

Reptilien und Säugetiere in ihren Anpassungs- erscheinungen an das marine Leben.

Von Prof. Dr. E. Fraas.

Kgl. Naturalienkabinett, Stuttgart.

Mit 5 Figuren.

I. Die Entwicklung der Tierwelt im Wasser und auf dem Lande.

„Omne vivum ex mare“ der bekannte alte Fundamentalsatz wird in seinen Grundzügen auch heute noch aufrecht erhalten und scheint nicht zum wenigsten durch die Forschungen in der Geologie und Paläontologie gestützt. Wir können allerdings beobachten, daß die echt marinen Ablagerungen immer mehr das Übergewicht bekommen, je weiter wir in den geologischen Perioden zurückgreifen und daß sich deshalb auch unsere Kenntnis der Tierformen aus den Primärformationen fast ausschließlich auf Meerestiere bezieht. Es ist aber andererseits auch kaum zu bestreiten, daß sich hierin nur die Lückenhaftigkeit unseres Wissens widerspiegelt, denn eine einfache Überlegung muß uns ja schon davon überzeugen, daß auch in den ältesten Perioden bereits eine Gliederung von Festland und Meer vorhanden war. Woher sollten denn sonst die Sedimente in diesen Formationen stammen? Auf dem Meeresgrunde, etwa durch Strömungen oder tiefgreifenden Wellenschlag, können sie doch wohl kaum entstanden sein, sondern diese dienten nur zur Verschleppung und Ausebnung des in das Meer eingeführten Schlammes. Dieser selbst aber muß seinen Ursprung, abgesehen vielleicht von lokalen Anhäufungen vulkanischer mariner Eruptivmassen, auf dem Lande gehabt haben. Denn nur auf dem Festlande kommt die chemische und mechanische Tätigkeit des Wassers zur Geltung und führt zu jenem ununterbrochenen Wechsel und der Umlagerung des Materiales, welche sich in dem Aufbau der Formationen widerspiegelt. Wo Sedimente entwickelt sind, war auch ein Festland und

wenn wir aus den älteren Perioden fast nur marine Gebilde kennen, so liegt dies nur daran, daß uns diejenigen des Festlandes nicht erhalten blieben. Solche sogenannte terrestrische Ablagerungen, wie die Anschwemmungen in Tälern und Binnenseen, die äolischen Gebilde der Wüste und der Niederungen u. dergl. waren selbstverständlich immer sehr stark der Zerstörung ausgesetzt, denn gerade bei diesen konnte am meisten die zerstörende und transportierende Arbeit der fließenden Wasser einsetzen.

Wir stehen also vor einem vollständigen Trugschluß, wenn wir behaupten wollten, daß in den alten Perioden das Land und die Landbewohner weit hinter denen des Meeres zurücktreten. Statt dessen müssen wir uns bewußt sein, daß dies nur an den geologischen Bedingungen der Sedimentbildung liegt, und daß gerade hierin der Grund zu suchen ist, warum unsere paläontologische Forschung bis heute noch so lückenhaft ist und leider auch in Zukunft bleiben wird. Wohl werfen in dieses Dunkel hier und da einzelne wichtige Funde von Landformen, die durch zufällige Einschwemmung in marine oder lakustre Sedimente uns erhalten sind, gewissermaßen Blitzlichter und was wir dabei erkennen können, zeugt stets von einer außerordentlich vorgeschrittenen Entwicklung der Landformen, welche hinter jener des Meeres nicht zurücksteht.

Suchen wir nach den Ursachen und Bedingungen der Veränderung der Tierwelt und der damit verbundenen Entwicklung, so werden diese in der Hauptsache stets mit einer Veränderung des Milieu, d. h. der umgebenden Welt in Verbindung zu bringen sein. Es ist nun gar kein Zweifel, daß diese Änderungen stets auf dem Lande viel rascher und einschneidender vor sich gingen als im Meere. Das letztere wird zwar in seinen Tiefen, in der Temperatur des Wassers, in Strömungen und Salzgehalt etc. stets kleinen Schwankungen ausgesetzt sein, dieselben gehen aber doch so langsam vor sich, daß sie nur wenig auf die Tierwelt einwirken, denn diese hat immer Zeit und Gelegenheit auszuwandern und sich an geeigneter Stelle wieder niederzulassen. Natürlich bringt auch dies gewisse Formenveränderungen mit sich und wir haben ja Beispiele genug von lokaler Anpassung, vom Aussterben selbst großer Tiergruppen und von entwicklungsgeschichtlich wichtigen Formveränderungen; aber wenn wir alles zusammenfassen, so müssen wir doch erstaunt sein über die Gleichartigkeit des Gesamtcharakters der marinen Tierwelt von dem Paläozoikum bis zur Jetztzeit. Ganz anders auf dem Lande. Hier machen sich klimatische Schwankungen

und Störungen, hervorgerufen durch kosmische, tektonische oder vulkanische Ursachen, viel energischer geltend, indem sie in kurzer Zeit eine Änderung der Flora einleiten und damit vollständig veränderte Existenzbedingungen für die Tierwelt mit sich bringen. Dasselbe wird durch Hebungen und Senkungen innerhalb des Festlandes, durch Verlegung von Flußgebieten, durch Eindringen von Küstenbildungen, Dünen, Löß etc. oder gar durch Abschnürung von Inseln oder umgekehrt durch Verbindung früher getrennter Gebiete hervorgerufen. Kurz, es gibt auf dem Lande eine Menge einschneidender Veränderungen und ein sorgfältiges Studium der Formationen zeigt uns, wie rasch und häufig sie im Laufe der geologischen Perioden eintraten, denn gerade die unendliche Mannigfaltigkeit der Sedimente zeugt am besten von den Veränderungen auf dem Festlande, welchem sie entstammen.

Es steht damit die Beobachtung der Geologen und Paläontologen in vollem Einklang, daß uns die Landfauna vergangener Perioden viel fremdartiger entgegentritt als die des Wassers. Man führe sich nur z. B. die Fauna etwa des marinen Eozänes vor Augen, in welcher wir zwar noch keine mit der Jetztzeit identische Spezies vorfinden, aber doch so ziemlich alle Arten in die Ordnungen und Untergruppen der heutigen Fauna einreihen können. Gegenüber der vorangegangenen Kreidefauna bemerken wir eine relativ geringe Entwicklung in der Richtung der heutigen Fauna und der Unterschied ist mehr in dem Aussterben vieler zum Teil sehr wichtiger Arten und selbst Gruppen wie der Ammoniten, Belemniten, Ichthyosaurier, Plesiosaurier, Mosasaurier zu finden. Im Vergleich hierzu bietet die Landfauna aus den gleichaltrigen Schichten ein ganz anderes Bild, denn hier gesellen sich zu den von der Kreidezeit übernommenen Tiergruppen vor allem die Säugetiere als dominierendes Geschlecht. Die erstaunliche Entwicklung dieser Gruppe bedeutet einen ganz wesentlichen Fortschritt gegenüber der vorangegangenen Periode, aber ihre Formenreihen sind noch mit der Jetztzeit verglichen durchaus fremdartig und nur ganz wenige persistieren als Reliktenformen. Betrachten wir die beiden Faunen von unserem Standpunkte aus, so müssen wir zugeben, daß die Entwicklung der Landfauna eine ausgesprochen vorwärtsschreitende ist, während die marine Tierwelt mehr durch Verlust vieler Arten und Gruppen als durch Entwicklung neuer Formen sich der Jetztzeit anschließt.

Man könnte nun freilich einwenden, daß das Tertiär in dieser

Hinsicht eine Ausnahme bildet und daß in der mesozoischen Periode mit ihren gewaltigen marinen Reptilien das Schwergewicht in dem Meere lag, aber ich lasse dies nicht gelten und führe es, wie bereits erwähnt, nur darauf zurück, daß wir aus dieser Periode eben unverhältnismäßig bessere Kenntnis von den Meeresbewohnern als von den Landbewohnern haben. Dasselbe, und zwar noch in erhöhtem Maße, gilt von den paläozoischen Perioden.

Freilich wäre es nun durchaus verfehlt, wenn wir bei der Entwicklung unserer Tierwelt überhaupt vom Meere absehen und dieselbe ganz auf das Land verlegen wollten. Davon kann gar keine Rede sein, aber ich glaube, daß wir zwischen beiden trennen müssen und daß jede für sich zu behandeln ist.

Die Lebensbedingungen zwischen Land und Meer waren von Anfang an so grundverschieden, daß sich notwendig schon in den frühesten Erdperioden zwei vollständig getrennte Entwicklungsreihen ergeben mußten. Wohl können dieselben zuweilen ineinander eingreifen und einzelne Formen von dem einen Element in das andere hinüberwandern, aber diese Formen sind keineswegs immer entwicklungsgeschichtlich von so durchschlagender Bedeutung als man denken könnte. Es liegt mir ferne, irgendwelche Stammbäume der Land- und Meeresfauna zu konstruieren, denn gerade als Paläontologe bin ich mir am meisten bewußt, wie verfrüht dies bei dem derzeitigen Stande unserer Kenntnisse wäre und wie wenig man dabei über mehr oder minder geistreiche Spekulation hinauskommt. So viel läßt sich aber doch auch schon heute vertreten, daß die echt marine Fauna im wesentlichen die wirbellosen Tiere umfaßt und ich stehe nicht an, deren Entwicklung im Meere zu suchen. Ebenso dürfen wir mit einiger Sicherheit die Entwicklung der lungenatmenden Wirbeltiere, also Reptilien, Vögel und Säugetiere auf das Land verlegen. Wenn von letzteren einige ihren Aufenthalt in das Meer verlegt haben, so sind diese Fälle fast immer mit größter Wahrscheinlichkeit als Anpassungserscheinungen nachzuweisen; dagegen beobachten wir viel häufiger ein Übergreifen von ursprünglich marinen Evertebraten in die Süßwasser- und Landfauna, und ich möchte sogar die ganze niedere Tierwelt auf derartige Einwanderung zurückführen.

Letzteres im einzelnen nachzuweisen ist nicht nur sehr schwierig, sondern entzieht sich aus dem bereits angeführten Mangel an alten terrestrischen Ablagerungen vollständig unserer Beobachtung. Immer-

hin gewinnen wir aber aus dem heutigen Leben der Tiere, sei es im Wasser oder auf dem Lande, verglichen mit dem was uns Paläontologie und Geologie lehrt und unter Beziehung der Entwicklung der einzelnen Formen, d. h. der Larvenzustände derselben, so viel Überblick, daß wir wenigstens im allgemeinen auf die marine oder terrestrische Entwicklung uns Rückschlüsse erlauben dürfen.

Werfen wir einen Blick auf die unendlich reich differenzierte Welt der Evertebraten, so wird uns zunächst die Beobachtung auffallen, daß die Zahl der Landformen im allgemeinen mit der höheren Entwicklung der einzelnen Tiergruppen zunimmt und daß außerdem die landlebenden Arten stets die obere Stufe behaupten.

Am reinsten als marine Bewohner haben sich die Echinodermen oder Stachelhäuter erhalten, dagegen kennen wir unter den Protozoen, Korallen und Spongien zahlreiche Süßwasserbewohner, welche aber wohl sicher nur als junge Anpassungsformen aufzufassen sind. Die reichgestaltete Gruppe der Würmer ist für den Paläontologen nicht zu beurteilen, da es fast gänzlich an fossilen Überresten fehlt und möchte ich mir über deren Stammesgeschichte kein Urteil erlauben, obgleich ich nicht zweifle, daß diese in das Wasser zu verlegen ist. Dagegen scheint mir die Entwicklung der Mollusken wiederum eine echt marine, obgleich es sowohl unter den Bryozoen wie unter den Muscheln und Schnecken nicht an Süßwasserbewohnern fehlt und unter letzteren sogar die große Gruppe der lungenatmenden Landschnecken sich entwickelt hat. Es ist charakteristisch, daß gerade diese geologisch ungemein weit zurückzuverfolgen sind, indem bereits in der Kohlenformation *Helix* (*Zonites priscus*) und *Pupa* (*Dendropupa vetusta*) nachgewiesen ist, und es ist deshalb auch nicht erstaunlich, daß die Landschnecken einen so großen Formenreichtum (über 6000 lebende und 700 fossile Spezies) aufweisen. Einen ausschließlich marinen Charakter haben sowohl die Tunikaten und Brachiopoden wie die hochentwickelte Gruppe der Cephalopoden bewahrt.

Schwieriger gestaltet sich die Frage bei den Arthropoden oder Gliedertieren. Betrachten wir die fertigen, d. h. voll entwickelten Tiere, so möchten wir für den größten Teil derselben, vor allem die Insekten, keinen Augenblick daran zweifeln, daß dieselben zum Landleben prädestiniert sind und vom ersten Gange ihrer Entwicklung an waren. Hierfür könnte sowohl die vorwiegende Atmung durch Tracheen wie die Gliederung des Leibes und der Extremitäten, die mehr für eine Bewegung auf dem Lande als im Wasser geeignet

erscheinen muß, sprechen. Hierzu tritt noch das Übertreten bei zahlreichen Formen in das dritte Element, die Luft, durch Entwicklung geeigneter Flugorgane, ein Umstand, den wir uns doch wohl nur von der Erde nicht vom Wasser aus denken können. Es wäre aber durchaus verfehlt, hierbei von dem fertigen Tiere auszugehen, sondern wir müssen die Entwicklung beiziehen und diese zeigt uns, daß die Larvenzustände zum mindesten aller niederen Arthropoden an das Wasser gebunden sind oder sich wenigstens dem Aufenthalt in demselben histologisch wie morphologisch nähern. Auch von den landlebenden oder fliegenden Insekten scheinen im Paläozoikum mehr solche Formen aufzutreten, deren Larvenzustand an das Wasser gebunden ist, während diejenigen, deren volle Entwicklung, nach den heute lebenden Arten zu schließen, auf das Land verlegt werden kann, erst in der mesozoischen Periode auftreten. Es wäre gewiß eine überaus dankenswerte und interessante Aufgabe, wenn ein Entomologe den Versuch machen würde, die fossile Insektenwelt unter diesem Gesichtspunkte zu beleuchten. Jedenfalls dürfen wir sicher annehmen, daß die Anpassung der Insekten an das Landleben in die ältesten geologischen Perioden zurückgreift und dementsprechend finden wir gerade in dieser Gruppe der Gliedertiere den größten Formenreichtum und die höchste Differenzierung. Daß die Tracheenatmung der Insekten auf die ursprüngliche Hautatmung zurückzuführen ist, kann wohl gewiß angenommen werden und spricht dafür, daß die Abtrennung der Landformen noch in eine Zeit zurückreicht, als auch bei den marinen Arten noch keine Kiemenatmung, sondern nur Hautatmung entwickelt war. Die Krebstiere treten uns als typische Wasserbewohner gegenüber und es ist sehr charakteristisch, daß wichtige Entwicklungszentren der marinen Vertreter wie die der Trilobiten und Merostomata schon in paläozoische Perioden fallen, während die lang- und kurzschwänzigen Dekapoden mit ihren zahlreichen Süßwasserformen jüngerer Natur sind. Ohne irgendwie auf Einzelheiten einzugehen, können wir auch in dieser großen und formenreichen Gruppe beobachten, daß zwar der ursprüngliche Stamm wohl sicher auf wasserlebende marine Formen zurückgreift, die mit denjenigen der Würmer verwandt sein dürften, daß aber die eigentliche Entwicklung zu den höchst entwickelten Gliedern der Insekten der Anpassung an das Landleben zuzuschreiben ist.

Noch viel mehr als bei allen wirbellosen Tieren tritt die Prävalenz der landlebenden Arten bei den Vertebraten zum Vorschein.

Es ist ja wohl nicht zu bestreiten, daß wir in den Fischen entwicklungsgeschichtlich die niederste Stufe der heute lebenden Wirbeltiere zu sehen haben, aber ganz anders stellt sich die Frage, ob wir die Fische als die eigentliche Stammform der Vertebratenreihe betrachten dürfen. Dagegen sprechen, wie dies besonders H. SIMROTH und O. JÄKEL angeführt haben, gewichtige Momente, welche sich sowohl aus dem Skelettbau wie aus der phylogenetischen Reihe ergeben. So weist das Skelett der Fische Unzweckmäßigkeiten auf, wie die ventrale Lage der Mundöffnung bei den Selachiern, die Entwicklung eines hinteren Extremitätenpaares, dessen Funktion als Bewegungsorgan durch den Schwanz aufgehoben ist, die Bepanzerung der paläozoischen Panzerorganoiden u. dergl. Phylogenetisch aber ist zu beobachten, daß gerade diese Unzweckmäßigkeiten des Körperbaues zunehmen, je niedriger und auch je geologisch älter die betreffende Gruppe steht. So sehen wir allerdings den Bau der meisten Knochenfische speziell der Edelfische als geradezu ideal für das Wasserleben ausgebildet, aber gerade diese Gruppe ist die geologisch jüngste. Stellen wir ihnen gegenüber die geologisch alten Geschlechter der Haie besonders der Notidaniden, ferner der Panzerorganoiden und der Lurchfische oder Dipnoer, so sehen wir bei diesen eine Reihe von Merkmalen, welche uns bei einem echten Wasservertebraten befremden müssen, und welche alle darauf hinweisen, daß diese Urfische keine eigentlichen Schwimmer waren, sondern Küstenbewohner, welche mehr oder minder ausschließlich auf dem Meeresboden herumkrochen. Auf eine kriechende Bewegungsart weist sowohl die Entwicklung des doppelten Extremitätenpaares hin, das als Stütze für den Körper diente, ebenso wie die ventrale Lage der Mundöffnung für dieses Leben geeignet war. Mit Recht faßt JÄKEL auch die seltsame und schwerfällige Bepanzerung der alten Panzerorganoiden und Ostrakodermen als eine Vererbung der von den Arthropoden (z. B. Gigantostraca) übernommenen Panzerdecke auf. Kurz zusammengefaßt darf man wohl sich dahin schlüssig werden, daß der Fisch in seiner vollkommensten Form nur ein Produkt langdauernder Anpassung an das Wasserleben ist und daß er von einer Urform abstammt, welche diese Vollendung noch nicht besaß, sondern ein schwerfälliges, mit der Schwimmbewegung nur wenig vertrautes Küstentier darstellte, das sich auf dem Boden mit Hilfe gegliederter Extremitäten vorwärtsbewegte und in seiner Bepanzerung am meisten an die Krustaceen erinnert.

Es ist nicht anzunehmen, daß krustaceenartige Arthropoden die

direkten Vorläufer der Panzerganoiden waren, sondern daß dazwischen noch eine lange Reihe von Zwischenformen liegt, bei welchen sich allmählich die für die Vertebraten so wichtige Chorda dorsalis entwickelte, die Sonderung der Muskulatur in Metameren und die Reduktion der Extremitäten auf zwei Paare vollzog, ob aber diese „Protochordaten“ Land- oder Wasserbewohner waren, ist eine Frage, die von SIMROTH zugunsten des Landes, von JÄKEL zugunsten des Wassers entschieden wird. Ich möchte mich hierin JÄKEL anschließen und seinen hierfür geltend gemachten Gründen noch einen weiteren gewichtigen beifügen, nämlich die ausgesprochene Kiemenatmung aller Fische. Diese kann sich nach allen unseren Erfahrungen nur im Wasser bewähren und ausbilden und wurde wohl sicher auch von den Arthropoden, wenn wir solche als die Ahnen einsetzen, übernommen. Wir beobachten nun zwar vielfach, daß sich die Kiemenatmung in Lungenatmung umwandelt, aber niemals das Umgekehrte. Es scheint dies aus bestimmten histologischen Gründen ausgeschlossen und dementsprechend behalten auch alle an das Wasser angepaßte Landtiere ihre frühere Lungenatmung bei, auch wenn die Anpassung so weit vorgeschritten ist wie bei den Meersauriern und Waltieren, daß eine vollständige Umwandlung ihres Körperskelettes Platz gegriffen hat.

Haben wir demgemäß in den Fischen eine dem Wasserleben entsprechende Ausbildung und Umformung der Urvertebraten zu sehen, so können wir ebenso eine dem Landleben angepaßte Parallelreihe beobachten. Diese zweigt schon ungewein früh ab und weist nach den Untersuchungen von JÄKEL auf gemeinsame Stammeltern der Panzerganoiden resp. Plakodermen und der ältesten Stegocephalen hin. Bei diesen wie bei den Amphibien überhaupt bleibt noch die Doppelnatur in der Entwicklung gewahrt, aber bald schlägt die Natur des echten Landbewohners durch und führt nun zu der herrlichen Vorwärtsentwicklung, die keinen Halt mehr kennt und in den Säugetieren einerseits und den Vögeln anderseits ihren Höhepunkt findet.

Ziehen wir aus allem zusammen den Schluß, so dürfen wir zwar an dem alten Satze „omne vivum ex mare“ in dem Sinne festhalten, als die eigentlichen Wurzeln unserer großen Tierstämme allerdings bei den Wasserbewohnern zu suchen sind, daß aber die Entwicklung im Wasser eine langsame und schleichende ist. Demgegenüber beobachten wir bei allen zum Landleben übergetretenen Formen eine überraschende Entwicklung, die sich nicht nur in

größerer Mannigfaltigkeit der Form, sondern auch in einem gewissen Drängen nach fortschreitender Entwicklung kundgibt. So kommt es, daß im Wasser Dauertypen sich entwickeln und die Gesamtentwicklung in gewissen Grenzen beschränkt bleibt, während auf dem Lande sowohl innerhalb der Tiergruppen selbst die vollendetsten Typen entstehen, als auch die Entwicklung der Lebewesen im ganzen ihrem Höhepunkt zustrebt.

II. Die Grundprinzipien der Anpassung von Landtieren an das Wasserleben.

Wir haben in dem vorangegangenen Abschnitt das Prinzip aufgestellt, daß zwar die Urstämme des Tierreiches im Meere wurzeln, daß aber die energische Vorwärtsentwicklung auf das Land verlegt werden muß und daß insbesondere alle lungenatmenden Tiere entwicklungsgeschichtlich als echte Landbewohner zu betrachten sind. Nun kennen wir bekanntlich eine große Anzahl teils rezenter, teils fossiler Tiergruppen aus dem Reiche der Reptilien und Säugetiere, welche ausgesprochene Meeresbewohner sind und es kann die Frage aufgeworfen werden, ob diese Lebensweise als atavistischer Anklang an frühere Urzustände oder als Neuerwerbung in Form von Anpassung an das Wasserleben aufzufassen ist. Im einen Falle würden die marinen Bewohner z. B. die Ichthyosaurier und Plesiosaurier unter den Reptilien, die Waltiere, Sirenen und Robben unter den Säugetieren gewissermaßen Stammformen darstellen, auf die sich die landlebenden Reptilien resp. Säuger beziehen lassen müßten, im anderen Falle würden wir darin vorgeschrittene Tiergruppen zu erblicken haben, welche nur eine neue Richtung der Entwicklung eingeschlagen haben. Es herrscht wohl unter den Zoologen wie unter den Paläontologen heutzutage Übereinstimmung darüber, daß wir nicht das erstere, sondern das letztere anzunehmen haben, und daß Beobachtungen dafür sprechen, daß alle marinen Reptilien und Säugetiere auf Landformen zurückzuführen sind. Nicht so einig, ja zum Teil völlig im Dunkeln ist man dagegen über die verwandtschaftlichen und stammesgeschichtlichen Beziehungen, und vielfach begegnet man dem Fehler, daß die aus der Anpassung an das Wasserleben sich ergebende Konvergenz in dem anatomischen Bau des Körpers entwicklungsgeschichtlich verwertet wird, was natürlich stets zu Irrtümern führen muß. Man kann niemals, um ein drastisches Beispiel herauszugreifen, einen Schwertfisch, Ichthyosaurier und einen Delphin in eine phylogenetische Reihe bringen, obgleich

sie im Körperbau große Analogien aufweisen, ebensowenig wie wir in einem Pterodaktylen den Ahnen einer Fledermaus sehen dürfen. Wohl ist man sich hierbei im Prinzip vollständig klar, aber vielfach fehlt es, wie wir sehen werden, an der exakten Durchführung.

Um uns die vielfachen Veränderungen bei der Anpassung von Landformen an das Wasserleben klar zu machen, müssen wir vor allem die Grundzüge und Gesetze kennen lernen, nach welchen diese vor sich geht. Sie wiederholen sich mehr oder minder klar in allen neueren Arbeiten, welche einzelne an das Wasserleben angepaßte Gruppen behandeln und was in jedem einzelnen Falle zum Ausdruck kommt, darf wohl auch auf das Ganze übertragen werden. Es ist eine harmonische Verbindung der Theorien unserer beiden größten Forscher auf diesem Gebiete — LAMARCK und DARWIN, wozu noch ein weiteres wichtiges Grundgesetz tritt, das von TH. EIMER aufgestellt und durchgeführt wurde. LAMARCK lehrt uns die Umbildungen, welche das Skelett durch den Gebrauch resp. Nichtgebrauch seiner einzelnen Teile erfahren hat, nach DARWIN'S Lehre befestigen sich diese Anpassungserscheinungen durch die Vererbung erworbener Eigenschaften und EIMER fügt als wichtigen Faktor für die Gestaltung des Skelettes das Gesetz des Gleichgewichts oder der Kompensation hinzu. Diese drei entwicklungsgeschichtlichen Fundamentalgesetze finden kaum irgendwie schönere Anwendung als bei der vorliegenden Studie und auf sie lassen sich, wie wir sehen werden, alle die dabei zutage tretenden Erscheinungen beziehen.

Ausgehend von dem LAMARCK'schen Zweckmäßigkeitsprinzip stehen wir zunächst vor der Frage, was überhaupt von Landtieren bei dem Übergang in das wässerige Element anzustreben ist, um dort Vorteile gegenüber dem Landleben zu erlangen. Diese Frage ist leicht zu beantworten, denn in erster Linie mußte es die Fertigkeit der raschen Vorwärtsbewegung im Wasser, d. h. das Schwimmen sein. Das Ideal dieser Bewegungsart sehen wir in dem Fische mit schlankem, vorne und hinten zugespitztem Körper, glatter Oberfläche und mit Flossen an Stelle der Extremitäten. Diese Gestalt hat sich, wie wir bereits erwähnt haben, im Laufe langer geologischer Perioden langsam aus der marinen Abteilung der Wirbeltiere, d. h. der Fische herausgebildet und entspricht allen Anforderungen der Zweckmäßigkeit eines Wasserbewohners. Es verkörpert gewissermaßen das Prinzip eines modernen Schraubendampfers, indem auch beim Fische die Schwanzflosse gleich einer Schraube die Vorwärtsbewegung über-

nimmt, während die Seitenflossen den Schlingerkielen unserer Schnelldampfer und zugleich dem Steuer entsprechen und mehr zur Gleichgewichtshaltung und zum Drehen und Wenden dienen. Ebenso wie wir aber auch bei unserem modernen Schiffsbau neben den lediglich auf rasche Vorwärtsbewegung berechneten Schraubendampfern Schiffe mit möglichst großer Stabilität konstruieren, so finden wir auch in der wasserbewohnenden Tierwelt noch das Prinzip des Flach-

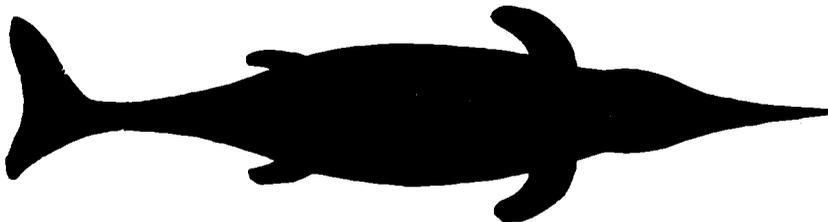


Fig. 1. Schema einer Anpassungsform nach dem Prinzip der Schraubenbewegung.

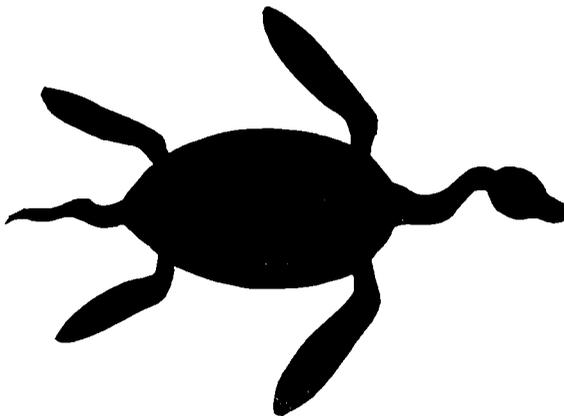


Fig. 2. Schema einer Anpassungsform nach dem Prinzip der Ruderbewegung.

bootes mit weit ausladenden Rudern verkörpert, und wir werden sehen, daß auch diese Form sich in gewissen Fällen äußerst zweckmäßig bewährt hat. Mit diesen beiden Schiffstypen sind gewissermaßen die beiden Idealformen gekennzeichnet, welche das Leben im Wasser anzustreben hat, aber dieselben verlangen so gewaltige und durchgreifende Änderungen in dem Körperbaue eines Landbewohners, daß dieselben nur sehr langsam erreicht werden, denn sie sind nicht nur mit einer Umformung der Extremitäten und des Körperbaues, sondern auch mit einem Schwinden vieler auf dem Lande vorteil-

hafter, im Wasser aber unnützer, ja selbst hinderlicher Organe verbunden.

Der Körperbau des Landtieres strebt einerseits eine rasche Bewegung und Kraft zur Erreichung der Beute und anderseits Schutz gegen äußere Feinde und klimatische Einflüsse an. Die Bewegungsfähigkeit wird dadurch erreicht, daß der Rumpf vom Boden abrückt, um die Reibung zu vermindern und so sehen wir den Körper gewissermaßen auf 4 Säulen gestellt, die als Vorder- und Hinter-Extremitäten die Bewegung vermitteln. Die Verbindung der Extremitäten mit dem Körper muß eine möglichst innige sein und wird vermittelt durch den Brust- und Beckengürtel, aber auch der übrige Bau des Rumpfes verlangt eine feste, wenn auch bewegliche Stütze, und dementsprechend ist die Wirbelsäule kräftig aber äußerst gelenkig gebaut. Das Übergewicht gegenüber anderen Tieren wird entweder durch Schnelligkeit oder durch Kraft des Gebisses erreicht und demgemäß ist das Schwergewicht der Muskulatur teils auf die Extremitäten, teils auf das Gebiß verlegt, letzteres besonders bei den aggressiven fleischfressenden Landbewohnern. Zum Schutze gegen Feinde dienen außerdem besondere Entwicklungen der Cutis- und Epidermisgebilde, wie Knochenpanzer, Hornplatten, Stacheln u. dergl., während die klimatischen Einflüsse bei den warmblütigen Säugetieren durch den Schutz der Haare ausgeglichen werden. Ein Blick auf die Tierwelt zeigt wie unendlich mannigfach die Mittel und Wege sind, welche die Natur eingeschlagen hat, um den einzelnen Formen eine Sicherheit und Lebensfähigkeit zu gewähren. Daß dabei eine Hauptrolle die verschiedenartige Nahrung bildet, welche in jedem einzelnen Falle wieder eine besondere Anpassung mit sich bringt, ist ja selbstverständlich und es würde ins Endlose führen, dieses Thema auch nur einigermaßen erschöpfend zu behandeln.

Stellen wir demgegenüber die Anforderungen, welche das Leben im Wasser an den Körper stellt, so überzeugen wir uns leicht, daß hier ganz andere Faktoren maßgebend sind. Es muß dabei vorausgeschickt werden, daß für die Anpassung an das Wasserleben im allgemeinen die fleischfressenden Tiere in Betracht kommen, da natürlich die Verhältnisse für Pflanzennahrung auf dem Lande günstiger liegen als im Wasser. Es gibt freilich auch einige Ausnahmefälle, die wir später kennen lernen werden, aber diese sind nicht maßgebend für die Zusammenstellung der Grundgesetze. Dagegen ist von Wichtigkeit, daß wir als Anpassungsformen stets kräftigen und relativ großen Tieren begegnen, welche dem Kampfe im neuen

Elemente gewachsen sind, während kleine schwache Tierarten gewiß bald den zahlreichen und ungewohnten Feinden hätten erliegen müssen. Es ist deshalb kein Zufall, daß fast alle diese Wasserbewohner eine stattliche Größe aufweisen und sich in ihren Endgliedern zu Riesenformen entwickeln. Der Aufenthalt im Wasser ist zunächst mit einer nahezu vollständigen Aufhebung des Körpergewichtes als eine von dem Tiere zu tragende Last verbunden, da der Körper im allgemeinen dem spezifischen Gewichte des Wassers fast gleichkommt. Ich habe selbst einmal im Golfe von Neapel im Taucheranzug einige Zeit auf dem Meeresboden zugebracht und das ganz eigenartige Gefühl kennen gelernt, welches die Aufhebung des Eigengewichtes mit sich bringt. Das Aufschnellen mehrere Meter über den Meeresboden bei ganz geringem Abstoß, das langsame Absinken, das Hingleiten am Boden bei nur geringer Ruderbewegung mit den Händen erzeugt ein Gefühl der Körperlosigkeit und gibt uns einen Begriff von der geringen Muskeltätigkeit der Wassertiere bei der Vorwärtsbewegung. Es ist natürlich, daß das Tier in dem neuen Medium eines viel geringeren Stützapparates bedarf und dementsprechend ist auch der Knochenbau ein weniger fester als bei den Landtieren. Dies macht sich ganz besonders bei den Meersäugern gegenüber den Landsäugern geltend.

Dazu kommt nun die Umformung des Körpers in dem bereits erwähnten Sinne der Schrauben- oder Ruderbewegung. Diese Umformung macht sich zunächst am meisten an den Extremitäten bemerkbar, deren Funktion als Stützen des Körpers gänzlich aufgehoben wird, während zugleich die Gehbewegung in eine Ruderbewegung sich umwandelt. Dies bringt zweierlei mit sich, einerseits eine Verkürzung der als Stützen dienenden Teile der Extremität, d. h. des Armes und Beines verbunden mit einem Schwund der Aufhängeapparate am Rumpf, d. h. des Schulter- und Beckengürtels, anderseits eine Verbreiterung und Verstärkung des als Ruder brauchbaren distalen Teiles der Extremität, d. h. der Hand und des Fußes. Bei den meisten der Wasserbewohner, bei welchen der Typus der Schraubenbewegung sich entwickelt, wird aber die Funktion der Schraube nicht wie z. B. bei den Robben von der Hinterextremität übernommen, sondern es entwickelt sich die terminale Endigung der Wirbelsäule zu einer eigentlichen Schwanzflosse. In diesem Falle wird die Hinterextremität vollständig außer Dienst gestellt und verkümmert gemeinsam mit dem Becken.

Nach dem Gesetze der Ausgleichung oder Kompensation wird aber nun der Überschuß an Materie anderweitig im Körper verwendet und kommt der Wirbelsäule zugute, welche eine Streckung unter Vermehrung der Wirbelkörper erfährt, und zwar betrifft dies hauptsächlich den Schwanz mit seiner wichtigen neuerworbenen Funktion, aber auch häufig den Rumpf selbst. Dagegen wird der Hals bei diesem Typus gedrunken und mehr oder minder starr wie bei den Fischen. Der Schädel dagegen, mit welchem das Tier das Wasser durchschneidet, ist groß und nach vorne zugespitzt, was durch eine mächtige Entwicklung der Gesichtsteile erreicht wird. Der auf diese Weise gebildete große Rachen ist natürlich für die Ergreifung der Nahrung von Vorteil, da das Tier genötigt ist, gleich den Raubfischen auf die Beute loszuschießen und diese zu erfassen. Auf diese Weise entstehen Typen, welche dem Fische am meisten gleichen und uns von den Ichthysosauriern, Mosasauriern, Thalattosuchiern und den Walen am meisten bekannt sind.

Der andere Typus, dessen Bewegungsart ich mit der Ruderbewegung an einem Flachboote verglichen habe, erreicht seine Vorteile beim Wasserleben auf andere Weise. Hier wird die Vorwärtsbewegung nicht durch eine Schwanzflosse, sondern durch die Extremitäten übernommen, und demgemäß finden wir bei diesen beide Extremitätenpaare als lange Ruderflossen entwickelt. Der Rumpf dieser Typen ist nicht gestreckt, sondern gedrunken und breit und die Bauchseite wird geschützt durch ein Plastron, das teils aus dem Brust- und Beckengürtel, teils aus Knocheneinlagerung in der Brust- und Bauchmuskulatur in Form von sogen. falschen Rippen oder Abdominalrippen oder auch von Hautverknöcherungen gebildet ist. Da diese Tiere weniger dazu geeignet sind, das Wasser wie ein Fisch zu durchschneiden, so ist auch der Kopf und Hals in ganz anderer Weise entwickelt. Der Schädel ist klein und ragt auf langem beweglichen Halse aus dem Rumpfe hervor, wodurch das Tier befähigt ist, in weitem Umkreise seine Beute zu erhaschen. Eine Korrelation zwischen Kopf und Hals ist insofern zu beobachten, als wir mit der Größenzunahme des Schädels eine Verkürzung des Halses Hand in Hand gehen sehen, wofür die Plesiosauriden treffliche Beispiele bieten. Dieser Typus der Ruderbewegung ist am besten vertreten durch die Gruppen der Plesiosaurier und der Seeschildkröten.

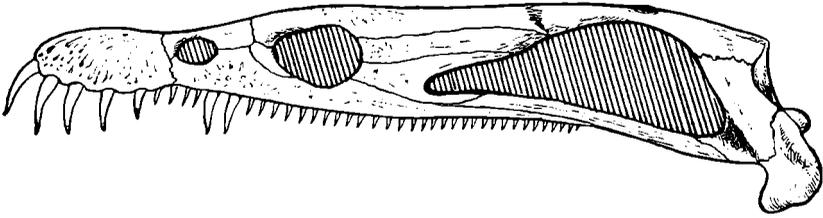
Während uns bisher im wesentlichen die Umformung des Skelettes und der damit zusammenhängende Bau des Körpers be-

schäftigt hat, müssen wir unser Augenmerk auch noch auf die Umgestaltung einzelner Organe bei der Anpassung an das Wasserleben richten. Es sind dies die bei den Landtieren so verschiedenfach entwickelten Cutis- und Epidermisgebilde, welche zum Schutze gegen Feinde und äußere Einflüsse dienen. Sie verkümmern fast durchgehend im Wasser oder verschwinden sogar bei durchgreifender Anpassung vollständig. So verkümmert bei den Seeschildkröten der geschlossene Panzer, die jurassischen Meerkrokodilier (Thalattosuchier) haben die Cutisverknöcherungen gänzlich eingebüßt, den Waltieren fehlt die Behaarung etc. Auch die Bezahnung erleidet bei vielen Arten eine Umwandlung, denn die Seeraubtiere beanspruchen als Gebiß lediglich einen Rechen, der die erfaßte Beute zurückhält; dementsprechend finden wir meist sehr viele aber einfach spitzkonische Zähne und wo vorher bei der Landform eine differenzierte Bezahnung vorhanden war, wandelt es sich rasch in ein einfaches homodontes Gebiß um. Wir werden hierfür in den Zeuglodonten und Waltieren treffende Beispiele kennen lernen und dabei noch manche andere Momente von Schwund oder Umwandlung einzelner Organe zu beobachten haben, doch möge das hier Angeführte zur Festlegung der Grundprinzipien der Anpassungserscheinungen genügen, um darauf später zurückgreifen zu können.

III. Die Meer-Reptilien.

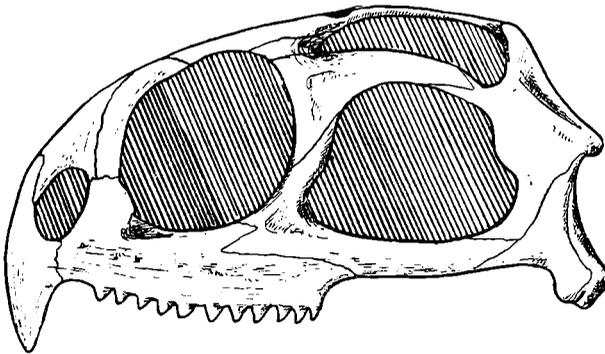
Es war durchaus natürlich, daß die Systematik der Reptilien dem lebenden Materiale angepaßt wurde und von der Formenkenntnis dieser Arten ausging; es schien auch zunächst sehr leicht, die fossilen Vertreter in die Gruppen der rezenten Arten einzureihen, oder half man sich im schlimmsten Falle mit der Aufstellung einiger neuer Ordnungen. Je mehr aber das paläontologische Material anwuchs und je mehr man sich bemühte, durch vergleichend anatomische Studien einen Zusammenhang zwischen den rezenten und fossilen Vertretern herauszufinden, desto unzulänglicher erwies sich die alte Systematik. Von Jahr zu Jahr mehrt sich die Summe der fossilen Reptilien, von denen insbesondere diejenigen der paläozoischen und mesozoischen Periode vielfach Vertreter aufweisen, die als vollständig ausgestorben gelten können und an die lebenden Arten so gut wie keinen direkten Anschluß zeigen. Wie überwiegend das paläontologische Material über das rezente ist, lehrt uns ein Blick auf die systematische Übersicht, z. B. in ZITTEL'S Handbuch, der 9 Ordnungen der Reptilien aufstellt, welche sämtlich bereits im Mesozoikum ver-

treten sind, von denen aber nur 4 in die Jetztzeit herübergreifen. In neuester Zeit hat nun der amerikanische Forscher H. F. OSBORN¹, der als ein vorzüglicher Kenner sowohl des fossilen wie des rezenten Materiales gelten darf, den Versuch einer neuen Systematik gemacht, die einen ganz wesentlichen Fortschritt bedeutet, da sie alles bis jetzt bekannte Material berücksichtigt. Mag diese neue Gliederung auch im einzelnen noch vielfach ausgebaut werden, so darf sie doch



Nothosaurus.

Fig. 3. Typus eines langgestreckten Synapsiden-Schädels mit einem einzigen Schläfendurchbruch.



Hatteria.

Fig. 4. Typus eines gedrungenen Diapsiden-Schädels mit doppeltem Schläfendurchbruch.

vorläufig als eine Grundlage angesehen werden, die eine Fülle neuer Gesichtspunkte liefert. OSBORN geht von dem Bau des Schädels aus und unterscheidet 2 Hauptgruppen, welche er als Synapsiden und Diapsiden bezeichnet.

Von diesen stellen die Synapsiden zweifellos den älteren Typus dar; maßgebend ist, daß bei diesen die Knochenbrücke, welche

¹ H. F. Osborn, The Reptilian subclasses Diapsida and Synapsida etc. Memoirs of the American Museum of nat. Hist. Vol. I Part VIII. 1903.

vom Gesichtsteil des Schädels nach der eigentlichen Schädelkapsel führt, einfach angelegt und daß demgemäß nur ein einziger Schläfendurchbruch am Schädel ausgebildet ist. Alle diese Formen, als deren bekanntester Vertreter der Schildkrötenschädel angesehen werden kann, zeigen kurze gedrungene Köpfe, in welchen der Gesichtsteil zurücktritt und bei denen auch der Rumpf, insbesondere im Brust- und Beckengürtel, eine gedrungene kräftig angelegte Form aufweist. Die Diapsiden, deren Hauptmerkmal in der doppelten Anlage der nach hinten führenden Knochenbrücken und demgemäß in 2 Schläfendurchbrüchen zu suchen ist, sind als die jüngere Gruppe der Reptilien anzusehen. Bei diesen finden wir vielfach langgestreckte Schädel mit mächtiger Entwicklung der Gesichtsteile und ebenso langgestreckte Körper mit schwachen, zur Reduktion geeigneten Brust- und Beckengürteln.

Ich würde nicht dieses Gewicht auf die OSBORN'sche Systematik der Reptilien gelegt haben, wenn sie nicht zugleich auch eine vollständige Übereinstimmung mit den Beobachtungen über die Anpassung an das Wasserleben zeigen würde, was nicht zum wenigsten die Richtigkeit dieser neuen Gliederung bestätigt. Es zeigt sich nämlich, daß alle Anpassungsformen aus der Gruppe der Synapsiden nach dem Prinzip der Ruderbewegung, wie ich es im vorigen Abschnitte geschildert habe, gebaut sind, während wir bei den Diapsiden durchgehend das Prinzip der Schraubenbewegung ausgebildet finden. Wenn ein derartig fundamentaler Unterschied in der Art der Anpassung sich mit der Systematik in Einklang bringen läßt, so können wir im voraus versichert sein, daß diese in ihren Grundzügen das Richtige getroffen hat. Ich schließe mich deshalb der OSBORN'schen Gliederung der Reptilien an und wir betrachten deshalb

A. Die Synapsida mit Anpassung an das Wasserleben nach dem Prinzip der Ruderbewegung.

Von dieser großen und formenreichen Abteilung der Reptilien, die entwicklungsgeschichtlich um so wichtiger und interessanter ist, als wir einzelne Stämme derselben als die Vorläufer der Säugetiere anzusehen haben, ist nur eine einzige Gruppe auf die Jetztzeit übergegangen, und zwar die der Schildkröten.

1. Die **Schildkröten** (Testudinata) sind gewiß ein uralter Stamm der Reptilien, aber leider liegt die Stammesgeschichte derselben vollständig in Dunkel gehüllt. Wie ich schon früher (diese

Jahresh. 1903. S. 94) ausgeführt habe, können wir uns die Urschildkröten als landlebende grabende Reptilien vorstellen, bei welchen sich in konvergenter Entwicklung wie bei einzelnen grabenden Edentaten, z. B. den Gürteltieren, ein schützender Panzer ausbildete, in welchen sich das Tier zurückziehen konnte. Entsprechend der Arbeitsleistung wurden die Extremitäten zu ausgesprochenen Grabfüßen mit den charakteristischen Verkürzungen und Verkrümmungen der Skeletteile. Damit war im wesentlichen schon der Typus der Landschildkröte gegeben und in der Tat finden wir auch bereits in der Trias im Stubensandstein eine echte Landschildkröte — *Proganochelys Quenstedti* —, die sich vollständig dem Typus der heute lebenden Pleurodiren, d. h. Formen, bei welchen das Becken mit dem Panzer verwachsen ist, anreihen lassen. Diese Pleurodiren treten demnach bereits in der Trias als ein „perfekter Typus“ (RÜTIMEYER) auf, erhalten sich bis zur Jetztzeit als Landbewohner und zeigen nur noch geringe Formenveränderung. Ihnen gegenüber lernen wir in den Kryptodiren, bei welchen das Becken nicht mit dem Panzer verwachsen ist, einen mehr „plastischen Typus“ (E. FRAAS) kennen, der sich im Laufe der geologischen Perioden auf das mannigfaltigste verändert. Der wesentlichste Faktor dabei ist die Anpassung an das Wasserleben. Auf dem Wege vom Lande (Chersidae) zum Sumpfe (Emydae), und Flusse (Trionychidae), dann zur Küste (Chelydridae) und schließlich ins offene Meer (Chelonidae) entstand die Fülle neuer Typen, die zum größten Teile auch in der Jetztzeit noch vertreten sind und deren Übergangsglieder wir zuweilen in trefflicher Weise durch paläontologische Funde belegt finden. Insbesondere sind uns die Übergangsformen vom Süßwasser zu Meerformen als die *Thalassemyden* des oberen Jura gut bekannt, welche eine ausgesprochene Zwischenstellung zwischen den Emyden und Cheloniden einnehmen. Den vollkommensten Grad der Anpassung an das Meer zeigen die Lederschildkröten oder *Dermochelyden*, bei welchen nicht nur die Extremitäten vollständig zu Flossen umgewandelt erscheinen, sondern bei welchen auch der starre Knochenpanzer geschwunden und nur noch eine weiche Lederhaut übrig geblieben ist.

In den Seeschildkröten lernen wir, wie schon verschiedenfach hervorgehoben, den Typus derjenigen wasserbewohnenden Reptilien kennen, deren Bau dem Prinzip der Ruderbewegung entspricht. Zugleich sehen wir auch bei diesen, welche Vollendung auch bei dieser Bewegungsart im Wasser erreicht werden kann. Wer je Gelegenheit

gehabt hat, Meerschildkröten in ihrem Elemente sich tummeln zu sehen, der wird gewiß zugeben, daß man sich kaum etwas Schöneres und Eleganteres denken kann. Das ist mehr ein Schweben im Wasser, als ein Schwimmen, und die ruhigen sicheren Bewegungen sind am meisten vergleichbar dem Fluge eines Raubvogels; scheinbar ohne alle Anstrengung durchschneiden sie das Wasser, verharren dann wieder in größter Ruhe in jeder Wasserschicht, um dann plötzlich wieder mit scharfem Rucke und größter Sicherheit auf eine Beute loszuschießen.

2. Die **Sauropterygier** (Plesiosaurier z. T.). Während die Schildkröten einen uralten Dauertypus darstellen, der wohl im Haushalte der Natur auch heute noch fast dieselbe Rolle spielt, wie er sie durch die ganze Tertiärzeit und im wesentlichen auch in der mesozoischen Periode gespielt hat, zeigen die Sauropterygier, wenigstens soweit bis jetzt bekannt, eine Beschränkung auf die mesozoische Periode. Wohl mögen die Stammformen derselben weit in das Paläozoikum zurückreichen und nächste Stammesverwandtschaft mit den hypothetischen Urschildkröten aufzuweisen haben, aber wir kennen die einen so wenig wie die andern, und ebensowenig sind uns Vertreter dieser Gruppe aus der Tertiärzeit bekannt. Dagegen besitzen wir eine große Anzahl von Überresten aus Trias, Jura und Kreide, welche sich in vortrefflicher Weise ergänzen und entwickelungsgeschichtlich ein hohes Interesse beanspruchen, da sie sich zu einer geschlossenen Reihe gruppieren lassen, in welcher die Anpassung eines ursprünglichen Landreptiles an das Meer zum Ausdruck kommt.

Die ältesten bekannteren Vertreter finden sich in der Trias und zwar hauptsächlich im Muschelkalk und werden als Gruppe der **Nothosauriden** zusammengefaßt. Von besonderer Bedeutung für unsere Studien sind unter diesen die zierlichen, ziemlich schlank gebauten Arten, wie *Pachypleura*, *Dactylosaurus* und *Neusticosaurus*, welche alle nur ganz geringe Größe (selten mehr als 0,5 m) erreichen und ausgesprochene Landbewohner waren. Hierfür spricht der schlanke eidechsenartige Körperbau mit kleinem Kopf, mäßig langem Hals, gestrecktem Rumpf, langem Schwanz und wohl ausgebildeten Gehfüßen. An diese Formen reihen sich solche an, wie *Lariosaurus* und *Simosaurus*, bei welchen der Körperbau gedrungener erscheint und zwar besonders durch breitere Anlage des Rumpfes. Die kräftigen Rippen legen weit aus und die Bauchseite wird durch Entwicklung von Bauchrippen und Verbreiterung des ventralen Teiles von Brust- und Beckengürtel geschützt. Dem breiten und gedrungenen

Rumpfe entsprechen die Extremitäten nicht, denn diese erscheinen im Verhältnis zum Körper schwach und waren zur Bewegung auf dem Lande ungeeignet. Wir erkennen hierin bereits die Anpassung an das Wasserleben, welche bei *Nothosaurus* selbst noch mehr hervortritt und sich in der Verbreiterung des Rumpfes, der Verstärkung der ventralen Teile desselben und Versteifung des vorderen Schwanzteiles, und der Umwandlung der Extremitäten in Schwimmfüße kundgibt. Immerhin sind die Nothosaurier noch nicht als echte Meeresbewohner aufzufassen, sondern als Küstentiere, die ihre Beute bald im Meere, bald im Süßwasser und wohl zuweilen auch auf dem Lande suchten.

Echte Meeresbewohner dagegen waren die Plesiosaurier, welche sich stammesgeschichtlich an die Nothosaurier anschließen, aber nun alle die zum Wasserleben nötigen Organe in der besprochenen Weise umgewandelt haben. Die Verkürzung des Rumpfes, die bereits bei *Lariosaurus* und *Nothosaurus* angebahnt ist, kommt bei den Plesiosauriern in verstärktem Maße zum Ausdruck. Die Bauchseite wird durch Bauchrippen und besonders durch eine Verbreiterung des ventral verschobenen Brust- und Beckengürtels wie durch ein Plastron oder Bauchschild geschützt. Die Extremitäten sind vollständig dem Wasserleben angepaßt und als Paddeln entwickelt, welche weniger breit als lang auslegen. Dementsprechend sind zwar die Skelettelemente des Unterarmes und Beines (Ulna und Radius, sowie Tibia und Fibula) verkürzt, die Elemente von Hand und Fuß dagegen voll und gestreckt entwickelt, ja es tritt sogar, wie z. B. bei einzelnen Walen, eine Hyperphalangie ein, d. h. es zeigen sich mehr Phalangen als die landlebende Stammform hatte, eine Erscheinung, die von KÜKENTHAL auf Hemmungserscheinungen des Verknöcherungsprozesses beim Wasserleben zurückgeführt wird. Bekanntlich ist bei allen Plesiosauriden der Schädel relativ klein, der Hals und auch der Schwanz lang, so daß man die Körperform des Tieres mit einer durch eine Meerschildkröte gezogenen Schlange verglichen hat. Ganz eigenartig und ein trefflicher Beleg für das EIMER'sche Gesetz der Kompensation oder des Gleichgewichts (vergl. S. 356) ist das Verhältnis von Kopf und Hals. Man ist versucht anzunehmen, daß hierbei gewissermaßen stets mit derselben Masse gewirtschaftet wird und daß nur durch eine Verschiebung zugunsten des einen oder anderen Organes die Proportionen geändert sind. So können wir für den Normaltypus der Plesiosaurier etwa ein Verhältnis von Kopf zu Hals wie 1 : 2 annehmen, während die Länge des Halses

der des Rumpfes gleichkommt. Nun finden wir aber auf der einen Seite extreme Formen, wie z. B. *Plesiosaurus homalospondylus* aus dem oberen Lias von England mit sehr kleinem Kopf und ungemein verlängertem Halse, so daß die Proportionen von Kopf und Hals sich wie 1 : 9 verhalten, wobei der Hals mehr als die doppelte Länge des Rumpfes erreicht; auf der andern Seite sehen wir z. B. bei *Pliosaurus* einen mächtigen Schädel und dafür einen sehr kurzen Hals entwickelt, so daß der Kopf doppelt so lang als der Hals ist. Zwischen diesen Extremen liegen alle möglichen Übergänge.

Die Plesiosaurier sind ausschließlich große Tiere, deren Länge bei ausgewachsenen Tieren nicht unter 2 m herunterging, dagegen nicht selten 5 und mehr Meter erreicht. Insbesondere treten in den jüngeren Formationen riesige Formen auf, die zugleich auch als Endglieder der Entwicklungsreihen anzusehen sind.

Im allgemeinen dürfen wir annehmen, daß die Bewegungsart der Plesiosaurier ganz ähnlich derjenigen der Seeschildkröten war, und daß sie sich wohl mit derselben Leichtigkeit und Eleganz im Wasser tummelten. Die Geschwindigkeit war vielleicht eine geringere, wurde aber ausgeglichen durch die Beweglichkeit des Schädels auf dem langen gelenkigen Halse, indem hierdurch die Beute aus weiterer Entfernung nach allen Richtungen hin ergriffen werden konnte. Zweifellos waren alle Plesiosaurier ausgesprochene Fleischfresser, deren Nahrung im wesentlichen aus Fischen bestand und der Fang derselben mußte ihnen um so leichter werden, als viele der damaligen Formen, nach ihrem plumpen Körperbau zu schließen, nur mäßige Schwimmer waren.

3. Die *Anomodontia* bilden zwar eine der formenreichsten und interessantesten Gruppen der Synapsiden, denn bei ihnen finden wir am meisten Anklänge an die späteren Säugetiere, so daß die Annahme gerechtfertigt erscheint, daß diese stammesgeschichtlich verwandt sind. Für unsere Studie jedoch sind diese merkwürdigen und häufig recht fremdartigen Reptilien von untergeordnetem Interesse, da sie fast ausschließlich Landbewohner waren und während der ganzen Zeit ihrer Herrschaft, welche in die paläozoische und den Anfang der mesozoischen Periode fällt, blieben. Nur eine Gruppe derselben hat für uns Interesse, nämlich die Plakodontier, bekannt durch ihre großen Pflasterzähne im Ober- und Unterkiefer, welche auf die Ernährung durch Muscheln und Krebstiere hinweist. Es waren dies sicherlich Anpassungsformen an das Wasserleben, aber leider sind sie uns in ihrem Skelett noch recht wenig bekannt. Es ist

nicht unwahrscheinlich, daß hierher auch die von JÄKEL beschriebene interessante *Placochelys* aus der oberen Trias vom Plattensee gehört, ein Tier mit den Pflasterzähnen der Plakodontier, auch im Schädelbau an diese erinnernd, aber mit einem kräftigen Panzer bedeckt. JÄKEL hält *Placochelys* zwar für eine bezahnte Urschildkröte, aber ich kann mich ihm hierin nicht anschließen, da ich deren Entwicklung auf das Land verlege und da bereits in der schwäbischen oberen Trias vollkommen ausgebildete Landschildkröten gefunden sind. Ich glaube mehr, daß die ganze Gruppe der Plakodontier, *Placochelys* eingeschlossen, eine kleine spezialisierte Familie gepanzerter Anomodontier darstellt, die durch Anpassung an das Wasserleben und Muschelnahrung im Gebiß sich verändert hat und daß auch die isoliert gefundenen Schilder und Panzerstücke von *Psephosaurus* und *Psephoderma* hierher gehören¹.

B. Die Diapsida mit Anpassung an das Wasserleben nach dem Prinzip der Schraubenbewegung.

Ebenso wie ich bei der Besprechung der Anpassungsformen unter den Synapsiden von der systematischen Anordnung OSBORN's etwas abgewichen bin, so erlaube ich mir dies auch bei der reichgegliederten Ordnung der Diapsiden und greife zunächst diejenige Familie heraus, welche weitaus die schönste und vollkommenste Form wasserlebender Reptilien darstellt und an welcher das neue Prinzip dieser Anpassungsart am besten vor Augen geführt werden kann.

1. Die *Ichthyosauria*. In ihnen verkörpert sich gewissermaßen alles das, was wir als Ideal einer Anpassung nach dem Prinzip der Schraubenbewegung von dem Körper eines Reptiles verlangen können. Die Umwandlung ist so weit vorgeschritten, daß nahezu alle Anklänge an die ursprüngliche landlebende Stammform verloren gegangen sind und daß ein neues Wesen entstanden ist, das in seiner äußeren Form den Typus des Fisches trägt und nur in seiner Anatomie noch das Reptil erkennen läßt. Der Körperbau zeigt eine spindelförmige vorn und hinten zugespitzte Gestalt. Der Schädel verläuft in eine spitzige weit nach vorne verlängerte Schnauze, in welcher die Zähne infolge der schon einmal erwähnten Hemmung des Verknöcherungsprozesses beim Wasserleben nicht mehr in ge-

¹ Will man die Plakodontier an die Schildkröten anschließen, so müßte man jedenfalls an eine frühe Abzweigung von dem Hauptstamme und an eine Differenzierung infolge eigenartiger Ernährung und ihrer marinen Lebensweise denken.

sonderten Alveolen, sondern in einer gemeinsamen Alveolarrinne stecken, die eigentliche Schädelkapsel ist klein und schwach verknöchert, so daß das Hinterhaupt viele offene Stellen aufweist, das Auge ist groß und gegen den wechselnden Druck durch einen verknöcherten Skleroticaring geschützt. Der große gestreckte Schädel setzt fast ohne Hals an den Rumpf an, der seinerseits weit aufgewölbt und von rundlichem Querschnitt ist und in einen langen Ruderschwanz ausläuft. Die Bauchseite ist sowohl durch einen kräftigen ventral verschobenen Brustgürtel wie durch Bauchrippen geschützt. Zur Vorwärtsbewegung dienen ausschließlich Flossen, und zwar haben wir eine häutige Rückenflosse, eine große nach oben gestellte gleichfalls häutige Schwanzflosse und 2 seitliche Flossenpaare, welche den Extremitäten entsprechen. Von diesen sind die vorderen kräftig, die hinteren funktionslosen rudimentär entwickelt und namentlich hat das Becken eine starke Reduktion erfahren. Bei beiden Extremitätenpaaren macht sich aber die Umwandlung in demselben Sinne geltend, indem die ursprünglichen gestreckten Knochen verkürzt und in charakterlose Polygonalplatten umgewandelt werden. Dabei erfährt nicht nur die Zahl der Phalangen, wie wir dies schon bei den Plesiosauriern kennen gelernt haben, eine Vermehrung, sondern es tritt sogar bei einzelnen Arten eine Vermehrung der Fingerstrahlen bis zu 12 auf, um die Paddel möglichst breit zu gestalten. Die Haut der Ichthyosaurier war vermutlich ganz glatt und nur an der Rückenflosse und an dem Vorderrande der vorderen Paddeln wurden noch Versteifungen und hornige Schuppen beobachtet. Auch die Entwicklung der Brut hatte sich dem Wasserleben angeschlossen, indem die Eier nicht mehr am Lande abgelegt, sondern im Mutterleibe entwickelt wurden, so daß die Ichthyosaurier als vivipar gelten dürfen.

Das Skelett der Ichthyosaurier, sowie ihre Körperform und ihre Lebensweise ist uns sehr gut bekannt, denn im Jura sind ihre Überreste sehr häufig und insbesondere liefert unsere berühmte oberliassische Lokalität Holzmaden bei Kirchheim eine solche Fülle prachtvoller, zum Teil vollständig mit Haut bekleideter Überreste, daß deren Osteologie nur wenig zu wünschen übrig läßt. Sehr selten dagegen sind Vertreter der Ichthyosaurier außerhalb der Juraformation. Es war offenbar ein kurzlebiges Geschlecht, das in der Kreide bereits wieder ausstarb und über dessen Entwicklung in der Trias und älteren Formationen wir nur sehr wenig wissen. Die Funde aus der Trias von Oberitalien und Kalifornien, welche am meisten Auf-

schluß geben, lassen erkennen, daß auch damals schon der Typus des *Ichthyosaurus* im wesentlichen fertig war, daß aber doch Einzelheiten insbesondere im Extremitätenskelett darauf hinweisen, daß auch diese ausgebildeten Wasserreptilien auf Landformen als Grundstamm zurückzuführen sind, wenn wir auch diese selbst noch nicht kennen. Nach der primitiven Gestalt der Wirbel zu schließen, müssen die landlebenden Urformen der Ichthyosaurier sehr weit zurückliegen und einen sehr alten, vielleicht den ältesten Typus der diapsiden Reptilien darstellen.

2. **Diaptosauria.** OSBORN faßt unter dieser Unterordnung seiner Diapsiden die Reptilienklassen zusammen, welche alle einen primitiven Charakter des Skelettbaues aufweisen, der unter den lebenden Arten nur noch durch die Reliktenform *Hatteria* auf New Zealand vertreten ist. Die Diaptosauria decken sich ungefähr mit der von ZITTEL aufgestellten Unterordnung der *Rhynchocephalia* und umfassen zumeist jung paläozoische und altesozoische Arten, woraus wir schließen dürfen, daß die Blütezeit ihrer Entwicklung in die Dyas und Trias fällt. Was wir von diesen alten Formen kennen, scheinen fast ausschließlich Landreptilien gewesen zu sein, eine Ausnahme machte vielleicht nur der eigenartige *Hyperodapeton* aus dem Keuper von Schottland, dessen Gebiß Anpassung an Muschelnahrung zeigt und in ähnlicher Weise wie bei *Placodus* differenziert ist.

Erst in den Plattenkalken des obersten Weiß-Jura findet sich eine Art, *Pleurosaurus*, welcher sich zwar im allgemeinen vollständig an den landlebenden *Homöosaurus* aus derselben Formation anschließt, aber mit seinem schlangenartig gestreckten Körper, dem unverhältnismäßig langen Schwanze und den kurzen Extremitäten ausgesprochene Anpassung an das Wasserleben zeigt.

3. Die **Phytosauria**, am besten bekannt und vertreten durch unsere Belodonten und *Aëtosaurus*, bilden eine triasische Unterordnung, die in ihrem äußeren Habitus am meisten den Krokodilen gleicht, aber in ihrem Skelettbau so große Verschiedenheiten aufweist, daß eine Vereinigung mit dieser Gruppe nicht zweckmäßig erscheint. Es ist interessant, daß sich in dieser Gruppe wie bei den Krokodiliern langschnauzige (*Mystriosuchus*) und kurzschnauzige (*Belodon*, *Aëtosaurus*) Arten in vollständiger Konvergenz mit den Krokodiliern entwickelt haben und es läßt dies auf ein ähnliches Leben schließen. Es waren wohl wasserliebende Reptilien, bei welchen es jedoch nicht zu einer Anpassung an das Meerleben kam.

4. Die **Krokodilier** sind durchgehend wasserliebende Reptilien und mehr oder minder in ihren Lebensbedingungen an das nasse Element gebunden und diese Lebensweise der heutigen Krokodilier ist keine neu erworbene, sondern offenbar eine uralte. Auffallend ist nur, daß wir heutzutage die Krokodile stets nur im Süßwasser, niemals im Meere finden, während wir aus früheren Perioden, insbesondere aus der Juraformation eine Reihe echt mariner Formen kennen. Für das Studium der Stammesgeschichte dieser Reptiliengruppe macht sich aber ganz besonders mißlich der Umstand geltend, daß wir aus den älteren Perioden zwar häufig marine, selten aber terrestrische Ablagerungen erhalten haben. So erklärt es sich, daß die Krokodilier gewissermaßen als vollständig fertiger Typus und zwar mit einer marinen Form, dem *Teleosaurus* des oberen Lias, auftreten und daß man verleitet wurde, diese marinen Formen als die Stammformen anzusehen, d. h. eine Wanderung vom Meer auf das Festland und Süßwasser anzunehmen. Ich halte dies für unrichtig und führe es lediglich auf die Unzulänglichkeit unserer paläontologischen Kenntnisse zurück und bin überzeugt, daß die eigentlichen Stammformen der heutigen Krokodilier in den terrestrischen resp. limnischen Ablagerungen des Jura und der Trias zu suchen sind. Ich habe dies gelegentlich meiner Untersuchungen über die Meerkrokodilier (*Palaeontographica* Bd. XLIX. 1902. S. 70) ausgeführt und hebe nur hervor, daß sich nur durch eine Entwicklung auf dem Lande resp. Süßwasser der Umstand erklären läßt, daß wir in der ersten typisch limnischen Ablagerung, dem Wealden, sofort alle Hauptgruppen der heutigen Krokodilier vorfinden und daß auch die kleinen alligatorähnlichen Atoposauriden aus den lithographischen Schiefen ebensogut Land- wie Meeresreptilien gewesen sein konnten.

Die Krokodilier waren zweifellos schon in der Trias, jedenfalls im Jura ein ungemein konsolidierter Typus, der auch bis zu der Jetztzeit nur geringen Veränderungen unterlag, wobei mehr nur einzelne Organe wie die Wirbel eine Vervollkommnung erfuhren, während die Gesamtform gewahrt blieb. Auch die Teleosauriden der Juraformation schließen sich voll dem heutigen Typus der langschnauzigen Krokodile oder Gaviale an und zeigen trotz ihres marinen Lebens nur ganz untergeordnete Anpassungserscheinungen.

Dagegen lernen wir in einer anderen gleichfalls jurassischen Gruppe der Krokodilier, welche ich *Thalattosuchia* oder Meerkrokodile nannte (vergl. diese Jahresh. 1901, S. 409), eine Familie

kennen, an welcher sich in ausgezeichneter Weise die Umwandlungen des Skelettes und der Körperform nach dem Prinzip der Schraubebewegung nachweisen läßt. Bei diesen zeigt sich der Schnauzenteil des Schädels gestreckt und vorne zugespitzt, der Hals verkürzt, der Rumpf verlängert und in einen mächtigen Ruderschwanz endigend. Daß dieser eine große Schwanzflosse wie *Ichthyosaurus* trug, ist gleichfalls festzustellen. Besonders interessant ist die Umwandlung der Vorderextremität in eine Paddel, während die Hinterextremität als funktionslos nur geringe Veränderung zeigt. Dazu kommt noch, daß der für die Krokodile so charakteristische Panzer geschwunden ist und daß die Augen durch einen Skleroticing versteift sind. Wir erkennen in dieser Umwandlung eine vollständig konvergente Erscheinung, wie bei *Ichthyosaurus*, d. h. es wiederholt sich hier das bereits anfangs aufgestellte Gesetz der Umformung eines meerbewohnenden Diapsiden.

5. Die **Dinosaurier**, welche bekanntlich die größten Landtiere der Erde umfassen, kommen für unsere Studie nicht in Betracht, da wir bis jetzt noch keine wasserlebenden oder gar marinen Vertreter dieser mesozoischen Reptiliengruppe kennen.

6. **Squamata** oder Schuppensaurier. Es ist dies diejenige Unterordnung der Reptilien, welche mit Ausnahme der Krokodile, Schildkröten und der vereinzelt *Hatteria* alle anderen lebenden Reptilien, also die Eidechsen (*Lacertilia*) und Schlangen (*Ophidia*) umfaßt, wozu sich noch die ausgestorbene Gruppe der Pythonomorphen oder Mosasaurier gesellt. Bei den Eidechsen und Schlangen fällt offenbar der Höhepunkt der Entwicklung in die Jetztzeit, aber beide sind ausgesprochene Landbewohner und liefern nur wenig Beitrag für die Anpassung an das Wasserleben. Nur eine kleine Abteilung der Schlangen, die Hydrini oder Seeschlangen, machen eine Ausnahme, die aber insofern von Interesse ist, als diese Seeschlangen die einzigen Reptilien der Jetztzeit sind, welche eine marine Lebensweise angenommen haben. Dabei haben sie durch Verbreiterung des Schwanzteiles, d. h. durch Ausbildung eines Ruderschwanzes eine Umwandlung des Körpers erfahren, welche ihnen im Wasser außerordentlich zu statten kommt und sie befähigt, ebenso leicht wie ein Aal sich im nassen Elemente zu bewegen. Es ist interessant, daß die Anpassung an das Meer eine so ausgesprochene ist, daß diese Tiere sich auf dem Lande überhaupt nicht mehr fortbewegen können, und daß sie deshalb auch keine Eier auf dem Lande ablegen, sondern diese im eigenen Körper zur Entwicklung kommen

lassen, also wie die Ichthyosaurier vivipar sind. Bekanntlich gehören die Seeschlangen zu den Giftnattern und werden wohl mit Recht nur als eine Anpassungsform dieser formenreichen Gruppe an das Meerleben angesehen.

Eine sehr schöne Anpassungsreihe liefern die Mosasaurier oder Pythonomorphen, deren Entfaltung in die obere Kreide fällt. Die berühmten Lokalitäten von Maestricht in Belgien und Legan in Kansas haben uns ein herrliches Material geliefert, unter welchen der gewaltige *Mosasaurus* (Maassaurier) am meisten bekannt ist. Ein 9 m langes vollständiges Skelett von einer verwandten Art, *Tylosaurus*, aus der oberen Kreide von Kansas ist im American Museum in New York aufgestellt und gibt uns am besten Aufschluß über die Körperverhältnisse und die dadurch bedingte Gestalt und Lebensweise dieser Tiere. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß wir es mit echten Seereptilien zu tun haben, deren Körper eine weitgehende Anpassung an das Wasserleben erfahren hat. Diese Umwandlung weist eine vollständige Konvergenz mit *Ichthyosaurus* und den Thalattosuchiern auf und in der äußeren Erscheinung mögen die Mosasaurier auch viel Ähnlichkeit mit jenen gehabt haben. Der Schädel war nach vorne verlängert und zugespitzt durch Entwicklung einer kräftigen langen Schnauze, der Hals kurz, der Körper langgestreckt mit mehr als 100 Wirbeln, und in einem kräftigen Ruderschwanze endigend, der bei einzelnen Arten eine Schwanzflosse trug. Die Extremitäten waren als echte Paddeln entwickelt und zwar sowohl die hinteren wie die vorderen Gliedmaßen, das Schwergewicht lag aber auch hier auf der vorderen Extremität und dementsprechend ist der Brustgürtel kräftig ausgebildet, während der Beckengürtel verkümmerte. Die Verbreiterung der Flossen wurde dadurch erzielt, daß die einzelnen Finger durch Schwimmhäute verbunden waren.

Wenn wir das Skelett vergleichend anatomisch betrachten, so erkennen wir leicht, daß dasselbe trotz der äußeren Ähnlichkeit mit den Ichthyosauriern oder Meerkrokodiliern keinerlei Verwandtschaft hat, sondern sich vollständig an die Lacertilier und zwar speziell an die Familie der Varaniden anschließt. Dies spricht sich ganz besonders im Schädel aus, der seiner Spezialisierung als Meersaurier entkleidet vollkommen mit dem von *Varanus* übereinstimmt, ebenso wie wir auch im Skelettbau denjenigen der Varaniden gleichsam durchschimmern sehen.

Es ist nun sehr interessant, daß die Gruppe dieser echt

marinen Saurier keineswegs unvermittelt dasteht, sondern daß wir auch Mittelglieder kennen, welche dieselbe mit den landlebenden Arten verbinden. Es sind dies große *Varanus*-artige Echsen, die in der unteren Kreide von Istrien gefunden wurden und unter diesen hat Baron Nopcsa in der Familie der Aigialosauriden ganz richtig die Vorläufer der Mosasaurier erkannt. Bei diesen ist zwar der Charakter der landlebenden Leguan-artigen Eidechsen noch viel mehr gewahrt, aber bereits sehen wir in der Ausbildung des Schädels, der Extremitäten und deren Aufhängeapparaten, die Anpassungserscheinungen an aquatische Lebensweise und damit die Annäherung an die späteren Mosasaurier. Wir finden demnach auch hier in der Gruppe der Squamata eine konvergente Entwicklung nach demselben Gesetze, d. h. nach dem Prinzip der Schraubenbewegung.

7. Es bleibt zum Schlusse unter den Diapsiden noch die Gruppe der Pterosaurier oder Flugsaurier, welche aber für uns nicht in Betracht kommt, da diese Tiere sich in ganz anderer Richtung hin entwickelt haben und eine Anpassung an die Bewegung in der Luft durch Entwicklung von Flugorganen zeigen.

Dieser gedrängte Überblick über die Reptilien gibt uns ein Bild von der Vielseitigkeit der Anpassungen an das Wasserleben, zeigt uns aber auch zugleich, wie in den beiden Hauptgruppen je eine vollständig konvergente Entwicklung durchgreift, die zwar zu ähnlicher Ausgestaltung des Körpers führt, ohne daß wir deshalb an verwandtschaftliche Beziehungen denken dürfen. Die beistehende Zusammenstellung und graphische Darstellung möge dies vor Augen führen.

IV. Die Meer-Säugetiere.

Anpassungen an das Wasserleben finden wir fast bei allen Ordnungen der Säugetiere, obgleich wir als deren eigentliches Element mit Sicherheit das Land annehmen dürfen. Solche Beispiele bilden unter den Kloakentieren das Schnabeltier, unter den Beutlern *Chironectes*, von den Nagern sind zu nennen: die Biberratte, Wasser- ratte, Zibetmaus, der Biber und das Wasserschwein, unter den Insektivoren sind die Wasserspitzmaus und der Bisamrüssler, von den Huftieren das Nilpferd und von den Raubtieren die Fischotter und Seeotter anzuführen. Bei allen diesen Arten mit Ausnahme der See- otter handelt es sich aber nur um Anpassungen an den gelegent- lichen Aufenthalt im Süßwasser, aber auch dieses hat schon bei den meisten Arten mehr oder minder durchgreifende Umände-

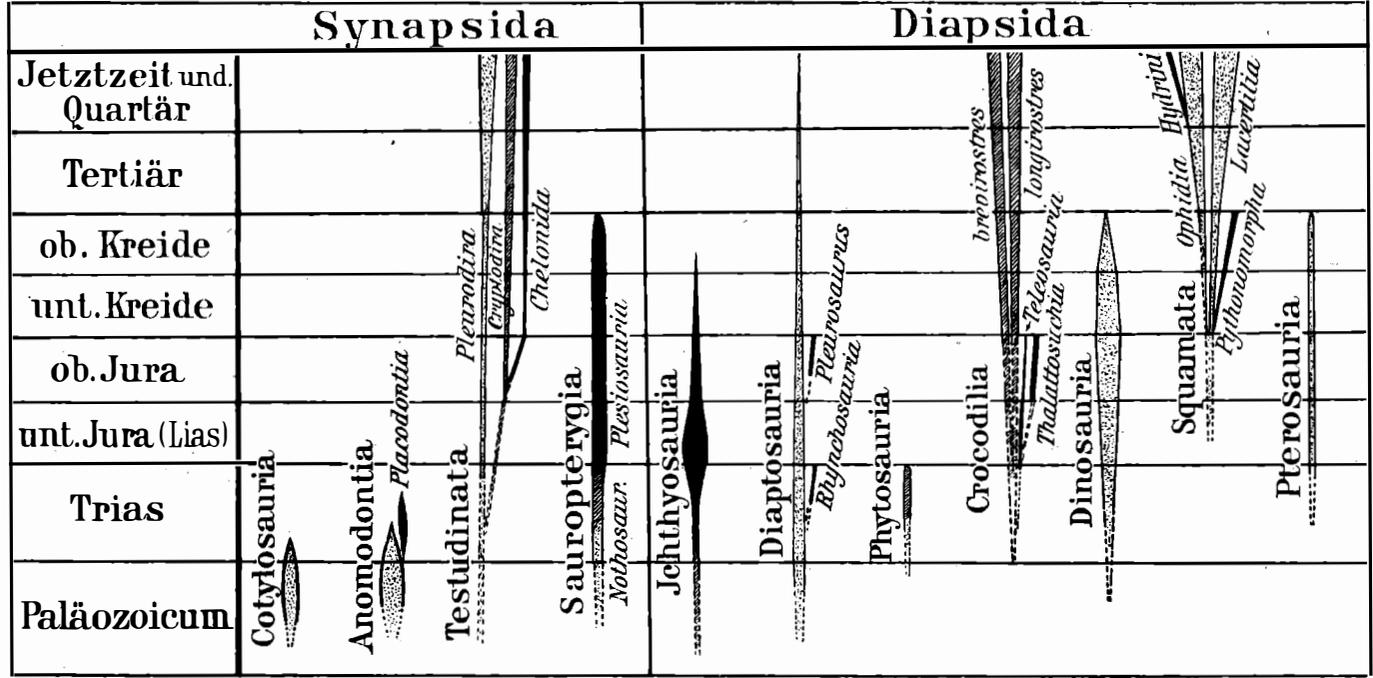


Fig. 5. Die Reptilien-Geschlechter und ihre Anpassungsformen, punktiert = landlebend; schraffiert = aquatisch; schwarz = marin.

rungen des Körperbaues hervorgerufen, welche nach den zu Anfang erwähnten Gesetzen verlaufen. So sehen wir bald den Schwanz, bald die Extremitäten als Ruderorgane differenziert, und häufig tritt auch ein Schwund der Haare ein. Für unsere Betrachtungen kommen diese Süßwassersäuger weniger in Betracht und mögen nur als Beispiele einer konvergenten Abänderung der Organe beim Wasserleben genannt sein, wie dies W. KÜKENTHAL (Zool. Jahrb. Abt. f. Systematik etc. V. Bd. 1891. p. 373) eingehend ausgeführt hat.

Als Anpassungsformen für das Meerleben kommen, abgesehen von der Seeotter, die Seehunde, Sirenen und Waltiere und die ausgestorbene Gruppe der Zeuglodonten in Betracht; bei allen 4 Ordnungen ist die Anpassung eine viel tiefgreifendere und umfaßt nicht nur einzelne Vertreter, sondern die ganze Ordnung, wodurch auch der Anschluß an die landlebenden Grundformen verschwommen, ja sogar gänzlich verloren gegangen ist, soweit uns nicht die Paläontologie durch bedeutsame Funde etwas aufklärt. Dies ist aber leider nicht in dem Maße der Fall, als wir wünschen oder mit Recht zu erwarten glauben. Ich habe wohl zu Anfang ausgeführt, daß die Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis der landlebenden Urformen hauptsächlich darauf zurückzuführen ist, daß wir aus den früheren Perioden mehr marine als terrestrische Sedimente erhalten haben. Dementsprechend sollten wir gerade von den marinen Formen wenigstens häufigere Funde erwarten dürfen, aber leider trifft dies nicht zu und zwar wesentlich aus dem Grunde, weil sich seit der Tertiärzeit das Verhältnis zwischen marinen und terrestrischen Bildungen gerade umgekehrt verhält. Seit der Tertiärzeit bahnt sich die heutige Oberflächengestaltung der Erde an und mehr und mehr wird das Meer in die heutigen Becken gedrängt. So kommt es, daß wir zwar noch tertiäre Küstengebilde mit unendlichem Petrefaktenreichtum vorfinden, aber doch nur selten Sedimente der Hochsee. Immerhin ist es auffallend, daß wir auch in diesen marinen Gebilden, insbesondere denen des älteren Tertiärs, nur äußerst selten Spuren mariner Säugetiere finden und es ist wohl dieser bedauerliche Umstand dadurch zu erklären, daß diese Tiere im älteren Tertiär überhaupt sehr sparsam vertreten waren und daß der Höhepunkt ihrer Entwicklung in die Jetztzeit fällt.

1. Die **Robben** oder **Pinnipedia** (Flossenfüßler). Ich stelle diese Ordnung voran, da sie uns noch am meisten Anschluß an landlebende Urformen bietet. Bekanntlich sind die Robben echte Fleischfresser oder Carnivora mit flossenartigen fünffingerigen Extremitäten,

kleinem rundlichem Schädel, meist rückgebildetem Gebiß und rudimentärem Schwanz.

Bei den Ohrenrobben oder Otariidae, deren bekannteste Vertreter der Seelöwe, Seebär und die Mähnenrobbe sind, finden wir noch die meisten Anklänge an das ursprüngliche terrestrische Leben. Die Extremitäten sind zwar schon als weitausgreifende Ruderorgane entwickelt, aber sind noch gelenkig im Ellenbogen resp. Knie und können deshalb auch auf dem Lande, wenn auch etwas mühselig, benützt werden, insbesondere wird der Hinterfuß noch nach vorne unter den Leib gebracht, um als Stütze für diesen zu dienen. Sie weisen auch noch reichliche Behaarung auf, haben kurze äußere Ohren und zum Teil auch noch eine wohl differenzierte Bezahnung und entsprechend der wohlentwickelten Kaumuskulatur einen Sagittalkamm. Infolge veränderter Lebensweise haben sich zwar die Walrosse (*Trichechus*) im Gebiß und Schädelbau differenziert, schließen sich aber im übrigen Skelett den Ohrenrobben an.

Bei den Seehunden oder Phocidae ist die Anpassung an das Meerleben bereits viel weiter vorgeschritten. Die Hinterextremitäten sind nach hinten gestreckt und ersetzen beim Schwimmen gewissermaßen eine Schwanzflosse nach dem Prinzip der Schiffsschraube, während sie zur Fortbewegung auf dem Lande untauglich sind. Diese wird durch schnellende Bewegung des ganzen Hinterkörpers ausgeführt. Der Körper ist gestreckter, der Hals gedrungener als bei den Ohrenrobben. Das äußere Ohr fehlt gänzlich, ebenso wie der Sagittalkamm und die Bezahnung ist eine indifferente geworden.

Desungeachtet sind aber doch die Beziehungen zwischen Otariiden und Phociden so innige, daß wir nicht anstehen, dieselben in direkte stammesgeschichtliche Verwandtschaft zu bringen, und ich sehe in den Phociden nur eine höhere Anpassungsform an das marine Leben, welche bei den in diesem Sinne primitiveren Otariiden noch nicht erreicht ist.

Die Pinnipedier sind zweifellos eine relativ junge Anpassungsreihe der Carnivoren und man sollte denken, daß es nicht allzuschwer fallen könnte, deren Stammformen ausfindig zu machen, um so mehr als deren Überreste als Küstenbewohner gerade in den Ablagerungen zu erwarten wären, die uns im Tertiär am häufigsten erhalten sind. Auffallenderweise läßt uns aber hier die Paläontologie vollständig im Stiche, denn was uns von fossilen Funden bekannt ist, ist kaum der Rede wert und beschränkt sich auf einige Überreste pleistozäner und jungtertiärer Arten, die sich vollkommen an die rezenten Gattungen

anschließen. Wir sind also ganz auf die heutigen Arten angewiesen und durch die vergleichende Anatomie des Skelettes zwischen diesen und den amerikanischen Creodontiern oder Urfleischfressern aus dem Eozän und Oligozän glaubte WORTMANN (Bull. of the American Museum of nat. Hist. Vol. 6. 1894. Art. 5) sich zu dem Schlusse berechtigt, in *Patriofelis*, einem gewaltigen katzenartigen Creodontier, eine Stammform der Pinnipedier zu sehen. Demgegenüber macht M. WEBER (Die Säugetiere. 1904. S. 551) mit Recht auf die vielfachen Übereinstimmungen mit den Ursiden oder bärenähnlichen Raubtieren aufmerksam, und schließt daraus auf eine Blutsverwandtschaft mit diesen. Dementsprechend hätten wir die Stammformen der Pinnipedier entweder in den bärenartigen Creodontiern, etwa den Oxycläniden oder Artocyoniden, oder erst in den späteren *Amphicyon*-artigen direkten Vorläufern der Bären zu suchen. Immerhin dürfen wir aber ziemlich sicher annehmen, daß das Schwergewicht der Entwicklung und der Höhepunkt ihrer Entfaltung bei den Pinnipediern erst in die Neuzeit fällt.

2. Die Sirenen (Sirenia) bilden in der rezenten Tierwelt eine kleine Abteilung mit dem Dugong (*Halicore*) und dem Lamantin (*Manatus*), wozu wir noch das Ende des 18. Jahrhunderts ausgerottete Borkentier (*Rhytina Stelleri*) anreihen können. Vom wissenschaftlichen Standpunkte aus und speziell bei unseren Betrachtungen hat diese Gruppe eine erhöhte Bedeutung, denn wir erkennen in deren Vertretern den seltenen Fall einer Anpassungsform von Pflanzenfressern an das Wasser- und Meerleben. Die Umgestaltung des Körpers ist so weit vorgeschritten, daß man früher in ihnen nur eine herbivore Abteilung der Waltiere sah, doch weist die ganze Anatomie des Tieres und vor allem der Schädelbau auf einen gänzlich verschiedenen Urstamm, und mit Recht sieht man jetzt in der äußeren Ähnlichkeit der Körperform und der Bewegungsorgane nur eine Konvergenz der Anpassungsform zwischen den Waltieren und Sirenen.

Die Sirenen sind bekanntlich große plumpe Wassertiere, welche in den Flüssen und an der Küste ihre aus Pflanzen bestehende Nahrung suchen. Der Körper hat eine weitgehende Umformung nach dem Prinzip der Schiffsschraube, d. h. Bewegung mittels der Schwanzflosse erfahren. Dementsprechend endigt der zylindrisch geformte Körper in einer breiten, horizontal stehenden Schwanzflosse, während die Hinterextremitäten vollständig geschwunden sind und das Becken rudimentär geworden ist. Die Vorderextremitäten sind

als flossenartige Paddeln entwickelt, der Hals gedrunken, der Schädel vorn in eigentümlicher Weise abgestutzt, indem die Zwischen- und Unterkiefer nach unten abgebogen erscheinen. Die Haut ist sehr dick mit stark reduziertem Haarkleid, das nur bei ganz jungen Tieren noch etwas reichlich ausgebildet ist, bei alten aber nur noch aus einzeln stehenden Haaren, die am Schnauzenteil zu Borsten entwickelt sind, besteht. Das Gebiß zeigt bei *Manatus* zahlreiche Molaren mit Doppeljoch, welche sich fortwährend ergänzen, indem die hinteren nach vorne schieben, während die vorderen abgenützten ausfallen. Bei *Halicore* ist eine Verkümmernng des Gebisses zu beobachten, welche bei *Rhytina* bis zum vollständigen Schwund der Bezahnung vorgeschritten ist.

Fossil kennt man eine große Anzahl von Sirenen, welche sich im Tertiär finden und mit geringer Ausnahme zu der *Halicore*-Gruppe gehören. Nach den neuesten Untersuchungen von O. ABEL (Abhandlg. d. K. K. geolog. Reichsanstalt in Wien, Bd. XIX Heft 2, 1904) haben wir die Entwicklung der Halicoriden an den tertiären Mittelmeerküsten zu suchen und speziell *Halicore* vom *Eotherium* aus dem ägyptischen Eozän abzuleiten, während die zahlreichen oligozänen und miozänen Arten wie *Felsinotherium*, *Metaxitherium* und *Halitherium* einen selbständigen Seitenast ebenso wie die *Manatus*-Reihe bilden.

Für unsere Betrachtung von Interesse ist die Beobachtung, daß die alten tertiären Formen in ihrer Anpassung an das Wasserleben weniger vorgeschritten sind, also Landsäugetern näher stehen als die rezenten Arten. So hat *Eotherium* noch ein gutentwickeltes Becken, in welchem, nach dem Acetabulum zu schließen, auch noch eine Hinterextremität funktionierte. Bei *Metaxitherium* ist das Becken bereits funktionslos, bei *Halitherium* noch mehr geschwunden, bis wir es schließlich bei *Halicore* als kleinen rudimentären Knochen wieder finden. In analoger Weise ist das Gebiß bei *Eotherium* noch ein vollständiges mit 3 Incisiven, 1 Canin, 6 Prämolaren und 3 Molaren und erleidet allmählich einen Schwund bis zu *Halicore*, wo wir nur noch 2 als Stoßzähne entwickelte Incisiven und 5 Molaren in der Form von rudimentären Stifzähnen finden, welche letztere bei *Rhytina* vollends gänzlich geschwunden sind.

Wir werden also durch paläontologische Funde den landlebenden Stammformen etwas näher gerückt, müssen aber doch gestehen, daß bis zu diesen selbst noch ein weiter Schritt ist und es ist mehr als

wahrscheinlich, daß die uns unbekanntes Urformen in vortertiärer Zeit lebten. Um uns ein Bild von diesen zu machen, muß wiederum die vergleichende Anatomie einsetzen, indem wir zunächst das Tier alles dessen entkleiden, was wir als Anpassung an das Wasserleben aufzufassen haben. Der noch bleibende Rest, wie Gehirn, Gebiß, Schädel, Larynx, der männliche Genitalapparat, die an den Tapir erinnernde Nasenhöhle und die Haut weisen zweifellos auf eine Abstammung von Ungulaten oder Huftieren hin, und ganz besonders unter Beziehung der bei *Eotherium* und *Eosiren* zu beobachtenden Anklänge an die Urformen möchte ich entschieden für eine Proboscidier-ähnliche Stammform eintreten. Wir haben dabei natürlich nicht etwa an einen Elephantiden der Jetztzeit zu denken, sondern an die Vorläufer derselben, auf welche gleichfalls die eozänen Funde aus Ägypten wie *Palaeomastodon* und *Moeritherium* hinweisen. Ganz speziell das letztere Tier, von welchem sich vorzügliche Überreste im Kgl. Naturalienkabinett in Stuttgart befinden¹, weist sowohl im Schädelbau wie im Gebiß einerseits viele Analogien mit den *Manatus*-ähnlichen Sirenen, z. B. *Prorastomus*, wie andererseits mit dem *Halicore*-ähnlichen *Eotherium* mit seiner bunodonten Bezahnung auf. Man könnte sogar in Hinsicht auf letztere an Analogien mit dem Zahnbau von *Palaeomastodon* denken.

In diesem Falle hätten wir sowohl unter den Land- wie unter den Wasserformen zwei parallel verlaufende Entwicklungsreihen, wobei die *Prorastomus-Manatus*-Linie der Entwicklungsreihe *Moeritherium—Dinotherium* entsprechen würde, während die Formenreihe der Halitherien derjenigen der Mastodonten gleich zu setzen wäre. Es ist hier nicht der Platz, diese vergleichend anatomischen Studien in ihren Einzelheiten auszuführen, so interessant und reizvoll es wäre, denn es würde weit den mir gesetzten Rahmen überschreiten.

3. Die Wältiere (Cetacea). „Keine zweite Ordnung von Säugetieren zeigt so deutlich wie die Walfische den umformenden Einfluß der Umgebung auf den Körper und daneben das konservative Prinzip, das dem Körper das Ererbte erhalten will, sei es auch nur in Gestalt rudimentärer Organe, die dem Körper tatsächlich nutzlos geworden sind. Zahlreicher als bei anderen Säugetieren treten uns

¹ Es sind dies überaus wichtige und reichhaltige Aufsammlungen von eozänen Wirbeltieren, welche in Ägypten von dem unermüdlichen Sammler R. Markgraf im Laufe der letzten Jahre gemacht und dank der Vermittlung und Unterstützung von Kaufmann G. Mez in Kairo und Th. Wanner in Stuttgart an unser Museum kamen.

hier solche rudimentäre Organe entgegen, die Einsicht geben in die Vorgeschichte dieser Tiere, die durch das ausschließliche Leben im Wasser tiefgreifend verändert sind in ihrem äußeren und inneren Bau. Alle Veränderungen zielen darauf ab, sie zum Schwimmen und Tauchen zu befähigen und selbst solchen Verrichtungen unter Wasser obzuliegen, wie das Werfen von Jungen und deren erste Ernährung nach Art der Säugetiere.“ Mit diesen Worten führt uns M. WEBER (Die Säugetiere, 1904, S. 552) in den Abschnitt über die Cetaceen ein und spricht darin alles Wesentliche aus, was wir bei unseren Betrachtungen dieser Gruppe zu beachten haben.

Wir sehen bei der Gruppe der Wale die Anpassung an das Wasserleben nach dem Prinzip der Schraubenbewegung in vollkommenster Weise ausgebildet und dementsprechende Umformungen des Körpers entwickelt. Der Körper ist gestreckt, von spindelförmiger Gestalt, ohne eigentlichen Hals, mit mächtiger Schwanzflosse und zuweilen auch mit einer Rückenflosse. Die Vorderextremitäten sind typische Paddeln und haben jede Funktion der Gehbewegung auf dem Lande verloren, die Hinterextremitäten und selbst das Becken sind bis auf wenige funktionslose Rudimente verschwunden. Der Schädel ist in ganz eigenartiger Weise dadurch verändert, daß die mächtig entwickelten Kieferstücke nicht nur nach vorne verlängert sind, sondern sich auch nach hinten drängen und schuppenförmig über den eigentlichen Schädel herlegen. Die Bezahnung ist in der Weise rudimentär, daß keine Differenzierung des Gebisses eintritt, so daß dieses, wenn überhaupt entwickelt, einen einfachen Rechen von gleichartig gestalteten Zähnen (homodont) bildet. Bei anderen Arten sind nur einzelne Zähne oder hornartige Barten entwickelt. Die Wirbel sind ohne Gelenkverbindung. Die Behaarung ist gänzlich geschwunden und nur noch embryonal bei einzelnen Arten nachweisbar.

Man unterscheidet unter den Wältieren zwei Unterordnungen, die der *Mystacoceti* oder *Bartenwale*, bei welchen die *Zahnanlage* bereits fötal resorbiert und durch zwei Reihen von *Bartenplatten* ersetzt wird, und die *Odontoceti* oder *Zahnwale* mit zahlreichen homodonten Zähnen oder seltener mit einzelnen eigenartig differenzierten Zähnen.

Es ist außerordentlich schwierig, sich ein klares Bild über die systematische Stellung der Stammformen der Cetacea zu machen, denn bei der weitgehenden Umformung des Körpers sind alle diejenigen Organe, welche noch von der Stammform übrig geblieben

sind, derartig rudimentär geworden, daß sie uns nur geringen Anhaltspunkt bieten. Darin aber stimmen alle neueren Forscher wie KÜKENTHAL, FLOWER, M. WEBER u. a. überein, daß die Wale auf landlebende Säugetiere zurückzuführen sind und daß wir nicht etwa an eine Entwicklung aus marinen Reptilien (Enaliosaurier) denken dürfen. Das häufig nur embryonale Auftreten von Haaren am Kopfe läßt darauf schließen, daß die Vorfahren behaart waren; der rudimentäre Hautpanzer, den KÜKENTHAL (Anatom. Anzeiger 1890, No. 8, S. 237) bei einzelnen Delphinen nachgewiesen hat, läßt uns erkennen, daß die Ahnen derselben Verknöcherungen der Cutis hatten und das Auftreten gerade der primitivsten Delphine in den Flüssen spricht dafür, daß die Wanderung vom Lande ins Meer ein Zwischenstadium in den Flüssen hatte. Der Milchdrüsenapparat ist trotz aller Spezialisierung der eines Monodelphen und nach WEBER weisen ebenso wie der Bau der Milchdrüsen und Zitzen auch der männliche und weibliche Geschlechtsapparat, das Gehirn, der Larynx und die Placenta den Stammformen der Cetaceen nicht nur eine Stellung unter den Monodelphia an, sondern diese sprechen auch dafür, daß sie von Säugetieren sich herleiten, die bereits Monodelphia waren.

Sehr frühzeitig muß aber bereits eine Spaltung und Differenzierung eingetreten sein, denn die Unterschiede im Bau der Mystacoceten und Odontoceten sind so durchgreifend, daß KÜKENTHAL (Zoolog. Jahrb. von W. SPENGLER, Abt. für Systematik etc., Bd. V, 1891, S. 373) diese beiden Gruppen überhaupt phylogenetisch trennt und nur als konvergente Entwicklungsreihen ansieht, von welchen die der Mystacoceten als die jüngere, die der Odontoceten als die ältere zu betrachten wäre.

Damit stimmen nun im wesentlichen auch die paläontologischen Funde überein, denn die ersten echten Cetaceen, welche wir leider erst aus dem Miozän kennen, obgleich der Stamm offenbar viel weiter zurückgreift, gehören den Odontoceten an. Unter diesen zeigt die Formengruppe der Squalodonten, wenigstens in der Bezeichnung, einen ausgesprochen primitiveren Charakter, indem sich die einwurzeligen vorderen Hakenzähne (Incisiven, Canin und Prämolaren) von den zweiwurzeligen Backzähnen unterscheiden. Die letzteren sind in der Krone seitlich zusammengedrückt und am Vorder- und Hinterrande gezackt. Das Skelett dieser interessanten Form ist leider wenig bekannt, scheint sich aber im wesentlichen und namentlich im Schädelbau an die echten Odontoceten anzuschließen. Alle

übrigen fossilen Arten der Cetaceen, von welchen wir eine große Anzahl wohlerhaltener Überreste aus dem Miozän und noch mehr aus dem Pliozän kennen, schließen sich an die heute lebenden Arten an und geben uns entwicklungsgeschichtlich so gut wie keinen Aufschluß. Es ist nur im allgemeinen das Prinzip zu erkennen, daß sich bei den geologisch zurückliegenden Arten diejenigen Merkmale mehren, welche auf eine Abstammung von Landsäugetern hinweisen, ohne daß sich jedoch eine direkte phylogenetische Reihe erkennen läßt.

4. Die **Zeuglodonten** (Archaeoceti oder Urwale). Ich habe es vermieden, bei der Stammesgeschichte der Cetaceen die Zeuglodonten beizuziehen, wie dies wohl in allen Lehrbüchern heute noch geschieht, da diese Gruppe meiner Überzeugung nach eine selbständige Ordnung bildet, welche bisher nur infolge mangelnder Kenntnis mit den Cetaceen in eine Linie gestellt wurde, während sie entwicklungsgeschichtlich mit diesen nichts zu tun hat, und die Ähnlichkeiten nur einer konvergenten Entwicklung bei der Anpassung ans Wasserleben entsprungen sind. Diese Anschauung begründet sich auf das Studium eines reichlichen Materiales aus dem Eozän von Ägypten, das in neuester Zeit gesammelt wurde und sich im Stuttgarter Naturalienkabinett und der paläontologischen Sammlung in München befindet. Ich habe bereits 1904 (Geolog. u. paläontolog. Abhandlungen N. F., Bd. VI Heft 3, 1904) einen kleinen Teil dieses Materiales bearbeitet, während die weiteren Publikationen von E. v. STROMER und mir bevorstehen¹.

Die Zeuglodonten bilden eine Gruppe ausgestorbener Seesäuger, welche in den Schichten des älteren Tertiärs, insbesondere von Alabama (N.-Amerika) und von Ägypten, gefunden wurden. Die früheren Funde stammen aus dem Oligozän von Alabama und weisen auf Tiere von bedeutender Größe hin, die noch durch fälschliche Zusammenstellung der Wirbel mehrerer Individuen zu einem ungeheuren Meerdrachen (*Hydrarchos*) ausgestaltet wurden. Trotz des nicht unbedeutenden Materiales von diesen amerikanischen Riesenformen, für welche wir am besten den alten Namen *Basilosaurus* wieder einsetzen, blieb doch die Diagnose des ganzen Tieres eine unsichere. Die Funde, welche von SCHWEINFURTH und STROMER im Eozän von Ägypten gemacht wurden, stammen von kleineren Arten her, für welche der auf sie angewendete Name *Zeuglodon* bestehen

¹ Auch dieses Material verdanken wir R. Markgraf in Kairo, der es teils am Mokattam, teils in dem Wüstengebiet des Fajum sammelte und das mir durch Vermittelung der Herren Mez und Wanner zukam.

bleiben kann. Sie haben namentlich die Kenntnis der Anatomie des Schädels wesentlich gefördert. Ziehen wir hierzu die Ergebnisse der Untersuchung des neuesten Materiales, so bekommen wir schon ein recht annehmbares Gesamtbild dieser Gruppe und insbesondere Aufschluß über deren Abstammung.

Die Zeuglodonten stellen sich uns dar als typische Meersäuger, bei welchen die Umwandlung des Skelettes nach dem Prinzip der Vorwärtsbewegung mittels Schraube schon stark ausgebildet war. Dementsprechend ist der Körper, wie bei den Wältieren, lang und spindelförmig. Der Schädel vorne in einer langen zugespitzten Schnauze auslaufend, der Hals gedrunken, die Wirbel bei *Basilosaurus* groß, plump und ohne Gelenkverbindung, der Schwanz lang und in einer großen Schwanzflosse endigend. Die Vorderflosse ist zwar zu einer Paddel umgestaltet, aber nicht wie bei den Walen, sondern ganz wie bei den Robben; die leider wenig bekannte Hinterextremität war, nach dem Becken zu schließen, jedenfalls bei *Basilosaurus* funktionslos und verkümmert.

Das größte Interesse beansprucht der Schädel, welcher langgestreckt ist, aber nach einem von den Cetaceen vollständig verschiedenen Prinzip. Während bei diesen die übermächtig entwickelten Kieferteile gewissermaßen nach rückwärts drängen und den eigentlichen Schädel gleichsam zusammenschieben, ist bei den Zeuglodonten die entgegengesetzte Tendenz einer allgemeinen Streckung des gesamten Schädels zu beachten. Wir können ihn am besten mit einem übermäßig langgestreckten Robbenschädel vergleichen, mit welchem auch die Lagerung der einzelnen Skelettelemente am besten in Einklang zu bringen ist. Die Lage der Nasenöffnung ist infolge der hervorragenden Zwischenkiefer etwas nach hinten verschoben, ebenso liegen die Choanen, wie bei allen Wasserbewohnern, weit zurück.

Die Bezaehlung ist differenziert und ergibt 3 Incisiven, 1 Canin, 4 Prämolaren und 2—3 Molaren in jeder Kieferhälfte; von diesen sind die vorderen 5 Zähne als einwurzelige Kegelzähne ausgebildet, während die übrigen zweiwurzelig, seitlich zusammengedrückt und am Vorder- und Hinterrand gezackt erscheinen. Die Analogie des Gebisses mit dem von *Squalodon* hat ganz besonders dazu beigetragen, diese beiden in eine phylogenetische Reihe zu bringen, während ich hierin nur eine konvergente Umformung durch das Wasserleben sehe, wie wir ja auch dieselbe Tendenz der Entwicklung von Zackenzähnen bei vielen Ohrenrobben finden.

Vergleichend anatomisch betrachtet, haben wir in den Zeuglo-

donten eine eigentümliche Mischung von Charakteren der Pinnipedier und der Wale und zwar schließt sich der Schädel und der vordere Teil des Rumpfes inklusive der Vorderextremität mehr an die Pinnipedier an, während der hintere Rumpfteil an den Bau der Wale erinnert. Man möchte schon hieraus schließen, daß wir es mit einer Formenreihe zu tun haben, die von ähnlichen Urformen, wie die Pinnipedier, abstammt, die aber bei ihrer Anpassung an das Wasser eine Umformung im Sinne der Cetaceen erfahren hat.

Diese Auffassung wird in glänzender Weise durch die paläontologischen Funde bestätigt. Als das Endglied der Reihe, soweit bekannt, dürfen wir *Basilosaurus* ansehen, welcher mit seinen ungeheuren plumpen Wirbeln auf eine Form mit relativ kleinem Schädel und langgestrecktem walfischartigen Rumpfe hinweist. Zugleich mit diesem tritt aber sowohl im Oligozän von Alabama wie im oberen Mitteleozän von Ägypten eine weitere große Art auf, deren kurze Wirbel (*Doruodon* = *Zeuglodon brachyspondylus*) auf Tiere mit gedrungenem Körper hinweisen. An diese schließt nun rückwärts das *Zeuglodon* im engeren Sinne aus dem oberen Mitteleozän von Ägypten (Typus *Z. Osiris* DAMES und *Z. Zitteli* STROMER) an, bei welchem wir zwar noch einen großen Schädel vollständig vom Typus des *Basilosaurus* und *Doruodon* finden, bei welchem aber die Wirbelsäule einen vollständig verschiedenen Charakter trägt, indem an Stelle der gelenklosen plumpen Wirbel nun normal gebaute Wirbel mit wohlausgebildeter Gelenkverbindung etwa wie bei den Robben auftreten. Der Schädel erscheint hier im Verhältnis zum Rumpfe ungemein groß und das Gleichgewicht des Tieres konnte nur durch die Entwicklung eines sehr großen und kräftigen Schwanzes aufrecht erhalten werden.

Es ist wohl kein Zweifel, daß wir in dieser Entwicklung der Wirbelsäule bereits eine Annäherung an die landlebende Stammform zu sehen haben, aber trotzdem ist die Bezeichnung noch eine ausgesprochen zeuglodonte, wie bei *Basilosaurus*. In dieser Hinsicht tritt eine Änderung erst bei den Arten aus dem unteren Mitteleozän ein, welche überhaupt die bis jetzt ältesten Vertreter dieser Gruppe darstellen und die ich (l. c.) als *Protocetus atavus* und *Eocetus*¹ *Schweinfurthi* beschrieben habe. Bei diesen Arten ist das Gebiß noch kein zeuglodontes, sondern erinnert viel mehr an das eines

¹ *Eocetus* ist für den von mir gebrauchten aber bereits vergebenen Namen *Mesocetus* einzusetzen.

Fleischfressers und läßt zweifellos den Typus des Creodontiergebisses erkennen, ebenso wie der Schädel von *Protocetus* sich ganz ungezwungen mit dem der Creodontier vergleichen läßt. Damit ist nun die Brücke zu den landbewohnenden Stammformen, welche ich unter den Proviverriden suche, gefunden und wir haben demnach in den Zeuglodonten eine einzig dastehende vollständig geschlossene Anpassungsreihe, bei welcher wir auch die landlebende Stammform genau kennen.

Aus den nahen verwandtschaftlichen Beziehungen der Stammformen erklären sich die tatsächlichen Ähnlichkeiten im Skelettbau zwischen den Pinnipediern und Zeuglodonten, aus der teilweise konvergenten Entwicklung im Wasser die scheinbaren Ähnlichkeiten zwischen ihnen und den Cetaceen. In charakteristischer Weise beginnen die Zeuglodonten mit kleinen Arten und endigen mit Riesenformen und es würde jeglichem Gesetze der Entwicklungsgeschichte widersprechen, wenn wir annehmen wollten, daß aus diesen gewaltigen Riesen wieder die kleinen Squalodonten hervorgegangen wären.

Wir sind damit am Schluß unserer Betrachtungen und haben gesehen, daß auch bei den Anpassungsformen der Säugetiere dieselben Prinzipien und Gesetze zur Geltung kommen, wie wir sie bei den Reptilien kennen gelernt haben. Es sind die Gesetze der Mechanik, welche natürlich bei allen Tiergruppen gleichartig wirken müssen, um sie zum Aufenthalt und Leben in dem neuen Elemente tauglich zu machen.

Stuttgart, Ostern 1905.
