen, daß zwar in verschiedenen Reptilgruppen eine größere Zahl vorkommt, z. B. bei den *Praedentata* unter den Dinosauriern, bei Meersäugern usw., daß sie aber in ihrer Anordnung bei keiner anderen Reptilgruppe so ähnlich auftreten, wie gerade bei den Thalattosauriern (vgl. Fig. 16 und 18)¹⁾

In meinen Geologischen Grundlagen der Abstammungslehre habe ich den Schädel eines Thalattosauriers neben denen eines jungen und eines erwachsenen Wals abgebildet²⁾ und dabei betont, eine wie auffällige Mittelstellung der junge Schädel zwischen dem erwachsenen einerseits und dem Thalattosaurierschädel andererseits einnimmt. Der von Lahille beschriebene Schädel (Fig. 17) füllt die Lücke noch vollständiger aus, da er ein früheres Stadium repräsentiert, als der von Cuvier abgebildete (Fig. 18). Im besonderen tritt die Ähnlichkeit in der Anlage der Schädelknochen noch deutlicher hervor, weil die Verlagerung der Knochen noch weniger weit vorgeschritten ist. Auch die Hinteransicht des Schädels zeigt in diesem Stadium eine auffallende Übereinstimmung, wie ein Vergleich der Fig. 14 und 15 lehrt.

Es lassen sich schon jetzt eine größere Anzahl von Vierfüßlerstämmen aus dem Reptilstadium in das der Säuger verfolgen, obgleich wir eben erst im Begriff stehen, die phylogenetischen Linien zu er-

¹⁾ Versehentlich sind diese Öffnungen auf der Kopie des Lahilleschen Schädels (Fig. 17) fortgelassen. Im Original sieht man fünf in ähnlicher Verteilung wie auf der Cuvierschen Figur (Fig. 18).

²⁾ S. 240—242.

ein Zusammenfließen der größeren Abteilungen, läßt sich nicht feststellen. Das tritt am deutlichsten hervor, wenn wir die eigenartig spezialisierten Ordnungen ins Auge fassen, wie Edentaten, Chiropteren, Cetaceen. Bisher ist noch nicht ein einziger Rest gefunden worden, der die Kluft zwischen diesen und den „normalen“ Landsäugethieren gerade in bezug auf die sie auszeichnenden Merkmale überbrücken könnte, ein Fund, der die Entstehung der Flughand oder der hyperphalangen Walhand oder des Jochbogenfortsatzes der tertiären *Ecphoratheria* auch nur andeutungsweise offenbarte.

Theorien bedürfen wie Organismen der Nahrung; sie können eine Zeitlang ohne solche bestehen, aber sie verfallen schließlich dem Hungertode, wenn die Nahrung ganz ausbleibt. In dieser Lage befindet sich, wie ich meine, die Theorie der monogenetischen Entstehung der Plazentalen: alle neuen Funde, die gemacht werden, sind für sie Stein, nicht Brot. Für die synthetische Methode, die ich hier wie schon früher befolgt habe, erweisen sich alte wie neue Funde als leicht verdauliche Nahrung. Ihre Berechtigung wächst bei jeder neuen Anwendung, sie deckt ungezählte Beziehungen auf und läßt uns sonst unverständliche Tatsachen begreiflich erscheinen. Beispiele hierfür haben wir an den verschiedenen Stämmen der *Ecphoratherien* und an den *Thalattotherien* aufgezeigt. Für alle diese Erscheinungen erschließt die herrschende Theorie der monogenetischen Ableitung keinerlei Verständnis. Ebensowenig vermag sie Aufschluß darüber zu geben, durch welche Ursachen aus den Reptilien Säuger geworden sind, und wie es kommt, daß sich in verschiedenen Metareptilstämmen die gleichen Organisationen angebahnt haben, die in vorgeschrittener Ausgestaltung bei jüngeren Säugern von entsprechender Lebensweise wieder angetroffen werden. Wieviel mehr leistet die synthetische Methode!

In den Geologischen Grundlagen habe ich ausgeführt, wie die Herausbildung der Metareptilstufe aus der Reptilstufe auf eine einfache mechanische Ursache zurückgeführt werden kann: auf gesteigerte Bewegung, vermehrte Nahrungsaufnahme und daraus resultierend Warmblütigkeit. Die Art der Nahrungsaufnahme entscheidet sodann darüber, ob die Vogel- oder Säugerbahn eingeschlagen wird. Schnelle zweibeinige Art der Fortbewegung und damit verbunden haschende Nahrungsaufnahme, Verschlucken der Nahrung ohne Kauen führt zum Vogel, langsame Bewegung auf vier Beinen, Kauen der Nahrung zum Säuger. Das andauernde Kauen führt zur Verkürzung und Vereinfachung der Kiefergelenkung unter Ausschaltung

des Quadratbeins. Die Folgen davon sind Verkürzung des Hinterendes des Unterkiefers, Verkürzung der Schnauze, Verbreiterung der Ansatzstellen des Masseters am Schädel und am Unterkiefer, sowie entsprechende Veränderung der Knochen, an die sie sich anheften, Verringerung der Zahnzahl und Komplikation des Zahnbaues. So folgen alle diese Veränderungen am Metareptilsäugerschädel aus dem einzigen Prinzip der Fortdauer derselben Funktion. Es ist dasselbe Prinzip, das auch die Gliedmaßen in den einzelnen Säugerstämmen umgestaltet hat. Und so wie durch die gleiche Art der Fortbewegung auf zwei Linien vollständig unabhängig voneinander Einhufer entstanden sind — die Equiden auf der Nordhalbkugel, die Proterotheriden auf der Südhalbkugel —, so haben sich aus dem mannigfaltigen Unterbaue der Mammoreptilien auf sehr zahlreichen Linien unabhängig voneinander die zahlreichen Stämme der Säuger herausgebildet. Soweit wir das jetzt schon zu beurteilen vermögen, hat sich dieser Vorgang an allen Rassen der Mammoreptilien vollzogen, soweit nicht einzelne davon durch geologische Vorgänge im Laufe der Zeit ausgeschaltet worden sind.

Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen von *Bacillus prodigiosus* und anderen Schizophyten.

Von Franz Wolf, Berlin.

Die Frage nach der Entstehung und Umbildung der Arten ist erst in neuester Zeit in größerem Maßstabe zum Gegenstande experimenteller Untersuchungen geworden. Besonders die Beobachtungen von de Vries über die Entstehung neuer Arten bei *Oenothera* und seine Mutationstheorie haben zu systematischen Versuchen angeregt, und es bildet das Jahr 1901, in welchem der erste Band der Mutationstheorie erschien, einen gewissen Wendepunkt in der Geschichte dieser ganzen naturwissenschaftlichen Disziplin.

Da de Vries selbst Botaniker ist, so erklärt es sich, weshalb es in der Mehrzahl seine engeren Fachgenossen waren, die diesen Problemen auf dem Wege des Experiments beizukommen suchten. Als Untersuchungsmaterial dienten meist höhere Pflanzen, obwohl dem