

Überreicht vom Verfasser

SONDERABDRUCK
AUS DER
ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

BERLIN
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
SW 11 GROSSBEERENSTRASSE 9

Zur Phylogenie der Dinosaurier.

Eine kritische Besprechung

von G. Steinmann.

Fast ein Jahrzehnt lang hat F. v. Huene der Untersuchung der Trias-Dinosaurier gewidmet, und das jetzt abgeschlossene dritte Werk über diese Reptilgruppe¹⁾, in dem auch die früheren Untersuchungen mit verarbeitet wurden, zeigt deutlich den gewaltigen Fortschritt auf, den die Wissenschaft v. Huenes sorgfältigen Forschungen verdankt. Denn wir besitzen jetzt ein Werk, das einen recht vollständigen Überblick über den Zustand dieser Tiergruppe zur Triaszeit bietet, und das als ein ebenbürtiges Gegenstück zu der klassischen Monographie von Marsh angesprochen werden

¹⁾ Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der außereuropäischen Vorkommnisse (Geol. u. pal. Abh. hrg. v. Koken, Supp. 1 1907—08). Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier (Centralbl. f. Min. etc. 1909. S. 12—22).

Die früheren umfassenden Arbeiten des Referenten sind:

Übersicht über die Reptilien der Trias (Geol. u. pal. Abh. **10** 1902).

Über die Dinosaurier der außereuropäischen Trias (ebenda **12** 1906).

darf. Tritt auch das Material an Fülle und Vollkommenheit der Erhaltung gegen das amerikanische nicht unwesentlich zurück, so ist es doch viel mehr allseitig und bis ins Einzelne durchgearbeitet als die meisten anderen Darstellungen von Dinosauriern. Wir finden es daher auch begreiflich, daß der Verfasser die letzten Abschnitte seines Buches einem eingehenden Vergleiche der großen Dinosauriergruppen untereinander und mit den übrigen Reptilabteilungen gewidmet und den Versuch gemacht hat, die gesamten Dinosaurier von phylogenetischem Standpunkte aus zu gruppieren.

Hiernach sind die Dinosaurier eine phylogenetisch ganz und gar einheitliche Reptilgruppe. Ihr Ausgangspunkt ist zu suchen in einer Entwicklungslinie altriadischer und permischer Formen, die durch die Gattungen *Protosaurus*-*Aphelosaurus*-*Proterosuchus*-*Erpetosuchus* bezeichnet wird; die beiden letzteren bilden v. Huenes sog. *Proterosuchia*. Aus ihnen sind die Theropoden als die Stammgruppe der Dinosaurier hervorgegangen, und auf die älteren Theropoden werden auch die beiden anderen Dinosauriergruppen zurückgeführt, die man bisher allgemein als Sauropoden und Orthopoden (= *Praedentata*) neben den Theropoden unterschieden hat.

Nach dem Vorgange Seeleys faßt v. Huene die Theropoden und Sauropoden als *Saurischia* zusammen, weil sie wie die übrigen Reptilien ein nach vorn gewandtes Pubis besitzen, während die Orthopoden mit ihrem nach hinten gewendeten Pubis und dem nach vorn gewendeten Präpubis als *Ornithischia* bezeichnet werden.

In der oben genannten Entwicklungslinie oder in den Parasuchiern überhaupt sucht von Huene auch die Wurzel der übrigen diapsiden Sauriergruppen, wie *Thalatto*-, *Rhyncho*-, *Pterosauria*, der *Crocodilia* und der Vögel.

Aus diesem einheitlichen Entwicklungsgange der diapsiden Saurier, im besonderen der gesamten Dinosaurier werden nun aber auch weittragende Folgerungen gezogen. Die Triaszeit ist nach v. Huene „für die Reptilien eine Zeit intensivster Entwicklung, wie es wenigstens für die diapside Hälfte des Stammes nie früher oder später mehr eine solche gegeben hat. Neue Gruppen stehen fast plötzlich neben den alten...“ Hier tritt also eine sprungweise Entwicklung deutlich in die Erscheinung, wie sie „die paläontologische Forschung, namentlich in neuerer Zeit, in immer helleres Licht stellt.“ In der Umprägung der *Saurischia* zu *Ornithischia*, die sich in ganz kurzer Zeit (während der jüngeren Trias) vollzogen haben soll, wird „eines der schönsten Beispiele für ruckweise phylogenetische Entwicklung“ erblickt.

Welche tatsächlichen Unterlagen gestatten nun solch' weitgehende Schlußfolgerungen, die in unverhülltem Widerspruch zu den allmählichen und nicht sprunghaften Umbildungsvorgängen stehen, die sich bei Wirbellosen so vielfach beobachten lassen? Wenn die quadrupeden Sauropoden auf die schon mehr oder weniger ausgesprochen bipeden Theropoden der Trias zurückgeführt werden, so stehen diesem Vorgehen insofern keine Schwierigkeiten entgegen, als sie mit den angenommenen Vorläufern in zahlreichen Merk-

malen und auch in der Beschaffenheit des Beckens übereinstimmen. Dennoch scheint es mir bei den weitgehenden Differenzen der Lebensweise und der daraus resultierenden Beschaffenheit des Skelettes nicht ratsam, die Sauro-poden einfach den Theropoden nur als eine den übrigen gleichwertige Familie einzureihen. Denn Zweifel an der Ableitbarkeit erscheinen nicht unberechtigt. Der Übergang zur vegetabilischen Ernährung, die Umbildung des digitigraden Fußes mit stark reduzierten und nicht mehr funktionierenden seitlichen Zehen in den semiplantigraden mit funktionierenden Seitenzehen ist durch kein, wenn auch noch so dürftiges Übergangsglied tatsächlich belegt, ja man könnte sogar die Frage aufwerfen, ob nicht die 5. Zehe der Plateosauriden schon soweit funktionell rückgebildet war, daß aus ihr nach dem Gesetz der Unumkehrbarkeit die funktionierende der Sauro-poden überhaupt nicht mehr hervorgehen konnte.

Viel bedenklicher muß aber die Ableitung der Ornithischia von den triadischen Theropoden erscheinen. Hier gehen die Differenzen in der Gestaltung des Beckens und Schädels so weit, hier klafft in der Überlieferung eine so weitgährende Lücke, daß dem Verfasser selbst ernste Bedenken aufgestiegen zu sein scheinen. Nachdem er auseinandergesetzt hat, wie er sich die sprunghafte Umprägung denkt (nämlich infolge des Übergangs zur vegetabilischen Ernährung und unter Annahme des aufrechten Ganges), sagt er: „Nach diesem Gedankengang allein ist es mir möglich, eine monophyletische Entstehung der Dinosaurier anzunehmen. Will man das nicht, so kann man die Dinosaurier auch nicht als eine natürliche, d. h. einheitlich entstandene Ordnung ansehen. Ich glaube aber an eine monophyletische Entstehung der Dinosaurier.“

Es ist ja nun gewiß stets von Wert, das Glaubensbekenntnis eines kenntnisreichen Forschers über Grundfragen der Abstammung besonders an der Hand einer von ihm mit so viel Eifer und Erfolg studierten Tiergruppe zu kennen. Allein ein solcher Glaube sollte doch für die nüchterne Beurteilung der Frage außer acht bleiben, zumal wenn so weitgehende und gewichtige Folgerungen allgemeiner Natur gezogen werden. Nun will es mir aber scheinen, als ob nicht nur die nötigen Grundlagen für die Ableitung der Orthopoden von den Theropoden zurzeit noch gar nicht vorhanden sind, sondern daß die bekannten Tatsachen direkt dagegen sprechen. Schon die plötzliche Umbildung des Beckens muß ernste Bedenken erregen, noch mehr aber der rasche Übergang zu einer ganz geänderten Ernährungsweise, die sich in einer wesentlich verschiedenen Bezahnung zu erkennen gibt. Wenn man v. Huenes Auffassung beipflichten wollte, daß die Rückwärtswendung des Pubis durch den aufrechten Gang hervorgerufen sei, so bliebe es ganz unerklärlich, warum denn derselbe Vorgang nicht auch bei den Theropoden eingetreten ist, deren jüngere Vertreter doch die bipede Gangart im extremsten Maße angenommen haben? Und wie erklärt sich dann die allgemeine Rückwärtswendung des Pubis bei den Säugern? Sollen deren Vorfahren dies Merkmal auch durch den bipeden Gang erhalten haben?

Die Bezaahnung der Prodinosaurier im Sinne v. Huenes, noch mehr aber der besser bekannten Theropoden aus der Trias erscheint insofern stark spezialisiert, als die Zähne im hinteren Teil der Kiefer bis vor die Augenhöhlen hin fehlen, im vorderen Teil dagegen stark entwickelt sind. Bei den Theropoden ist bekanntlich gerade das Gegenteil der Fall, die Zähne reichen bis hinter die Augenhöhle zurück, aber die Kieferspitzen sind zahnlos. Diese beiden gegensätzlichen Zustände lassen sich nicht voneinander ableiten, werden auch durch kein Verbindungsglied überbrückt. Sollten wir nun annehmen, daß bei der Herausbildung der Orthopoden aus den Theropoden die schon verschwundenen hinteren Zähne neu gewachsen sind? Ich habe zwar auch früher an ähnliche Möglichkeiten gedacht, muß aber gestehen, daß sie mir nach dem Gesetze der Unumkehrbarkeit jetzt gänzlich ausgeschlossen zu sein scheinen. Und so möchte ich denn sagen: Die Ableitung der Orthopoden aus den jetzt bekannten Theropoden erscheint allein schon nach den Unterschieden des Gebisses unmöglich. Auf andere Schwierigkeiten, die der Ableitung entgegenstehen, will ich hier gar nicht eingehen; ihre Zahl ist aber nicht gering.

Wenn sich die Orthopoden aber nicht von den Theropoden ableiten lassen, so kennen wir auch die vielgesuchten „Prodinosaurier“ nicht, wie v. Huene meint, sondern nur Vorläufer von Theropoden aus der Perm-Triaszeit. Ob und wie diese aber mit den noch gänzlich unbekanntem Ahnen der Orthopoden zusammenhängen, wissen wir nicht.

v. Huene ist der Ansicht, daß die Dinosaurier ohne Nachkommen ausgestorben sind. Ja er wirft die Frage auf, wie es komme, daß sich manche überhaupt so lange haben erhalten können. Die Ursache liegt nach ihm in der gewaltigen Körpergröße, während diese sonst doch als ein Hindernis für das Weiterbestehen betrachtet wird. Während die Vergleiche der Dinosaurier mit anderen Reptilgruppen zum Teil sehr ausführlich gezogen sind, wird die Frage nach den phylogenetischen Beziehungen zu den Vögeln nur summarisch behandelt nach folgendem Gedankengange.

Die Vögel sind monophyletischen Ursprungs und die Laufvögel stammen von den Flugvögeln ab (Fürbringer). Da diese ein Schlüsselbein besitzen, die Dinosaurier aber nicht, so können „die Vögel“ phylogenetisch mit ihnen nichts zu tun haben, da das Schlüsselbein nicht von neuem entstanden sein kann. „Die zwischen Vögeln und Dinosauriern bestehenden Ähnlichkeiten beruhen also teils auf Konvergenz, teils aber auch auf gemeinsam ererbter Anlage“, da die Vögel aus der gleichen Wurzel permisch-triadischer Vorfahren hervorgegangen sein sollen, wie die Dinosaurier. Wenn es nun feststünde, daß die Laufvögel von Flugvögeln abstammen, so wäre gegen jene Darlegung nichts einzuwenden, aber das ist nur eine Annahme, die durch keine fossile Übergangsformen gestützt wird. Wer daher wie ich diesen Ursprung der Laufvögel nicht für erwiesen hält, wird die Tatsache, daß sie ebenso wie die Dinosaurier kein Schlüsselbein besitzen, phylogenetisch hoch be-

werten, zumal sie ja in so zahlreichen anderen Merkmalen mit den Laufvögeln übereinstimmen und außer dem von v. Huene angeführten Gegen Grunde eigentlich keine Tatsache der Ableitung der einzelnen Laufvögeltypen von einzelnen Theropoden, Sauropoden und Phytosauriern entgegensteht.

Auf einen Vergleich der Dinosaurier mit irgendwelchen Säugern hat v. Huene ganz verzichtet, trotzdem manche sonderbare Erscheinungen nur hierbei verstanden werden können. Das gilt z. B. gerade für die Schlüsselbeinfrage bei den Dinosauriern. Es ist nämlich nicht ganz korrekt, wenn v. Huene schlechtweg behauptet: „Schlüsselbeine fehlen den Dinosauriern“. Bekanntlich hat sich bei *Iguanodon* eine Knochengruppe gefunden, die von Hulke, Marsh und Zittel unbedenklich als die beiden Schlüsselbeine mit dazwischen gelegener Interclavicula angesprochen ist, und die in der Tat bei unbefangener Betrachtung keine andere Deutung zuläßt (abgebildet in Zittel, Handb. d. Pal. 3, 698, Fig. 606). Bei verwandten Ornithopoden sind ähnliche Knochen gefunden worden. Trotz der bezeichnenden Form und gegenseitigen Lage dieser Knochen hat man sie aber für „gestielte Sternalknochen“ erklärt, obgleich sie als solche wohl ganz einzig in der Vierfüßlerwelt dastehen. Bei dieser Deutung dürften maßgebend gewesen sein einerseits die Tatsache, daß die überwiegende Mehrzahl der Dinosaurier und namentlich die älteren Vertreter (Theropoden) kein Schlüsselbein besitzen, andererseits die axiomatische Annahme, daß alle Dinosaurier nur eines Stammes sein können. Dies vereinzelt Auftreten von Schlüsselbeinen bei einer bestimmten Gruppe von Orthopoden spricht natürlich nicht zugunsten einer einheitlichen Abstammung, sondern beweist, daß die einzelnen Abteilungen der Orthopoden, wenn überhaupt, so nur in ganz weit zurückliegender Zeit miteinander zusammenhängen und nicht in den Theropoden wurzeln können. Damit verlieren wie viele andere Eigenarten der Voneinander so weit abweichenden Orthopoden, so auch diese ihren befremdlichen Charakter. Hält man sie weiterhin nicht für ausgestorben, sondern sieht man in den Gravigraden und Loricaten unter den Edentaten ihre Säuger-Nachkommen, wie ich das früher in dieser Zeitschrift wahrscheinlich zu machen versucht habe (2, 65—90), so gewinnt das vereinzelt Vorkommen der Schlüsselbeine unter den Dinosauriern eine hohe Bedeutung und bestätigt in bemerkenswerter Weise diesen Zusammenhang. Denn es ist doch gewiß ein eigenartiges Zusammentreffen, daß unter den Dinosauriern nur eine Gruppe der Orthopoden, i. B. *Iguanodon* (und einige Verwandte) ein Schlüsselbein besitzt und daß unter den Vögeln und Säugern, die ich davon ableite (Ratitae und Edentatae usw.) wiederum nur eine kleine Gruppe, die Gravigraden, im besonderen *Megatherium*, im Besitze desselben Merkmals ist, d. h. gerade diejenigen Edentaten, die ich nach vielen anderen Merkmalen von *Iguanodon* und Verwandten abgeleitet habe. Am Schlusse dieser Besprechung, die die zahlreichen interessanten Beziehungen der Dinosaurier nicht im Entferntesten erschöpft, möchte ich noch einmal ausdrücklich dem

Fleiß und der Sorgfalt in den Arbeiten v. Huenes meine Anerkennung zollen, zugleich aber auch den einseitigen Charakter der phylogenetischen Darlegungen scharf betonen. Weil durchgängig der Grundsatz der einstämmigen Entwicklung als Axiom gilt, für Dinosaurier, für Vögel, für Säuger, so werden die tatsächlichen Beziehungen der Dinosaurier zu Vögeln kaum, zu Säugern gar nicht erörtert. Das ist streng genommen keine rein induktive, auch keine ganz unbefangene Forschungsmethode.
