

Die Großgliederung der Amphibien und Reptilien

Von Oskar Kuhn, München

Mit 10 Abb. im Text

Obwohl ich erst vor zwei Jahren in diesen Berichten zu diesem Thema meine Auffassung dargelegt habe, machen seitdem erschienene Publikationen erneut ein Aufgreifen dieses Fragenkomplexes notwendig. Vor allem geht es um die Berechtigung der Lissamphibia, um die Aufteilung der Lepospondylia und um die Einordnung verschiedener kleinerer Reptilordnungen, die man neuerdings mit den Cotylosauriern vereinigen möchte.

Vorbemerkungen prinzipieller Art

Bei der Abgrenzung der systematischen Einheiten ist konsequent vorzugehen, sie hat ausschließlich nach morphologischen Gesichtspunkten zu erfolgen. Man darf letztere nicht geringer als sonst bewerten, wenn die betreffende Gruppe aus nur ganz wenigen Arten oder gar nur einer einzigen besteht. So vereinigt man die formenarmen bzw. nur aus einer einzigen Gattung bestehenden Araeoscelidia, Bolosauria und Mesosauria mit den Cotylosauria, stellt aber andererseits die Pelycosauria in die Unterklasse der Synapsida, obwohl der Unterschied zwischen Pelycosauria und Cotylosauria wesentlich geringer ist, als der zwischen Bolosauria, Mesosauria und Araeoscelidia einerseits und den Cotylosauria andererseits. Den Ausschlag gab hier die Tatsache, daß die Pelycosauria eine sehr formenreiche Ordnung sind, aus denen die mehrere hundert Gattungen umfassenden Therapsida hervorgegangen sind. Dazu kommt noch folgende Konsequenz! Erweitert man die Cotylosauria um die genannten Ordnungen, deren Abstammung übrigens noch keineswegs geklärt ist, dann ist man gezwungen, bei der Diagnose der Cotylosauria ihre stets als besonders bedeutsam aufgefaßte Eigenschaft des Fehlens von Schläfengruben fallen zu lassen. Das ist aber meines Erachtens unmöglich und führt nur zu Verwirrung.

Man darf auch nicht mehr von der Vorstellung gleitender Übergänge zwischen den Systemkategorien ausgehen, denn O. H. SCHINDEWOLF, einer der bedeutendsten Vertreter der modernen Paläontologie, hat an Hand zahlreicher Beispiele und allgemeiner Erwägungen über den Ablauf der Evolution gezeigt, daß die Evo-

lution phasenhaft verlief. Er unterschied Typogenese, Typostase und Typolyse. Er hat auch die Realität des Typus stets betont, wenn auch nicht im Sinne der idealistischen Morphologie.

SCHINDEWOLF's Auffassung vom phasenhaften Ablauf der Evolution und der Realität der Typen und Subtypen kann aufgrund der heutigen Erfahrungen als gesichert gelten, Einwände gegen seine Darstellung erscheinen mir unbegründet und beruhen auf Vorurteilen. Der Satz „Alles fließt“ gilt nicht in der Evolution und biologischen Systematik, vielmehr macht die organische Natur oftmals sogar ganz erhebliche Sprünge.

Was nun die Berechtigung der Lissamphibia angeht, so wird hier oft darauf hingewiesen, daß die diesen Formen eigene Zahnstruktur nicht mehrmals durch Zufall entstanden sein könne. Derartige Überlegungen kann ich nicht akzeptieren, zumal in der heutigen Biologie immer mehr Stimmen laut werden, die in Frage stellen, ob bei der Evolution der Zufall ¹⁾ überhaupt eine Rolle gespielt haben könne.

I. Amphibien

Zur Zeit wird von zahlreichen Paläontologen folgendes System der Amphibien befürwortet:

1. Unterklasse Labyrinthodontia

Ordnung Temnospondylia (Unterordnungen Ichthyostegalia, Rhachitomi incl. Stereospondyli, Plagiosauria)

Ordnung Anthracosauria (Unterordnungen Anthracosaurida, Seymourida und andere, vorwiegend von TATARI-NOW aufgestellte Unterordnungen)

2. Unterklasse Lepospondylia

Ordnung Aistopoda

— Nectridea

— Microsauria (incl. Mixamphibia, Lysorophia sowie Adelospondyli)

3. Unterklasse Lissamphibia

Ordnung Salientia

— Urodela

— Gymnophiona

Dieses System besticht durch seine Einfachheit und ist für Lehrzwecke zweifellos sehr geeignet. Nur hat es den Fehler, daß hier Gruppen zusammengefaßt werden, die nicht zusammengehören. Daher soll auf die strittigen Punkte im einzelnen hingewiesen werden.

¹⁾ Ich verweise auf das Buch des bekannten Genetikers und Mediziners TIRALA, Massenpsychosen in der Wissenschaft, 192 S., Tübingen 1969, der sich eingehend mit der Zufallslehre in der Biologie auseinandergesetzt hat. Dieses Buch ist sehr zu empfehlen, zumal hier auch die Psychoanalyse und Relativitätstheorie eingehend und sehr kritisch diskutiert werden.

H. HAUBOLD, der führende Kenner der fossilen Fährten, hat (Geologie, 21, 1972, S. 866) zwar die starke Vermehrung der hohen Taxa der Amphibien und Reptilien durch mich zunächst für bedenklich gehalten, räumte aber ein, daß diese Vermehrung höherer Systemkategorien durch die verfeinerte logische Differenzierung oft sehr heterogener Formen eine bessere Übersicht der morphologischen Vielfalt der fossilen Saurier ermögliche.

Temnospondylia

Ob man die sehr primitiven Ichthyostegalia als Ordnung auffaßt, oder als Unterordnung zu den Temnospondylia stellt, ist relativ unwichtig. Der Fischschwanz, der letzte Rest des Opercularapparates am Schädel, die hoch spezialisierte Wirbelform (sehr hoch gelegenes, kleines Pleurozentrum) sowie die Tatsache, daß am Schädeldach nicht mehr die volle Zahl der Knochen vorhanden ist, lassen es geraten erscheinen, an eine selbständige Ordnung zu denken, wie das auch bisher fast allgemein geschah.

Die Temnospondylia und zwar die Rhachitomi haben im Unterkarbon schon sehr starke Aufspaltung erfahren, wir werden sicher bald noch weitere Familien aus dieser Zeit kennen lernen.

Aus dem rhachitomen Wirbel haben sich im Laufe des Perms und der Trias stereospondyle, d. h. einheitliche Wirbel, herausgebildet, so bei den echten Stereospondyli der Trias und bei den etwas aberranten Plagiosauria mit ihren Tonnenwirbeln. Sogar embolomere Wirbel entstanden bei den Tupilakosauriden, ein Beweis dafür, daß embolomere Wirbel in **ganz verschiedenen Linien** vorkommen.

Bemerkenswert ist der Nachweis von J. A. BOY (Paläont. Z., 1971), daß die echten Branchiosauriden (*Branchiosaurus* und *Micromerpeton*) nicht Larvenformen von Eryopiden sind, wie ROMER annahm, sondern larvale, geschlechtsreife Rhachitomen, die eine eigene Familie bilden.

Ganz besonders wichtig ist der Nachweis von *Doleserpeton* aus dem Unterperm der USA, der bei den Lissamphibia genau besprochen wird.

Anthracosauria

Kurz nach Erscheinen der ausgezeichneten Monographie PAN-CHEN's über die Anthracosauria s. str. (1970), wurden zwei neue Familien, aus dem Unterkarbon der USA stammend, aufgestellt; es sind die Proterogyrinidae ROMER 1970 und die Mauchunkiidae HOTTON 1970. Der Wirbelbau dieser Familien zeigt, daß die Abzweigung des zu den Reptilien hinführenden Zweiges der Anthracosaurida von der typisch embolomeren Linie bereits viel früher erfolgte, als man bisher annahm, nämlich sehr früh im Unterkarbon.

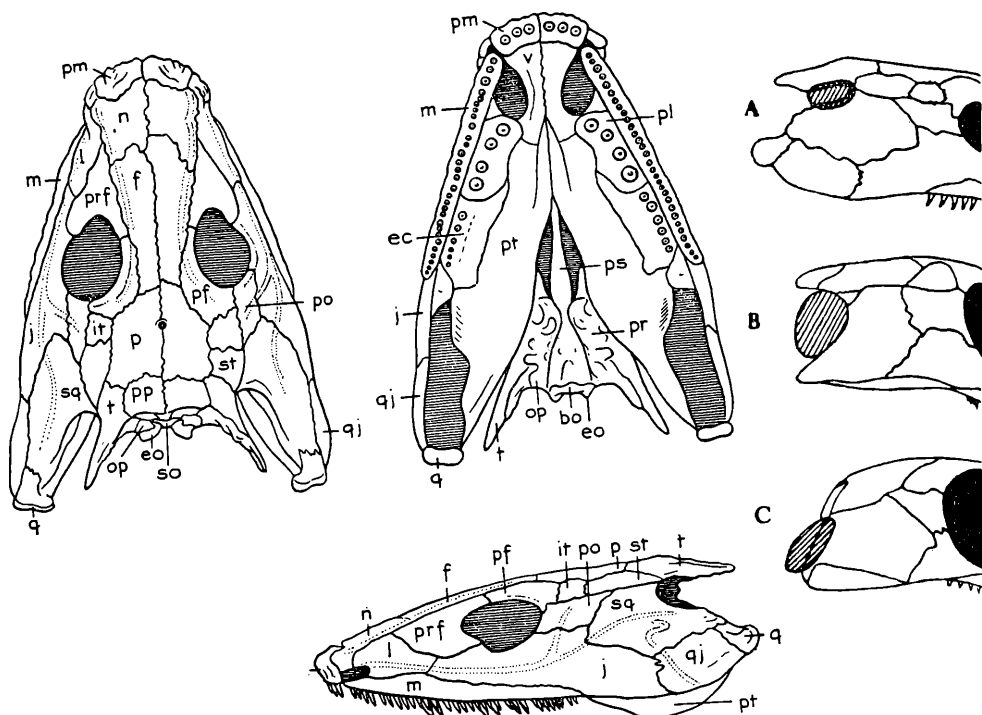
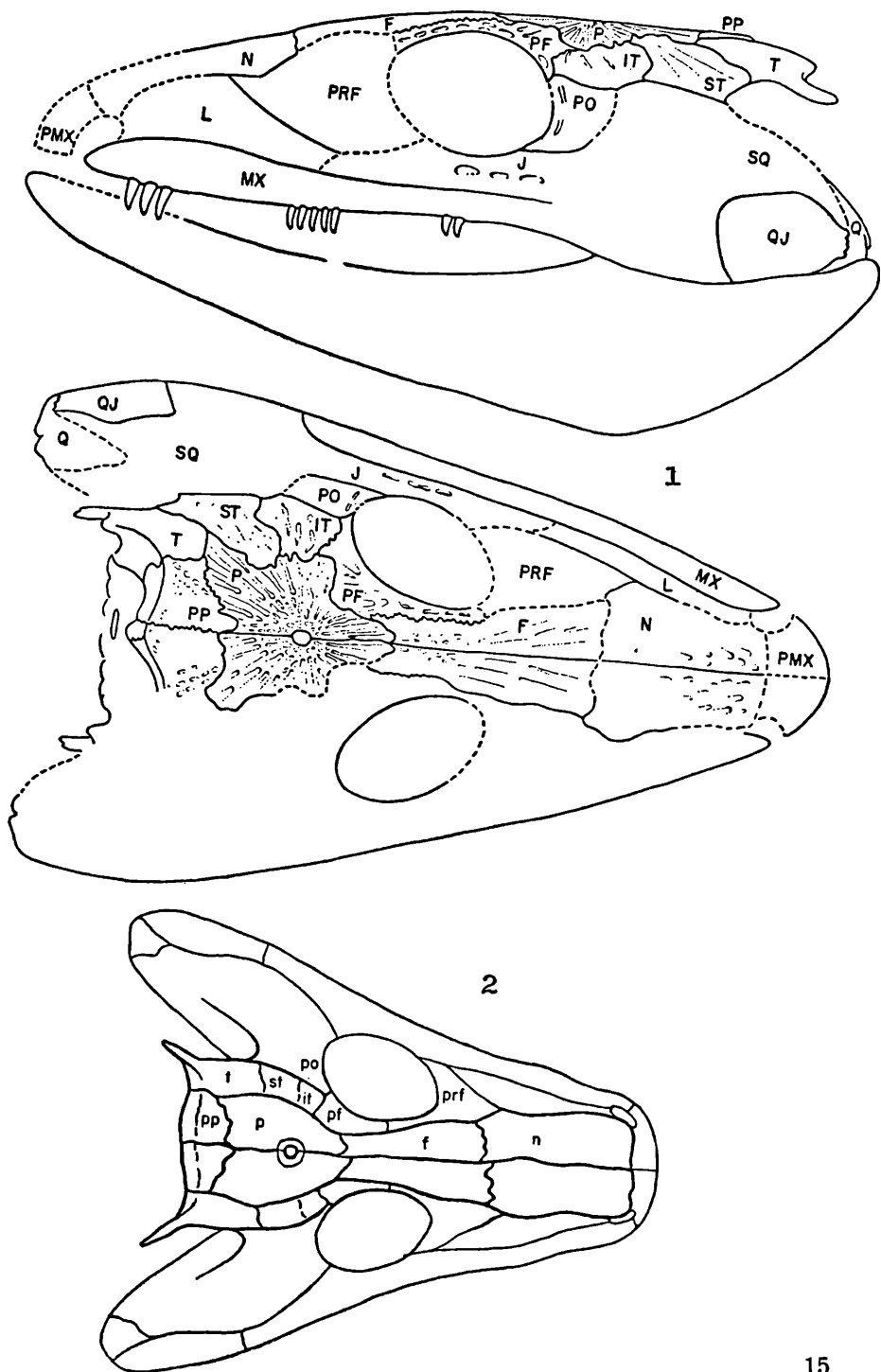


Abb. 1 Links: Schädel des Anthracosauriers *Palaeoherpeton* in drei Ansichten; nach PANCHEN, aus KUHN-SCHNYDER. Rechts: Die Lage des Trommelfells (schraffiert) bei einem Anthracosaurier (A), einem Gephyrostegiden (B) und einem primitiven Cotylosaurier (C); nach SCHULTZE 1972.

Bei *Proterogyrinus* (Abb. 3) sind die beiden Wirbelscheiben noch nicht ganz verknöchert. Ich komme darauf noch zurück. Bei *Mauchchunkia* liegen die Verhältnisse ganz anders, der Wirbelbau fällt auf durch die Reduktion der Vorderscheibe, man hat die zu den echten Reptilien hinführende Linie vor sich.

Die Diagnose der Familie Mauchchunkiidae HOTTON 1970 lautet: anthracosauride Labyrinthodonten, die den Embolomeren hinsichtlich Anordnung und Skulptur der Dermalknochen des Schädeldaches, des Schädelgrundbaues, der Neuralbogen und Extremitäten sehr nahe stehen. Ihre Besonderheit besteht darin, daß das Interzentrum halbmondförmig und dorsal nicht verknöchert ist (Abb. 3),

Abb. 2: Schädel von Anthracosauriern aus dem höheren Unterkarbon der USA. 1. *Mauchchunkia bassa* HOTTON, Schädel lateral und dorsal, Länge ca. 15 cm; nach HOTTON 1970. 2. *Proterogyrinus scheelei* ROMER, Länge des rekonstruierten Schädeldaches gegen 15 cm, Seitenteile und Schnauze ergänzt; nach ROMER 1970.



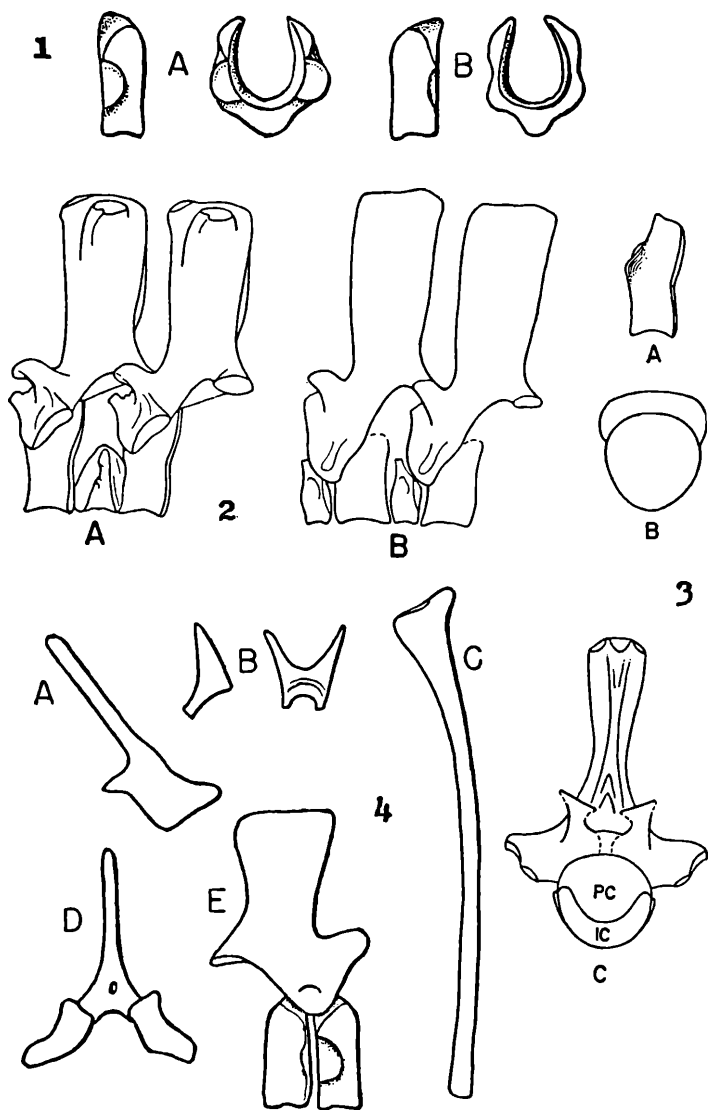


Abb. 3: 1. *Proterogyrinus scheelei* ROMER, A vermutlich Intercentrum, Höhe ca. 5 mm, von rechts und hinten. B vermutlich Pleurocentrum. 2. *Mauchchunkia bassa* HOTTON, Dorsalwirbel von lateral, A. 19. Segment, B 24. und 25. Segment, Höhe ca. 1 cm. 3. Wie 2, 19. Wirbel, A, B Pleurocentrum, lateral und von vorne, C ganzer Wirbel von vorne; nach HOTTON 1970. 4. *Proterogyrinus scheelei* ROMER, A caudaler Neuralbogen, B Caudales Intercentrum und Haemalbogen-Basis. C Rippe. D Neuralbogen von vorne, aus der Dorsalregion. E Dorsalwirbel rekonstruiert; nach ROMER 1970.

es erreicht nur die halbe Höhe des voll verknöcherten Pleurozentrams. Weiterhin ist die präsakrale Wirbelsäule noch kurz (Gegensatz zu den höheren Embolomeren), nicht mehr als 28 Segmente, Beine kurz, Schnauze nicht verlängert, Supratemporale stark an der Umrandung des Ohrschlitzes beteiligt. Zähne nach hinten an Größe abnehmend (im Maxillare), gegen 26 Randzähne. Im Gaumen ähnliche Bezahnung wie bei *Eogyrinus attheyi*, mit zwei Paaren von Fangzähnen und Gruben. Terrestrische Adaptionen deutlich vorhanden. Durch die Reduktion des Interzentrums leitet *Mauchchunzia* zu den Reptilien hin. Im übrigen verweise ich auf die eingehende Beschreibung bei HOTTON und seine daran anknüpfenden allgemeinen Überlegungen zur Evolution dieser Tiere. *Mauchchunzia* ist wohl eine Ahnenform der Gephyrostegida und Seymourida (vgl. Abb. 6).

Hingegen ist *Proterogyrinus* ein Vorläufer der echten Embolomeren, die beiden Wirbelscheiben sind noch nicht voll verknöchert. So haben wir in den beiden neu aufgefundenen Gattungen aus den USA sehr wichtige Stationen der Anthracosaurier-Genese vor uns.

„Lepospondylia“

Im Gegensatz zu vielen Paläontologen halte ich die Lepospondylia nicht für eine einheitliche Unterklasse. Sie sind unter sich sehr viel mehr verschieden, als etwa die Labyrinthodontia. Als primitivste Gruppe haben die Microsauria zu gelten, mit denen aber die Lysorophia nicht vereinigt werden können, da sie bereits hochspezialisiert sind, vor allem hinsichtlich des gestreckten Körperbaus und der Reduktion der Knochen in der Temporalregion. Sie sind möglicherweise, wie schon W. HERRE vermutete, die Ahnen der Urodela.

Eine der größten Überraschungen der Wirbeltierpaläontologie ist die Tatsache, daß schon früh im Unterkarbon neben den primitiven Microsauriern die schlangenförmigen, außergewöhnlich hochspezialisierten Aistopoda auftreten. Ihre Herkunft ist völlig ungewiß.

Eine große Überraschung war die von CARROLL beschriebene Gattung *Acherontiscus*, die in sich embolomeren Wirbelbau und lepospondylen Schädelbau vereinigt. Ich schließe sie nicht an die Microsauria an, sondern halte sie für eine selbständige Unterklasse, die wahrscheinlich getrennten Ursprung von den übrigen Lepospondylia hat, was ich auch für die Aistopoda annehme. SCHULTZE (1972) vertritt eine ähnliche Auffassung; nach ihm ist bei den Aistopoda, Nectridea, Microsauria und Lysorophia die Evolution der Wirbel unbekannt. Diese vier Gruppen bilden nach SCHULTZE wohl nicht einmal eine genetische Einheit. Man weiß nur, daß sie im Perm endgültig aussterben. Als gesichert darf aber gelten, daß alle Amphibien nur aus der **einen Gruppe der Osteolepiden** ent-

standen sind, und daß die Porolepiformes nicht als Ahnen gewisser „Urodelomorphen“ in Frage kommen.

Die Wirbelform der Mixamphibia halte ich für so singulär im Kreise der Lepospondylia, daß man dieser Tatsache in der Systematik Rechnung tragen muß, auch dann, wenn bewiesen wäre, daß der lepospondyle (holospondyle) Wirbel der „Lepospondylia“ und der embolomere Wirbel der Mixamphibia von einer gemeinsamen Ausgangsform abzuleiten sind. Sicher haben sich beide Wirbelformen nicht allmählich aus einer Grundform entwickelt, sondern sind explosiv entstanden.

Die explosive, unvermittelt sprunghafte Entstehung der Typen und Subtypen hat SCHINDEWOLF in so eindrucksvoller Weise nachgewiesen, daß auf diesem Sektor keinerlei Zweifel mehr berechtigt sind. Für die Systematik ist das von größter Bedeutung.

Jedenfalls sind die morphologischen Unterschiede der recht verbindungslos nebeneinander stehenden Gruppen der Lepospondylia sehr viel größer, als etwa die zwischen Archosauria und Lepidosauria oder die zwischen Placodontia und Sauropterygia, die man heute ja auch als Angehörige von vier verschiedenen Unterklassen auffaßt.

„Lissamphibia“

Es kann nicht bestritten werden, daß die drei rezenten Ordnungen der Amphibien verschiedene gemeinsame Merkmale haben, aber sie deswegen zu einer Unterklasse Liassamphibia zusammenzufassen ist unmöglich in Hinblick auf die Gesamtmorphologie. Froschlurche, Schwanzlurche und Blindwühlen stellen höchst verschiedene Gestalten dar, die sich schon äußerlich auffallend unterscheiden. Der Hinweis auf den Zahnbau (Abb. 4) ist nicht überzeugend. Man argumentiert, daß ein derartiger Zahnbau nicht mehrfach zufällig entstanden sein könne. Nun ist es eine Grundfrage der Biologie, ob hier überhaupt „Zufall“ eine Rolle spielen kann (viele bekannte Biologen, neuerdings besonders TIRALA, bestreiten das entschieden). Und außerdem ist darauf hinzuweisen, daß sich der gleiche gelenkige Zahnbau auch bei der Knochenfischfamilie Pleuronectidae und bei dem Rhachitomen *Doleserpeton* vorfindet. W. HERRE (Zool. Anz., 173, 1964, S. 70) hat zudem gezeigt, daß nicht alle rezenten Lissamphibien und ihre fossilen Vorläufer diese „Zahnstruktur“ haben. *Pleurodeles waltli* hat z. B. neben den Zähnen mit Gelenk auch normale.

Daher bleibe ich bei meiner Auffassung, daß die rezenten Amphibien-Ordnungen auf drei Unterklassen zu verteilen sind, die Salamandromorpha (nicht mit den Urodelomorpha identisch), die Caeciliomorpha, die vielleicht von den Aistopoda abstammen (wie MARCUS annahm), und die Anuromorpha (in MÜLLER's Lehrbuch der Paläozoologie anerkannt).

Nun hat BOLT (Science, 166, 1969) aus dem Unterperm der USA (Oklahoma) die Gattung *Doleserpeton* (Fam. Doleserpetontidae BOLT 1969, Superfam. Dissorophoidea BOLT 1969) beschrieben, die die genannten Gelenkzähne aufweist. Der Schädel erinnert in seinen Umrisen etwas an Frosch- bzw. Schwanzlurche, die Orbitae sind sehr groß, die Randzähne sind nicht mehr, wie sonst bei Labyrinthodontia, gefaltet, das Intertemporale fehlt bereits. BOLT nimmt an, daß bei *Doleserpeton* der Ursprung der Lissamphibia zu suchen sein könnte, vor allem aufgrund der gemeinsamen Zahnstruktur. Ich halte diese Meinung für ganz unwahrscheinlich, wenn auch der Wirbelbau schon recht modern anmutet (Abb. 4) und der Wirbelkörper fast nur noch aus einem Element besteht. Zudem ist die Kluft zwischen *Doleserpeton* und dem untertriassischen *Triadobatrachus* aus Madagaskar zu groß, da letzterer schon weitgehend typische Froschmerkmale besitzt.

Die Salientia sind schon im Jura stark aufgespalten, wie neuere Funde (vgl. SEIFFERT 1972) zeigen. Einen Stammbaum der Froschlurche gibt SPINAR (Prag 1972), hier werden die neuesten Erkenntnisse berücksichtigt.

Einer Diskussion über die angeschnittenen Fragen mit Herrn Prof. WURMBACH-Bonn entnehme ich, daß auch er die Lissamphibia ablehnt. Er hält die „Lebensform“ der Anuromorpha für ganz einmalig innerhalb der Wirbeltiere; schon deshalb dürften sie nicht mit den Urodelen vereinigt werden, bei denen zudem der Knorpel histologisch ganz anders gebaut ist als bei den Froschlurchen. Auch für mich ist bestimmend, daß bei der **völligen Umkonstruktion** des Körpers der Froschlurche gegenüber den Lepospondylia und Urodela (von den Gymnophionen ganz zu schweigen!), eine Vereinigung in Form der Lissamphibia ein Ding der Unmöglichkeit darstellt.

Daß alle sehr kleinen Amphibien die Knochenbildung zurückdrängen, vor allem im Schädel, und daß sie keine labyrinthisch gefalteten Zähne haben, erklärt sich aus der Entwicklungsphysiologie. Bei den kleinen Stiftzähnen der kleinen Amphibien wäre labyrinthodonte Bau völlig sinnlos und entwicklungsphysiologisch undenkbar, da der Platz fehlt für Faltungen der Pulpa. Ein Gelenk wird auch bei den Zähnen der Lissamphibien gar nicht ausgebildet, denn ein Gelenk muß beweglich sein, sei es als Bänder- oder Kapselgelenk mit Synovialflüssigkeit. Wenn aber nur eine **Bruchnaht** für den Zahnwechsel ausgebildet wird, so ist das nach WURMBACH durchaus durch Konvergenz möglich. Voraussetzung ist nach WURMBACH nur, daß bei Ausbildung der Zahnform die gleiche Ausgangssituation vorlag in der Befestigung, im Bau und Wachstum des Zahns und daß es sich bei den Ausgangsformen um verkleinerte Tiere handelt, was bei Urodelen und Salientia auch im allgemeinen zutrifft.

Die **Proanura** (mit der einzigen Gattung *Triadobatrachus*) können nicht Larvenformen sein, wie gelegentlich angenommen wurde, da sonst Verknöcherungen in so ausgedehntem Umfang nicht vorhanden sein könnten. Zweifellos handelt es sich hier um eine be-

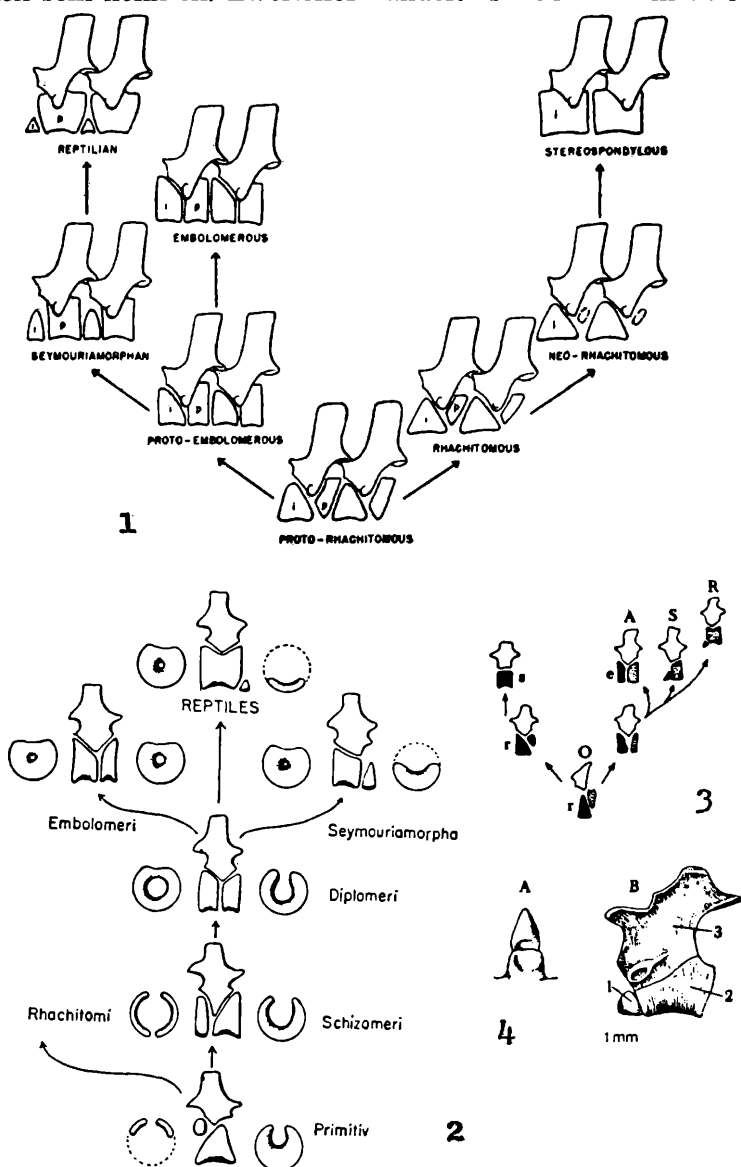


Abb. 4: Evolution der Wirbelkörper der primitiven Tetrapoden mit Ausschluß der Lepospondylia. 1 nach ROMER 1947. 2 nach ROMER 1964. 3 nach SCHULTZE 1972. 4 *Dolesepeton*, Zahn und Wirbel; nach BOLT 1969.

sondere Ordnung, die man den echten Anura (Salientia) gegenüberstellen muß.

Der Ursprung der sogenannten Lissamphibia ist noch ungeklärt. Ich nehme für alle drei Ordnungen bzw. Unterklassen getrennten Ursprung an, für die Salientia rhachitome Labyrinthodontia ähnlich *Dolesempeton*, für die Urodela die Lysorophia, wie HERRE vorschlug, für die Caeciliomorpha die Aistopoda, wie einst MARCUS ausführlich zu begründen versucht hat.

Evolution der Tetrapodenwirbel

Die zwei neuen Familien der Anthracosaurier aus dem Unterkarbon der USA, die schon geschilderten Proterogyrinidae und Mauchchunkiidae, stellen wichtige Gruppen dar. Bei ersteren ist der Wirbelkörper noch nicht voll verknöchert (Abb. 3), vielmehr sind zwei dorsal offene Scheiben ausgebildet, so daß man annehmen muß, daß hier Vorläufer des voll-embolomeren Zustands vorliegen. Bei den Mauchchunkiiden wird das Interzentrum reduziert, es ist aber noch größer als bei *Seymouria* und kleiner als bei gewissen Discosaurisciden. Man hat es also mit einer Vorstufe der Reptilien zu tun, die auch zeitlich gut paßt, während *Seymouria* und *Gephyrostegus* geologisch viel zu jung sind, um Ahnen der Reptilien sein zu können, lebten sie doch im Oberkarbon bzw. Unterperm schon mit Cotylosauriern und Pelycosauriern zusammen.

Den Wirbelbau der Ichthyostegalia und ihrer Fischvorläufer (Abb. 5) halte ich wegen des sehr kleinen und extrem hoch gelegenen Pleurozentrums zwar für rhachitom, doch andererseits schon für so hoch spezialisiert, daß man den normalen rhachitomen Wirbel oder andere Wirbeltypen hier nicht ableiten kann.

ROMER's Auffassung von der Evolution der Wirbelkörper halte ich für ganz unwahrscheinlich. Man kann sich kaum vorstellen, daß aus einer einzigen primitiv-rhachitomen Ausgangsform alle übrigen Typen entstanden und es am Ende der Linie, bei den Reptilien, zu einem völlig konträren Größenverhältnis der zwei Wirbelscheiben gegenüber dem rhachitomen Ausgangspunkt kam. Über den lepospondylen Wirbel kann ich nicht mehr sagen, als bereits bei den Mixamphibia ausgeführt wurde. Für die Wirbel der Labyrinthodontia und ihrer direkten Abkömmlinge läßt sich in Übereinstimmung mit KUHN-SCHNYDER's Auffassung umfassender Polyphylie der Reptilien und deren noch unbekannten amphibischen Eigenwege annehmen, daß auch hier völlig getrennte Linien vorliegen.

1. Der rhachitome Typus, der bei den Ichthyostegalia einen sterilen Ast ausbildet, indem das Pleurozentrum sehr klein ist und ganz hoch liegt. Er führt zweimal zum stereospondylen Typus und bei den Tupilakosauriden zum embolomeren. Auch der Typus von *Dolesempeton* schließt sich hier an.

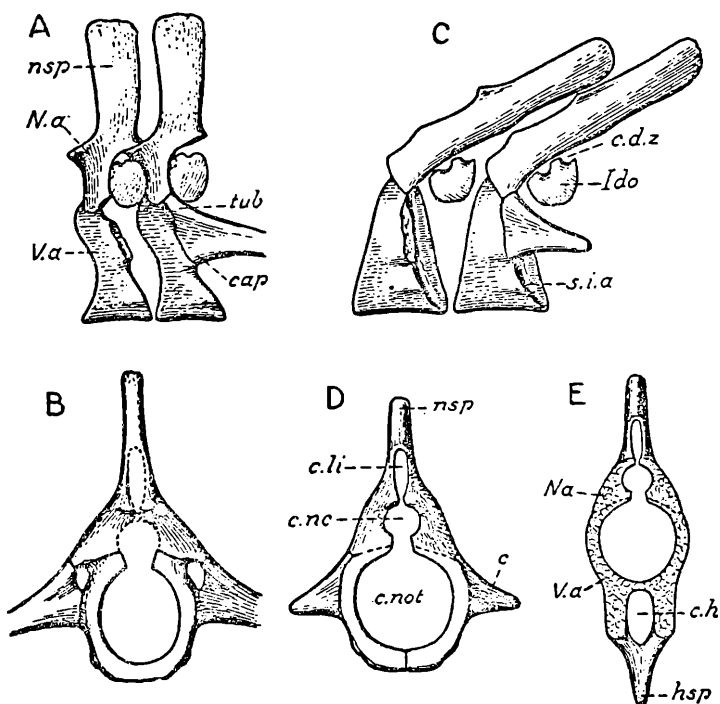


Abb. 5: Wirbel von *Ichthyostega* (A, B) aus dem obersten Devon. C—E, von *Eusthenopteron*, einem Crossopterygier aus dem Devon; nach verschiedenen Autoren, aus PIVETEAU 1955.

2. Eine erst wenig belegte Linie, die *Mauchchunkia* umfaßt und zum gastrozentralen Typus der Reptilien hinführt. Die Vorder-scheibe wird immer kleiner und verschwindet als Interzentrum schließlich ganz. Sehr wahrscheinlich beginnt diese Linie embolomer (primär rein knorpelig).

3. Eine weitere embolomere Linie mit ganz anderer Tendenz, sie beginnt mit zwei Knorpelscheiben, die nach und nach verknöchern, wie das Beispiel von *Proterogyrinus* (Abb. 2, 3) zeigt. Diese Linie endet mit den echten Embolomeri, doch wurde dieser Zustand auch bei dem Rhachitomen *Tupilakosaurus* unabhängig erreicht.

Doleserpeton hat umgekehrte Wirbelproportionen im Vergleich zu den neorhachitomen Formen (Abb. 4), bei denen das Interzentrum fast so groß wird wie bei den Stereospondylen.

Wir haben bei der Evolution der Wirbel der frühen Tetrapoden sicher mit mehreren unabhängigen Linien zu rechnen, die von einer oder mehreren noch unbekannten Vorformen ausgehend, sprunghaft in Erscheinung getreten sind.

II. Reptilien Cotylosauria

Die Cotylosaurier sind nur in Hinblick auf die Captorhinomorpha „Stammreptilien“, alle drei anderen Ordnungen, die Diadectosauria, Procolophonomorpha und Promillerosauria sind sterile Gruppen. Die Diadectosauria haben unbekannten Ursprung, sie fallen durch ihren großen Ohrschlitz auf. Die Procolophonomorpha sind sicher keine genetisch einheitliche Gruppe, doch werden sie von vielen gemeinsamen Eigenschaften charakterisiert, so daß WATSON diese und die Diadectosauria als Diadectomorpha zusammenfaßte.

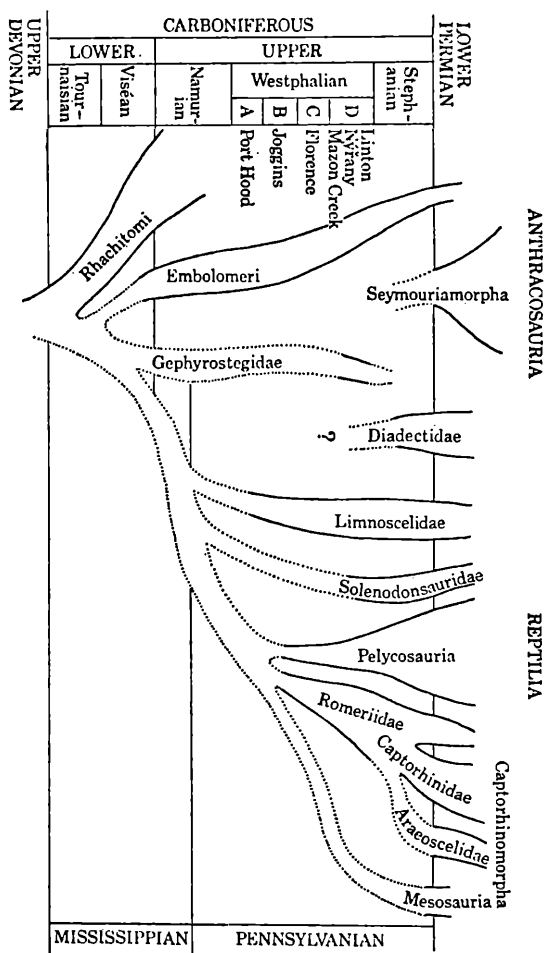


Abb. 6: Beziehungen der Anthracosaurier und frühen Reptilien zueinander; nach CARROLL 1970.

Zu den Captorhinomorpha gehört auch *Batropetes* (*Petrobates*) aus dem Rotliegenden Sachsens. Er ist Repräsentant einer besonderen Familie (KUHN 1972), deren Diagnose mit der der Gattung übereinstimmt. Vielleicht liegt sogar eine Suprafamilie vor.

Die Romeriiden unter den Captorhinomorpha dürften die Ahnen der Pelycosauria darstellen. Diese stehen den Captorhinomorpha viel näher als etwa die Bolosauria, Araeoscelidia oder Proganosauria. Trotzdem trennt man die Pelycosauria nicht von den Cotylosauria ab, was man aber konsequenterweise tun müßte. Die drei kleineren Gruppen will man, nur weil sie nicht annähernd jenen Formenreichtum wie die Synapsida erreichten, mit den Cotylosauriern vereinigen. Das ist als ganz und gar inkonsequent abzulehnen. Die Cotylosaurier sind anapside Formen, man darf die Definition dieser Gruppe nicht nachträglich ihres wichtigsten Kriteriums berauben. Bei der Zuteilung einer Gattung zu einer höheren Kategorie gibt **nur die Morphologie** den Ausschlag, nicht aber die Tatsache, ob aus dieser Gattung eine oder mehrere Tausend weitere Gattungen hervorgegangen sind. Zudem wissen wir, daß alle Typen und Subtypen sprunghaft entstanden und das Suchen nach kontinuierlichen Übergangsreihen aufzugeben ist.

Die Familie Hylonomidae (Romeriidae) ist nach CARROLL & BAIRD (1972) die **Ahnengruppe** fast aller übrigen Reptilien, was ich allerdings nur für die Araeoscelomorpha, Synapsida und vielleicht auch die Diapsida gelten lassen kann, sicher nicht für die Schildkröten!

Proganosauria (Mesosauria)

Auch diese Gruppe steht noch völlig isoliert da. GINSBURG (Traité Zool., 14, 1970), stellte *Mesosaurus* zu den Euryapsida, was unbedingt abzulehnen ist, zumal diese Gruppe überhaupt aufgelöst werden muß. F. v. HUENE leitete die Mesosauria wegen ihrer Infratemporalgrube von den Pelycosauriern ab, was längst aufgegeben ist. Jetzt will man Beziehungen zu den Captorhinomorpha erkennen, doch sind die Unterschiede im Schädelbau viel zu groß (von den vielen Spezialisierungen der Mesosaurier ganz abgesehen), als daß man an eine direkte genetische Verknüpfung der Captorhinomorpha und Mesosauria denken könnte (Vgl. Abb 6).

Synapsida

Hier möchte ich nur auf zwei Stammbäume hinweisen, die wir BOONSTRA und TATARINOV verdanken. Sie sind deswegen von so hohem Wert, weil sie die klare Abgrenzung der einzelnen Gruppen der Theriodontia bzw. Therapsida klar zum Ausdruck bringen. Beide Stammbäume (Abb. 7) bestätigen in eindrucksvoller Weise die Phasenlehre von O. H. SCHINDEWOLF.

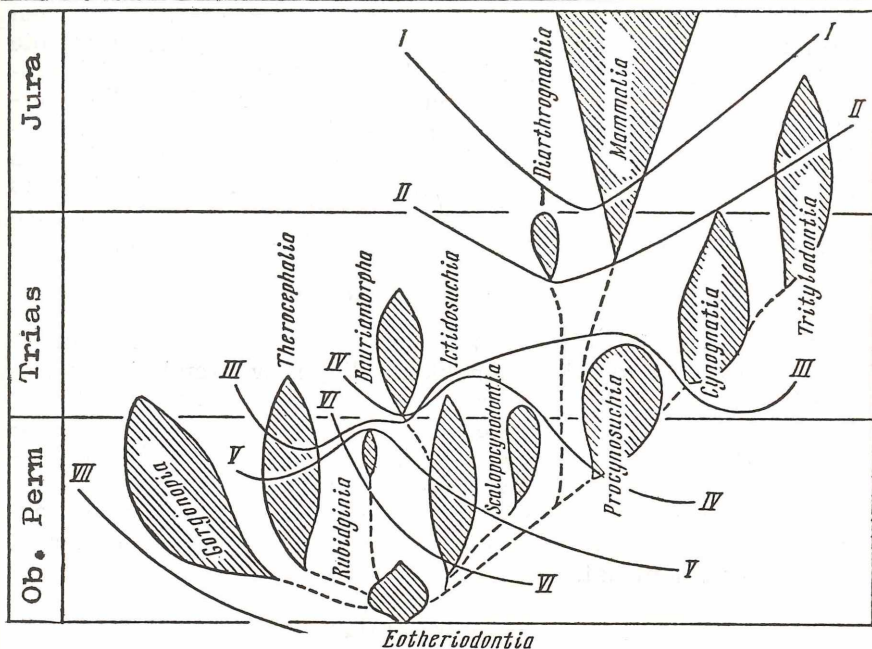
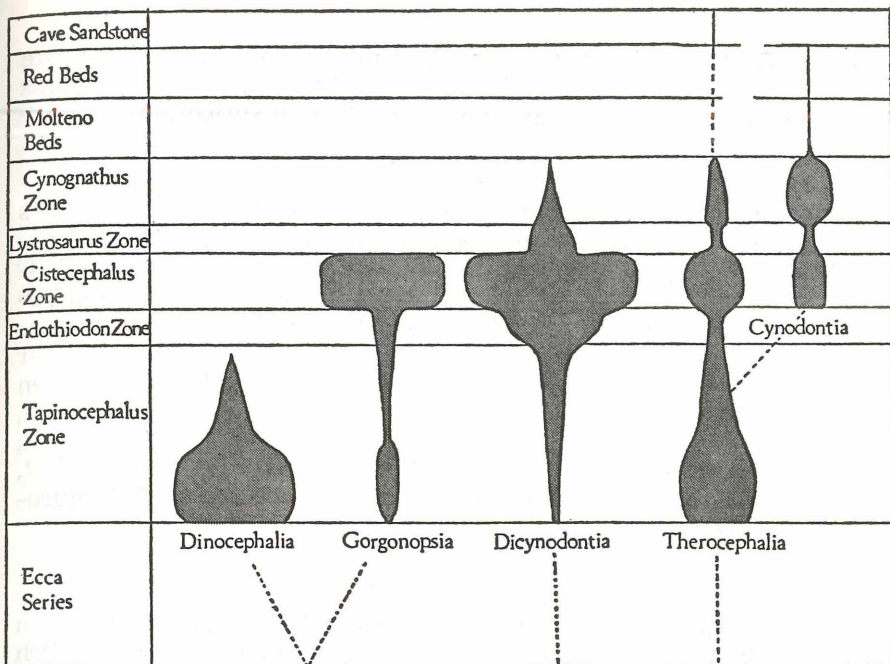


Abb. 7: Evolution einiger Gruppen der Therapsida. Oben: die „Explosion“ der Therapsiden der Karrooformation; nach BOONSTRA 1971. Unten: die Evolution der Theriodontia; man beachte auch hier das Fehlen der Zwischenformen; nach TATARINOV 1972.

SCHULTZE (1972) hat in seiner Stammbaumzeichnung eine weite Distanz zwischen den Ursprüngen der Cotylosauria und Synapsida angenommen, was offenbar einem Versehen entspricht.

Bolosauria

Eine ganz kleine, isoliert stehende Gruppe, die insofern großes Interesse beansprucht, als es sich um die ältesten durophagen Reptilien handelt. WATSON ließ ihre Herkunft in der Schwebe, GINSBURG (1970) hielt sie für Lepidosauria, nach CARROLL & GASKILL (1971) handelt es sich um hochspezialisierte Captorhinomorphia. Interzentra fehlen bereits, Humerus und Femur sind sehr schlank. Die Infratemporalgrube und die anderen Spezialisierungen lassen eine direkte Vereinigung mit den Cotylosauriern nicht zu, schließlich ist ja auch die Abstammung von den Captorhinomorphia noch nicht gesichert. Daher halte ich an meiner Auffassung fest, daß die Bolosauria einer selbständigen Unterklasse Bolosauromorphia zuzuordnen sind.

Millerosauria

Im Bau der Temporalregion sind sie sehr spezialisiert; wegen ihres späten Auftretens im Perm kann man von ihnen unmöglich die Diapsida bzw. Lepidosauria ableiten. Abstammung von den Promillerosauria ist nicht gesichert; GINSBURG (1970) hielt die Millerosauria für Lepidosauria, SCHULTZE (1972) leitete Millerosauria, Eosuchia und Thecodontia aus einer Wurzel ab, die allerdings schon sehr früh, an der Wende Karbon-Perm, vorhanden gewesen sein müßte. Sicher haben die Millerosauria mit den Lepidosauria manchen gemeinsamen Zug, aber ihr Schädelbau dürfte auf den der Romeriiden zurückzuführen sein. Leider fehlen noch weitere Funde, die diese Ansicht bestätigen könnten.

„Euryapsida“

Diese Gruppe ist künstlich und muß aufgelöst werden. Denn die Sauropterygia sind Diapsidenabkömmlinge, während die Placodontia nur eine obere Schläfengrube aufweisen. Die Einwände von ROMER (Evolution, 1971) gegen die Auffassung von E. KUHN-SCHNYDER sind nicht überzeugend. Es liegt keine Einbuchtung des Schädel von unten her (wie bei gewissen Schildkröten und Anodontia) vor, vielmehr besteht ein echt diaspider, allerdings abgeänderter Zustand, wie schon vor vielen Jahren als erster O. JAEKEL erkannt hat.

„Protorosauria“

Ohne den Ergebnissen von Herrn Dr. MALZAHN vorzugreifen, möchte ich hier, der großen Bedeutung wegen, darauf hinweisen, daß ein neuer *Protorosaurus*-Fund, von dem er mir ein Foto zu-

sandte, höchstwahrscheinlich nur eine Infratemporalgrube besitzt. Demnach würde es sich um eine weitere Ordnung von Reptilien mit nur unterer Temporalgruppe handeln (bisher bekannt Bolo-sauria, Pelycosauria und ihre Deszendenten, Proganosauria, Mil-lerosauria).

Sollte meine Deutung zutreffen, dann sind Protorosauria und Prolacertilia nicht mehr Synonyme für ein und dieselbe Reptil-gruppe. Die primitiven Eidechsenvorläufer der Trias müßten dann wieder die Bezeichnung Prolacertilia tragen.

Araeoscelidia

GINSBURG (Traité Zool., 14, Paris 1970) erkennt die Araeosce-lidia als Ordnung der Subclassis Araeoscelomorpha an, worin ich mit ihm übereinstimme. Viele Autoren bestreiten diese Auffassung und schließen *Araeoscelis* direkt an die Cotylosauria (Captorhino-morpha) an, z. B. VAUGHN. Aber die Unterschiede sind viel grö-ßer, als die zwischen den Captorhinomorpha und den ältesten Synapsida. Man müßte also **konsequenterweise** die Pelycosauria auch mit den Cotylosauria in einer Subclassis vereinigen. Doch tut man das nicht, weil die Synapsida eine höchst umfangreiche Gruppe mit einigen hundert Gattungen, während die Araeoscelidia sehr formenarm sind. Derartige Umstände dürfen aber bei der syste-matischen Einreihung nicht den Ausschlag geben.

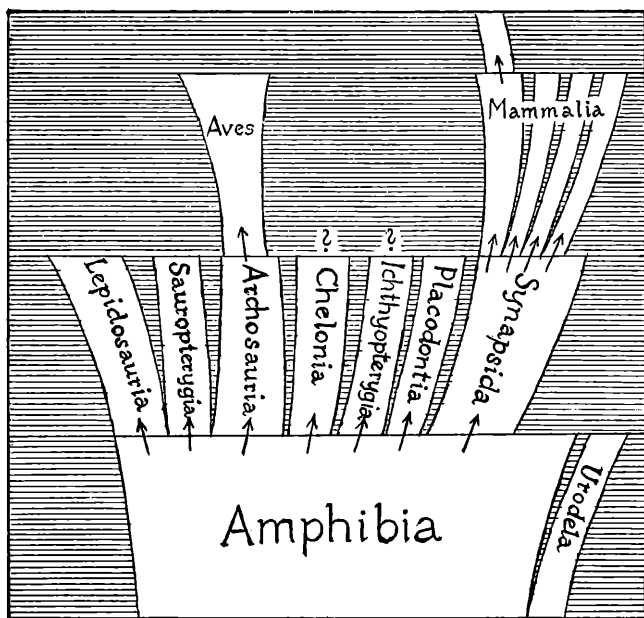


Abb. 8 Die Polyphylie der Reptilien. Nach E. Kuhn-Schnyder 1963.

Archosauria

Ihr Ursprung und ihr Verhältnis zu den Lepidosauria ist immer noch strittig. Ich halte es für möglich, daß in den Eosuchia bzw. deren Vorläufern im Oberkarbon bzw. Unterperm, die noch nicht aufgefunden sind, beide Unterklassen wurzeln.

In der Weichteilanatomie sind die heutigen Archosauria und Lepidosauria so sehr verschieden, daß KUHN-SCHNYDER für beide Gruppen verschiedene Abstammung und einen langen Eigenweg annimmt. Neuerdings hat SCHULTZE (1972) Millerosauria, Eosuchia und Thecodontia aus einer Wurzel abgeleitet. Die Eosuchia sind aber keine selbständige Ordnung, sie müssen mit den Rhynchocephalia vereinigt werden.

Die Thecodontia sind eine Gruppe mit wenig gemeinsamen Zügen, sie sind auf die Trias beschränkt, reichen aber mit einer Form in das oberste Perm der USSR (?). Unter ihnen stehen die Pseudosuchia den Krokodilen sehr nahe und man könnte beide Gruppen miteinander vereinigen, vor allem wegen des Besitzes eines einmalig ausgebildeten Tarsalgelenks. Doch sollte man vorerst, solange man die diesbezüglichen Verhältnisse bei den Parasuchia nicht kennt, mit dieser Umgruppierung abwarten.

C. C. YOUNG (1972) hat aus der Trias Chinas eine neue Unterordnung Hupehsuchia beschrieben, die sehr langschnauzig sind. Er stellt sie mit ? zu den Thecodontia. Eine neue Klassifikation der Thecodontia gab kürzlich A. S. ROMER (Breviora, 395, 1972). Er unterscheidet neben den Proterosuchia, Parasuchia und Pseudosuchia noch die Aetosauria als besondere Subordo.

Die Saurischia sind wohl polyphyletisch, d. h. Theropoden und Sauropoden bzw. Sauropodomorphen leiten sich von verschiedenen Pseudosuchiern her.

Über die Herkunft der Krokodilier hat soeben WALKER (1972) berichtet. Der Schädel von *Sphenosuchus*, im allgemeinen als Pseudosuchier aufgefaßt, von WALKER aber als Krokodilier, läßt erkennen, daß das Quadratum einst beweglich war, ein Merkmal, wie es allen Vögeln zukommt. Daher muß *Sphenosuchus* bzw. ein ganz ähnlicher Vorläufer aus der mittleren Trias (wo schon erste echte Krokodilier in Südamerika nachgewiesen sind) als Ahne der Krokodilier aufgefaßt werden. Aus derselben Wurzel kommen auch die Vögel, wie vor allem embryologische Vergleiche zwischen rezenten Krokodilen und Vögeln ergeben. Dennoch wäre nach WALKER nicht unbedingt anzunehmen, daß die Vorfahren der Krokodilier arborikol waren. Der Ableitung der Vögel von den Sphenosuchiden kann ich noch nicht voll zustimmen.

Eine sehr schwierige Frage sei am Schlusse noch kurz erörtert: kann man die z. T. warmblütigen Therapsida sowie die ebenfalls warmblütigen und behaarten Pterosauria noch bei den Reptilien unterbringen oder stellen sie selbständige Klassen dar? Und wie

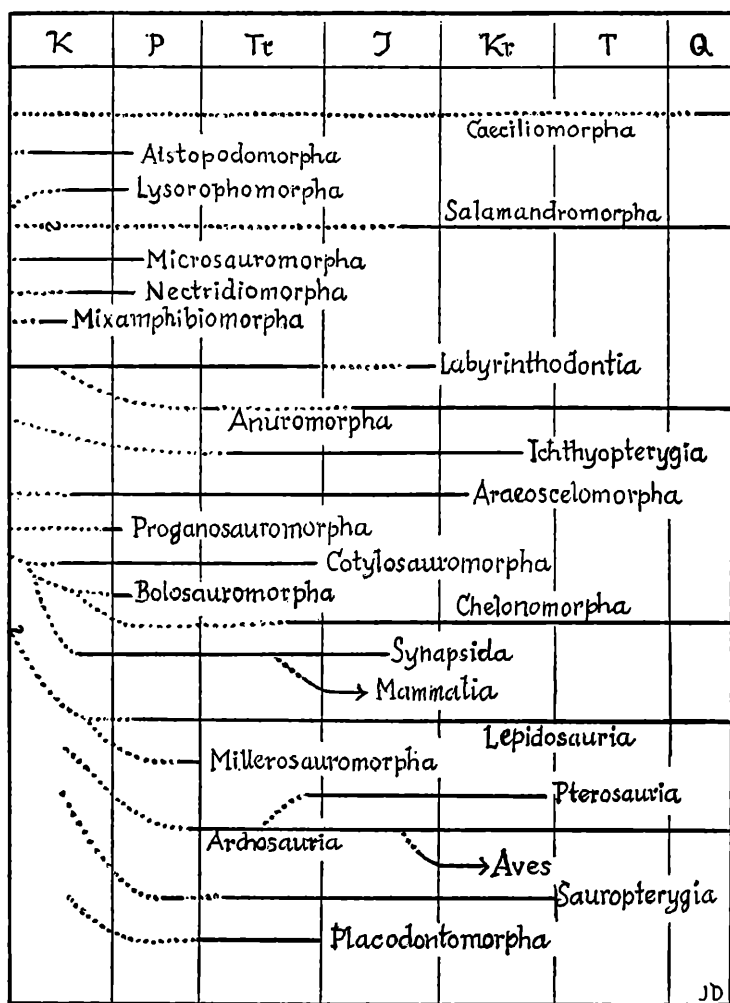


Abb. 9: Der Stammbaum der Unterklassen der Amphibien und Reptilien.
Nach O. K u h n 1971.

steht es mit den phylogenetisch völlig in der Luft hängenden Ichthyosauriern, die doch höchstwahrscheinlich direkt von Amphibien abzuleiten sind, zumal sie noch labyrinthodonten Zahnbau haben? Auch KUHN-SCHNYDER vermutet bei ihnen einen langen Eigenweg, der bei noch unbekannten Fischvorfahren beginnen mag. Jedenfalls ist eine Ableitung von Cotylosauriern unmöglich! Gewisse Ähnlichkeiten findet man natürlich zwischen allen Wirbeltiergruppen, das darf aber noch nicht zum Gedanken direkter Verwandtschaft führen.

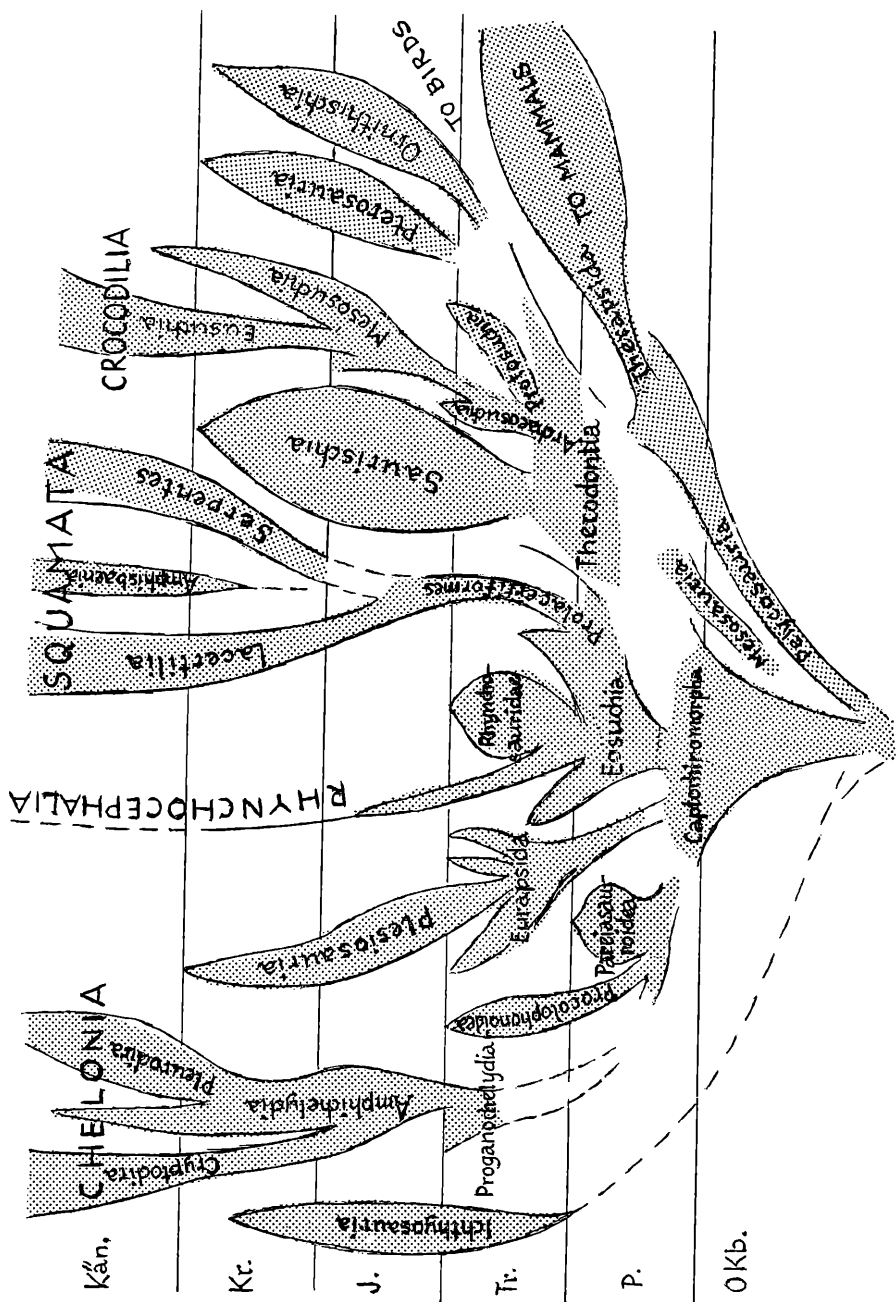


Abb. 10: Der Stammbaum der wichtigsten Gruppen der Reptilien. Nach Carroll (in Gans) 1969.

Ich möchte diese sehr schwierige Frage offen lassen, bin aber überzeugt, daß man die Reptilien eines Tages enger fassen muß, so wie einst, und in den oben genannten drei „Reptilgruppen“ selbständige Wirbeltierklassen zu sehen hat. Man könnte sie auch provisorisch als Anhang zu den Reptilien anführen. Zweifellos sind die Pterosaurier, wie auch P. WELLNHOFER betont, Archosaurier, aber der Besitz eines Haarkleides und der Warmblütigkeit schließt eigentlich die Zugehörigkeit zu den Reptilien aus, es sei denn, man faßt diesen Begriff völlig neu und läßt einige der wichtigsten diagnostischen Merkmale fallen!

Zum Abschluß bringe ich noch einige Stammbäume, um zu zeigen, wie weit die Auffassungen über die Evolution der Niederen Tetrapoden noch auseinandergehen (Abb. 8—10).

Neuere Literatur

- BOLT, J. R.: Lissamphibien origins: possible protolissamphibians from the lower permian of Oklahoma. — *Science*, 166, S. 888—891; 1969.
- CARROLL, R. L.: Problems of the origin of reptiles. — *Biol. Rev.*, 44, S. 393—432; Cambridge 1969.
- The ancestry of reptiles. — *Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B (Biol.)*, 257, No. 814, S. 267—308; London 1970.
- GINSBURG: *Traité de Zoologie*, 14 (3), 1201 S.; Paris 1970 (Beitrag fossile Reptilien).
- HOTTON, Nich. III: *Mauchchunkia bassa*, gen. et sp. nov., an anthracosaur from the upper Mississippian. — *Kirtlandia*, 12, S. 1—38; Cleveland 1970.
- KUHN, O.: Neue Fortschritte und Probleme der Paläoherpetologie. — *Ber. Naturforsch. Ges. Bamberg* 45 (1970), S. 1—41, 20 Abb.; Bamberg 1971.
- ROMER, A. S.: Problems in early amphibian history. — *J. Anim. Morph. Physiol.*, 2, S. 1—20; 1964.
- A temnospondylous labyrinthodont from the lower Carboniferous. — *Kirtlandia*, 6, S. 1—20; 1969.
- A new anthracosaurian labyrinthodont, *Proterogyrinus* etc. — *Kirtlandia*, 10, S. 1—16; 1970.
- Unorthodoxies in Reptilian Phylogeny. — *Evolution*, 25, S. 103—112; 1971.
- SCHULTZE H.-P.: Die Wirbeltiere des Erdaltertums. — *Grzimek's Tierleben, Ergänzt.-Bd. Entwicklungsgesch.*, S. 231—251; München 1972.
- TATARINOV, L. P.: Paleontology and regularities of the lower terrestrial vertebrate phylogeny. — *Zhurn. (Journ.) Paleont.*, 1972 (3), S. 121—133, 1 Abb.; Moskau 1972.
- WALKER, A. D.: New lighth on the origin of birds and crocodiles. — *Nature*, 237, S. 257—263; 1972.
- WESTOLL, T. S.: The origin of tetrapods. — *Biol. Rev.*, 18, S. 78—98; Cambridge 1943.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Bericht der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg](#)

Jahr/Year: 1972

Band/Volume: [47](#)

Autor(en)/Author(s): Kuhn Oskar

Artikel/Article: [Die Großgliederung der Amphibien und Reptilien 11-31](#)