

## Die Entfaltung der Wirbeltiere\*

mit 17 Abbildungen

von Helmut Hölder<sup>1</sup>

Vorbemerkung: Während die klassische Darstellungsweise der Paläontologie stets vom Niederen zum Höheren und vom Älteren zum Jüngeren führt, entspricht die Fragestellung der paläontologischen Forschung einem vergleichenden Hin und Her zwischen den Lebensformen der Gegenwart und der Vergangenheit. Die folgende Darstellung versucht dem dadurch Ausdruck zu verleihen, daß die Gegenwart in ihr nicht nur als Ziel des Ausblicks, sondern auch als Ausgangspunkt der Betrachtung fungiert.

Die gegenwärtige Organismenwelt der Erde stellt naturgeschichtlich gesehen nur ein Augenblicksbild dar. Wir erleben es mit, wie bedrohte Arten aussterben. Wir sehen aber auch, daß sich durch die Faktoren von Mutation und Auslese zumal unter der Hand des Pflanzen- und Tierzüchters in unserer Gegenwart neue Formen bilden, ein Vorgang, der sich – obgleich weit langsamer – auch in der vom Menschen nicht berührten Natur vollzieht und stets vollzogen hat; denn blicken wir von der heutigen Lebewelt zurück auf die in den Gesteinen als Versteinerungen oder Fossilien erhaltenen Organismenreste, so begegnen wir ja dort meistens andersartigen, heute so nicht mehr lebenden Formen. Das Leben als Ganzes ist durch die Zeiten also in Wandlung, ja in einer großen Entfaltung begriffen. Wir betrachten dazu zunächst in einem einfachen Bild (Abb. 1), wie sich die Lebensformen vom Kambrium bis zur Gegenwart folgen. Die ältesten gut bekannten tierischen Fossilien gehören ausgestorbenen Wirbellosen an, die im Kambrium nach den fast fossilieeren Gesteinen der ältesten Zeiten überraschend plötzlich in Erscheinung treten. Die schon hohe Entwicklungsstufe, z. B. der Trilobiten, setzt sicher schon eine lange Vorgeschichte voraus. Man kann vermuten, daß die organische Welt erst mit Beginn des Kambriums soweit war, Skelette, also überlieferungsfähige Hartteile, zu bilden. Auf den Wirbeltiertyp weisende fischähnliche Tiere treten erst später auf, und zwar in primitivster Gestalt noch ohne Kiefer, nur mit einem wohl zum Saugen geeigneten Mund ausgestattet. Dann folgen in unserem Bild einige Beispiele der immer höher entwickelten Organismen, die sich sowohl bei den Wirbellosen wie bei den Wirbeltieren durch Hunderte von Jahrillionen bis zur Gegenwart hin einstellen.

\* Vortrag gehalten am 1. 12. 1970 in Osnabrück

<sup>1</sup> Professor Dr. H. HÖLDER, Geologisch-Paläontologisches Institut der Westfäl. Wilhelms-Universität Münster.

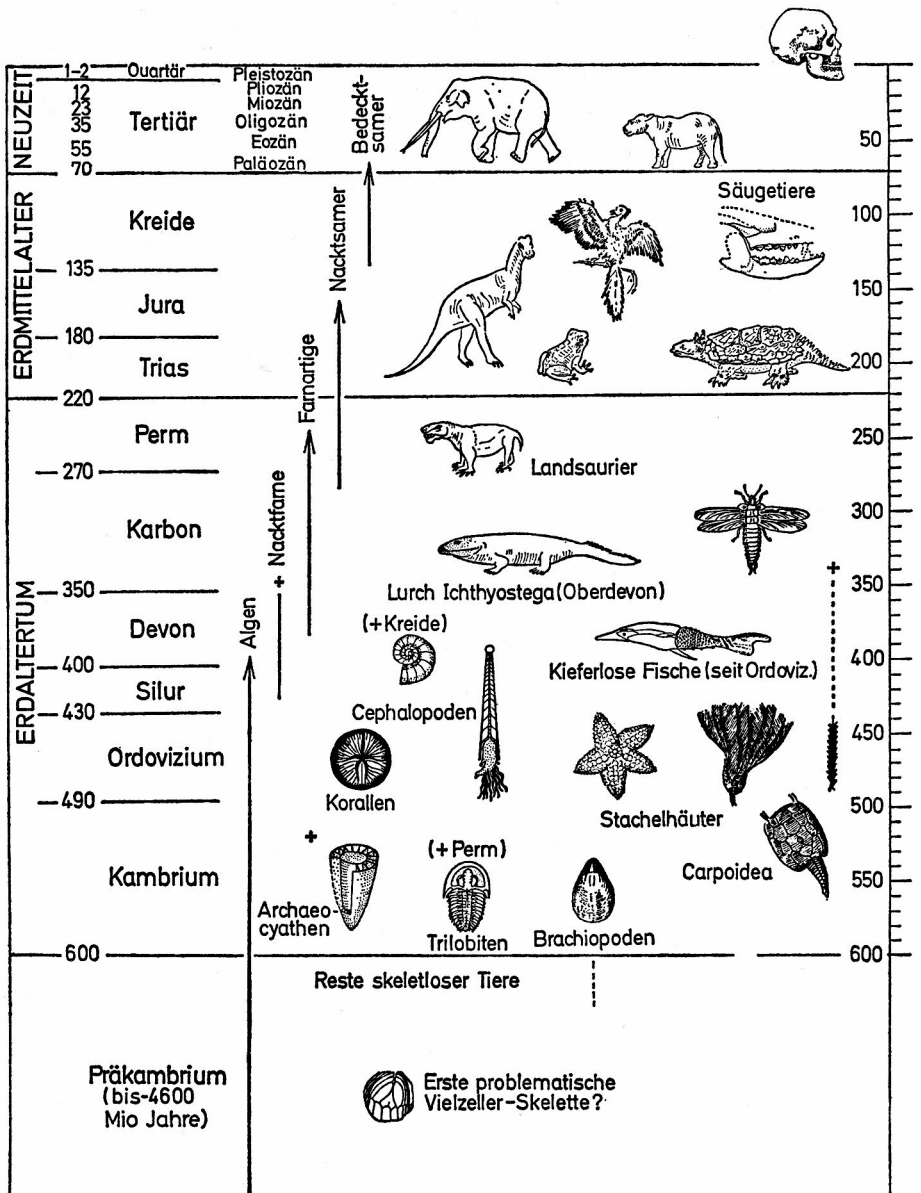


Abb. 1 Aufbau der Lebensformen in der Zeit (HÖLDER, 1968)

Einige der angegebenen Zeitwerte haben sich neuerdings etwas erhöht: Untergrenze Jura 195, Trias 230, Perm 285 Millionen Jahre.

Abb. 2 zeigt einen Stammbaum der Wirbeltiere von seiner im Bereich der frühen Fische liegenden Wurzel an, aus der er sich in vielen, zum Teil schon wieder erloschenen, Zweigen zur Gegenwart hin entfaltet.

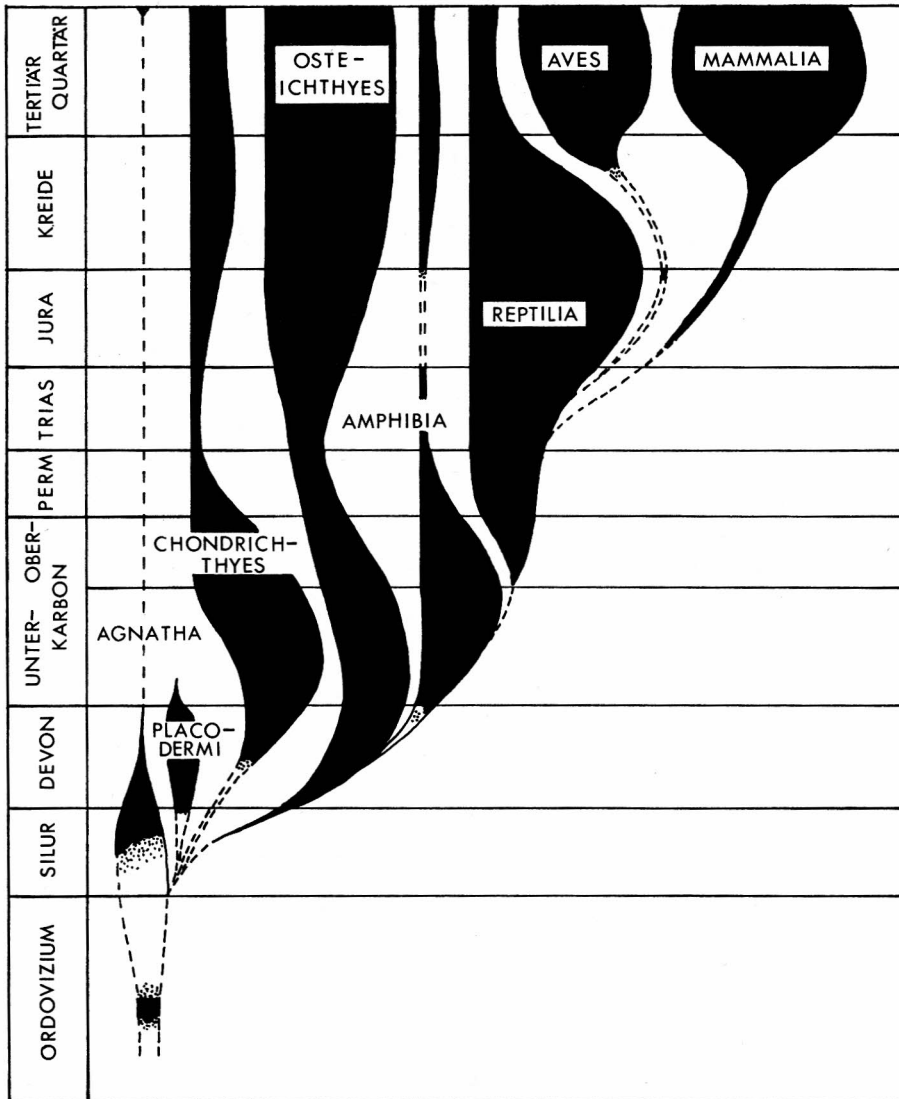


Abb. 2 Stammbaum der Wirbeltiere (nach ROMER)

Wir können aber auch den umgekehrten Weg der Betrachtung einschlagen, indem wir von der Gegenwart her diesen Zweigen entlang zurück in die Vergangenheit folgen, an ihnen also gleichsam abwärts klettern,

und wollen das einmal von der allgemein bekannten Eidechse aus tun: Wir sehen dazu in Abb. 3 einen Eidechschädel, der, außer der Nasen- und Augenöffnung jeder Schädelseite, hinten offenbar eine weitere Öffnung besitzt, die dem Ansatz der Muskulatur des Unterkiefers von innen her dient. Darunter liegt eine offene Bucht. Verfolgen wir nun die Vorfahren der Eidechsen anhand von Schädeln zurück in das ausgehende Erdaltertum vor etwa 250 Millionen Jahren, so stoßen wir dort auf die sogenannten *Eosuchier* („Frühechsen“), die sich von den Eidechsen dadurch unterscheiden, daß die offene Schädelbucht durch eine Knochen- spange noch zu einer ungefähr trapezförmigen Öffnung geschlossen ist. Die Gattung *Prolacerta* aus der Triaszeit zeigt dann, wie es durch Um- bildung dieser Knochenstange zur beginnenden Öffnung der Bucht kam. Die Verfolgung eines Merkmals durch die Zeit ermöglicht uns also, stam- mesgeschichtliche Zusammenhänge, hier den Weg von den Eosuchiern zu den heutigen Eidechsen, zu ermitteln. Dabei begegnen wir gleichsam unterwegs, in der Kreidezeit, den Mosasauriern (Maas-Sauriern), in deren Schädel diese untere Bucht auch bereits geöffnet ist, so daß sie den Eidechsen im Schädelbau also schon entsprechen. Ihre Extremitäten aber – in Abb. 3 skizzenhaft dargestellt – sind durch Vermehrung der Fingerglieder und andere Umbildungen, z. B. Verkürzung der punktiert gezeichneten Armknochen, offensichtlich zu einer Paddel geworden. Die

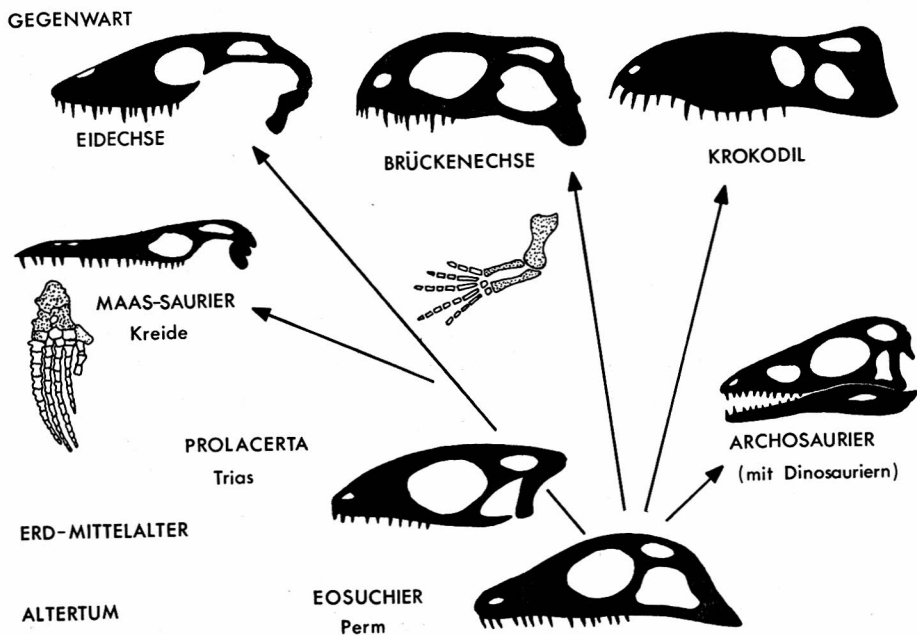


Abb. 3 Die fossilen und lebenden Verwandten der Eidechse



Mosasaurier waren riesige und, wie das Gebiß zeigt, räuberische Meer-echsen, die sich von eidechsenverwandten, landbewohnenden Vorfahren an das Wasserleben angepaßt haben. Wir werden diesen Weg ins Wasser später an weiteren Beispielen verfolgen können.

Die Eosuchier bilden aber, wie der weitere Vergleich anhand des hier herangezogenen Schädelmerkmals zeigt, nicht nur die Wurzel der Eidechsen, sondern auch noch zweier anderer heutiger Tiergruppen, nämlich erstens der Krokodile und zweitens der merkwürdigen, besonders urtümlichen Brückenechse der neuseeländischen Inselwelt; beide Gruppen behielten den alten Bau der beiden ganz umschlossenen Schläfenöffnungen bis heute bei. Außerdem lassen sich die im Erdmittelalter besonders wichtigen Archosaurier (von griechisch *árchos* = Herrscher, also die damals herrschenden Saurier) auf die Eosuchier zurückführen. Bei ihnen entstand eine weitere Schädelöffnung vor dem Auge. Dazu gehören vor allem die sogenannten Dinosaurier, also die Riesensaurier (*deinós* griech. = gewaltig, schrecklich), bei deren Betrachtung wir in eine seltsame und heute ausgestorbene Wirbeltierwelt eintauchen. Abb. 4 zeigt unten eine zweifüßig schreitende oder laufende, gegenüber der normalen Vierfüßigkeit also schon spezialisierte Form. Eine Differenzierung des Beckenbaues führt zu paralleler Entwicklung zweier Hauptgruppen, nämlich der Saurischier mit normal divergierender und der Ornithischier mit paralleler vogelähnlicher Stellung von Sitz- und Schambein (griechisch *saúros* = Echse, *órnis* = Vogel, *ischion* = Hüfte). Die Saurischier sind teils Pflanzen-, teils Fleischfresser, die Ornithischier nur Pflanzenfresser. In beiden Gruppen bilden sich neben zweifüßig bleibenden auch – manchmal sekundär wieder – vierfüßig schreitende Formen heraus. *Brontosaurus* wurde 25–30 m lang, ein Pflanzenfresser mit winzigem Kopf. Der 10 m lange *Tyrannosaurus* (oben rechts) in der Kreidezeit mit ganz auffallend kleinen, fast verkümmert erscheinenden, zum Greifen der Beute aber offenbar geeigneten Armen war eines der größten Landraubtiere der Erdgeschichte. Der Ornithischier *Stegosaurus* wurde vielleicht durch die Last seiner doppelreihigen Panzerplatten, die ihm im Laufe der Jahrtausende durch Veränderungen im Erbgut zugefallen waren, wieder zu vierbeiniger Fortbewegungsweise gezwungen.

Solche Dinosaurier lebten auch bei uns. Auf der Schichtfläche eines naturgeschützten Jura-Steinbruchs bei Barkhausen a. d. Hunte im Wiehengebirge sind gewaltige elefantenfüßige Fährten von Pflanzenfressern, aber auch dreizehige Raubsaurier-Fährten zu sehen. Es mag einen Augenblick erscheinen, als hätten wir hier Zeugen eines Kampfes oder einer Verfolgung in steingewordenem einstigen Wattenschlick vor uns. Wahrscheinlicher aber wurden die verschiedenen Fährten in einem gewissen Abstand von Stunden und Tagen in den weichen Schlick getreten, der genau die nötige Konsistenz hatte, um diese Eindrücke als „Tritt-

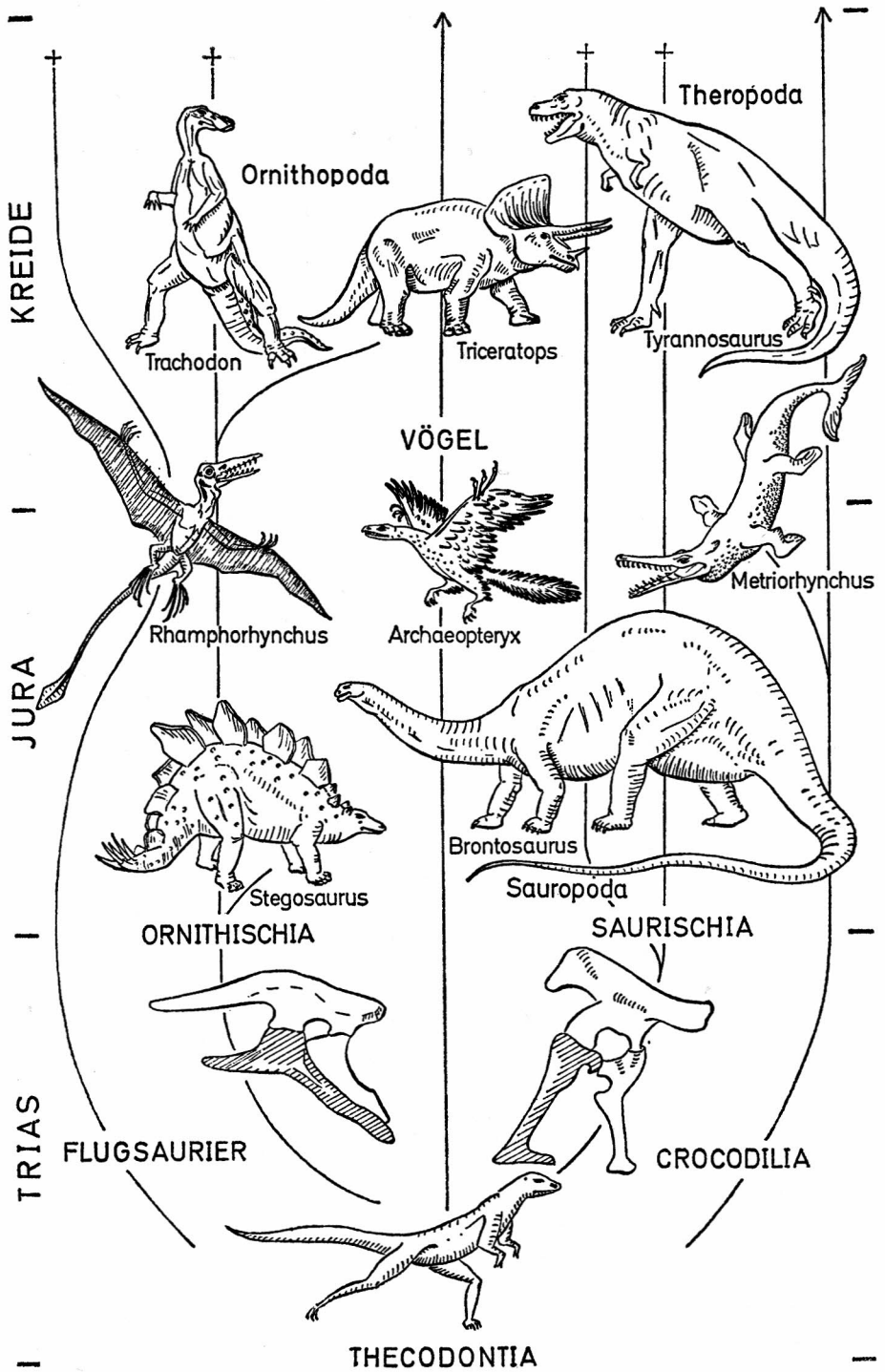


Abb. 4 Entfaltung der Archosaurier (HOLDER, 1968, nach COLBERT)

siegel“ zu erhalten und dank weiterer Eindeckung im Gestein zu überliefern.

Den Sauriern mit zwei oder drei Schädelöffnungen (Eidechsenverwandten und Archosauriern) gehen einfachere Typen voran, z. B. solche mit nur einer Öffnung hinter der Augenöffnung in verschiedener Höhenlage, und ein noch primitiverer Typ, der ein, abgesehen von Nasen- und Augenöffnungen, geschlossenes Schädeldach hatte (Abb. 5). Die diesem

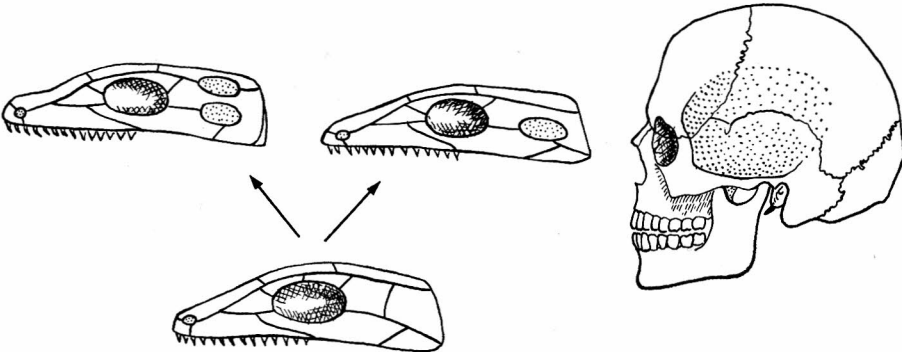


Abb. 5 Schläfenöffnungen bei Sauriern und Mensch (nach EHRENBERG)

letzteren Typ zugehörnden Skelette aus der Perm- und Karbonzeit sind auch der Gestalt nach primitiver; sie ähneln in vieler Hinsicht den Lurchen und weisen auf die Abstammung der primitiven Reptilien bzw. Saurier dorthier. Denn das geschlossene Schädeldach ist noch für viele heutige und für alle alten Lurche charakteristisch und findet sich mit ähnlichem Knochenmosaik auch bei jener Gruppe von Fischen, aus der die Lurche ihrerseits hervorgegangen sind.

Die ältesten fischähnlichen Tiere, seit dem Ordovizium, vor allem aber aus dem Devon bekannt – wir begegneten ihnen schon in dem anfangs gezeigten Lebensbild –, besaßen keine Kiefer und auch keine Wirbelsäule, sondern statt dieser nur eine Chorda. Sie trugen ein teils schuppiges, teils aus großen Panzerplatten bestehendes Außenskelett, im Kopfbereich aber auch schon ein knöchernes Innenskelett. Der schwedische Forscher STENSIÖ hat den Innenbau dieser nur wenige Zentimeter großen Schädel 1927 mit Hilfe von Dünnschliffen auf Gehirnhöhlen, Nervenkanäle usw. untersucht. Dabei war die Entdeckung von nur zwei – statt in der Regel drei – Bogengängen des Labyrinths (Gleichgewichtsorganes im Ohrbereich) wichtig. Das läßt auf Verwandtschaft mit den rezenten Rundmäulern (Cyclostomen) schließen, die den gleichen einfachen Bau des Labyrinths zeigen und denen außerdem ebenso wie ihren Vorfahren im Erdaltertum ein Kieferapparat fehlt, an dessen

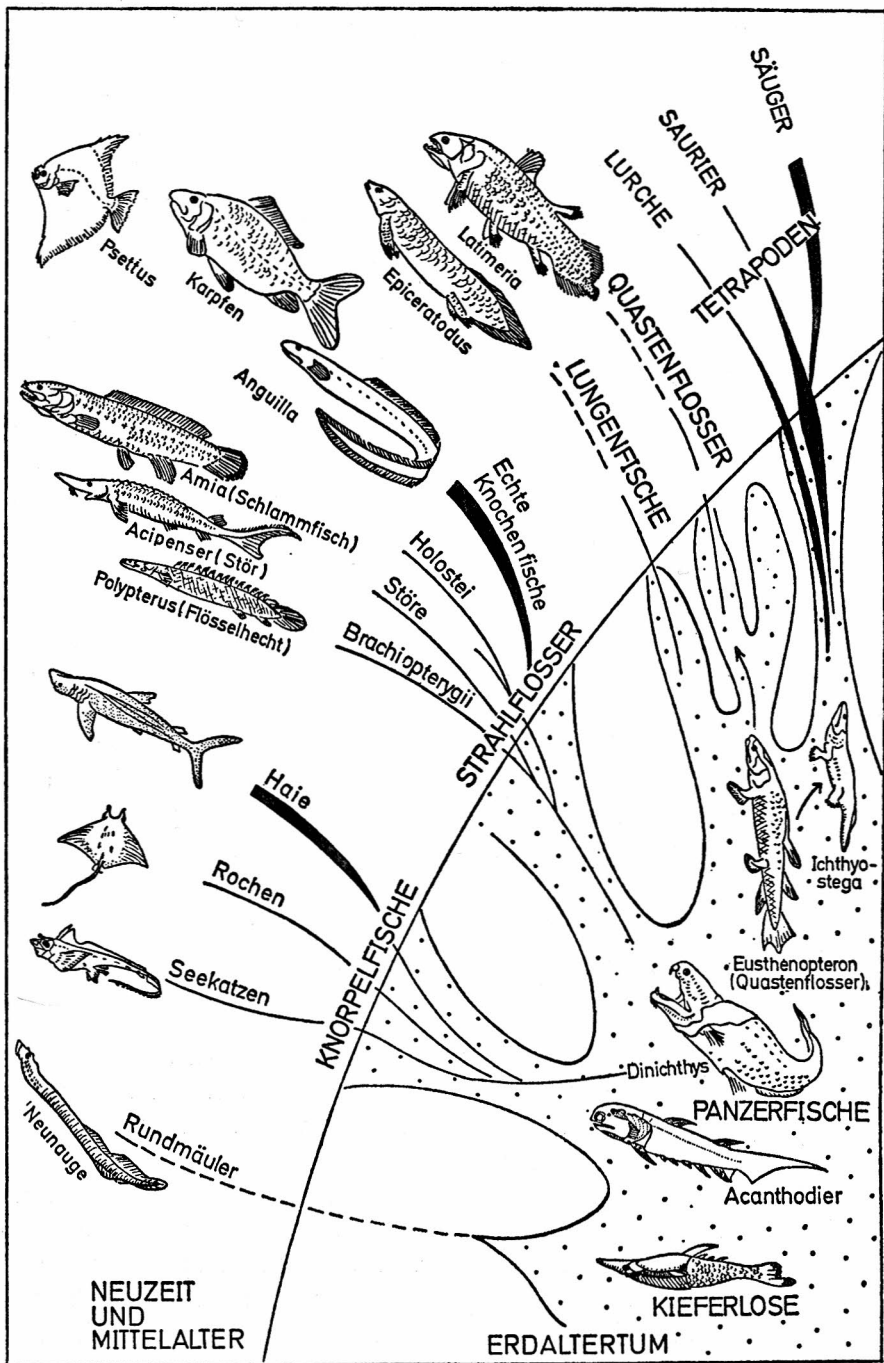


Abb. 6 Entfaltung der Fische (HÖLDER, 1968)

Stelle sie einen sehr spezialisierten Saugmund besitzen. Heutige Rundmäuler haben allerdings überhaupt kein knöchernes Skelett. Es ging im Laufe der weiteren Entwicklung offenbar wieder verloren, so daß diese kieferlosen Fische in jüngerer erdgeschichtlicher Zeit nicht mehr fossil werden konnten. Die Vertreter des Erdaltertums scheinen von ihren Verwandten der Gegenwart also nur infolge einer Überlieferungslücke von 350 Jahrmillionen getrennt (Abb. 6). Die jüngst gelungene Entdeckung von Resten eines fossilen Cyclostomen (Neunauges) aus dem Karbon macht es wahrscheinlich, daß diese knochenlosen Urfische auch schon gleichzeitig mit ihren Knochentragenden, seit dem Devon ausgestorbenen Verwandten lebten.

Obwohl auch schon die primitiven Kieferlosen knöchernen Panzer trugen, versteht man unter den eigentlichen Panzerfischen eine höher entwickelte Gruppe, die sich von jenen durch den Erwerb eines Kieferapparates unterscheidet (Abb. 6). Er entstand, nach allem, was wir aus paläontologischen und zoologischen Befunden wissen, durch Umbildung eines der vorderen knöchernen Kiemenbögen der kieferlosen Vorfahren. Die Kieferknochen der Panzerfische trugen noch keine echten Zähne, wohl aber zahnartige Fortsätze. Mit dem Kiefererwerb, hervorgerufen durch Mutationen, war also gleichsam eine „Erfindung“ gemacht, die das Erfassen der Beute auf der Jagd und ihr Zerbeißen im Maul ermöglichte. Und wenn wir wollen, können wir sagen, daß dadurch auch bereits die Möglichkeit dafür geschaffen wurde, daß wir sprechen können, was ja den Kieferapparat ebenfalls voraussetzt. Es war eine Erfindung der Natur, die sich dank ihrer Bewährung auf das gesamte höhere Wirbeltierreich übertrug.

Ein anderer wichtiger Fortschritt der Panzerfische besteht darin, daß der sehnige Strang der Chorda zum wirbeltragenden Organ wird, indem er sich von oben und unten mit Knochenspannen umgibt.

Abb. 6 scheint darauf hinzuweisen, daß die Panzerfische einem gemeinsamen Wurzelbereich der Knorpel- und der Strahlflosserfische angehören. Nach jüngsten Untersuchungen kommt ihnen diese Stellung wahrscheinlich jedoch nur in bezug auf die Seekatzen unter den Knorpelfischen zu. Die übrigen Knorpelfische sind möglicherweise auf die Acanthodier (Flossenhaie) zurückzuführen, die wir hier im übrigen beiseite lassen, während die Strahlflosser, denen das Riesenheer der heutigen höheren Knochenfische angehört, vermutlich ebenfalls schon neben den Panzerfischen als eigene, freilich noch wenig bekannte Linie existierten. Aus der Juraformation Deutschlands sind altertümliche Strahlflosser (Ganoidfische) mit prachtvoll erhaltenem glänzenden Schuppenkleid bekannt.

Lassen Sie uns jedoch sogleich die zentralere Frage stellen, wie denn aus den wasserbewohnenden Fischen die landbewohnenden Wir-

beltiere entstanden, über die wir ja vorhin schon zu diesen alten Wasserbewohnern „hinuntergestiegen“ sind. Man könnte hier an die Lungenfische der heutigen Tierwelt denken, die in den Flüssen der Südkontinente auch Trockenperioden zu überstehen vermögen. Kein Wunder, daß man diese Organisation früher für das Sprungbrett der Wirbeltiere zum Leben an Land hielt, was sich aber als Irrtum herausgestellt hat. Es gibt vielmehr eine andere Fischgruppe, die dafür noch bessere Voraussetzungen besitzt, nämlich die sogenannten Quastenflosser (Crossopterygier). Ihr einziger lebender Vertreter *Latimeria* ist in Abb. 6 über dem australischen Lungenfisch (*Epiceratodus*) dargestellt. Man hat das Tier erst 1943 vor der ostafrikanischen Küste entdeckt. Die Quastenflosser haben vor allem in der Devon- und Karbonzeit eine wichtige Rolle gespielt.

Sie unterscheiden sich von den Lungenfischen unter anderem häufig im Bau der Flosse, die in ihrer körperwärtigen (proximalen) Partie sehr

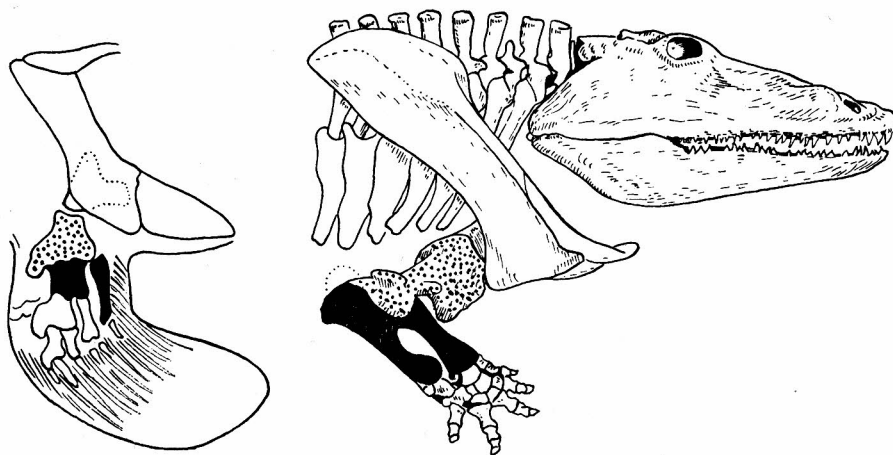


Abb. 7 Crossopterygier-Flosse und Lurch  
(Schädel und Vorderextremität)  
(HÖLDER, 1968, nach anderen Autoren)

starke Knochenelemente besitzt (Abb. 7). Dieses Knochenmosaik läßt sich als Vorstufe der Lurch-Extremität verstehen. Die Bauweise dieser Flosse mag zunächst dem Staken auf dem Grunde der Gewässer gedient haben, bot aber zugleich auch eine Voraussetzung für den künftigen Schritt an Land. Denn so ausgestattete Tiere vermochten im Notfall wohl von einem austrocknenden in einen nahen, noch wasserführenden Tümpel überzuwechseln. In der Tat haben wir in der damaligen Devonzeit auf dem „alten roten Nordkontinent“ ein Trockenklima, unter dem solche Situationen häufig eintreten konnten.

Doch war es mit dieser einen Voraussetzung natürlich noch nicht getan; denn zum Aufenthalt an Land bedarf es ja auch des Vermögens der Luftatmung. Und es ist nun etwas von dem Seltsamsten der Lebensgeschichte, daß Feinuntersuchungen an dem Schädelbau devonischer Quastenflosser auch Veränderungen erkennen ließen, die diese neue Weise des Atmens ermöglichen. Bei einem normalen Fisch durchströmt das Wasser zum Riechen paarige Riechgruben, aus denen es wieder nach außen tritt (Abb. 8). Eine Schwimmblase dient dem Gleichgewicht.

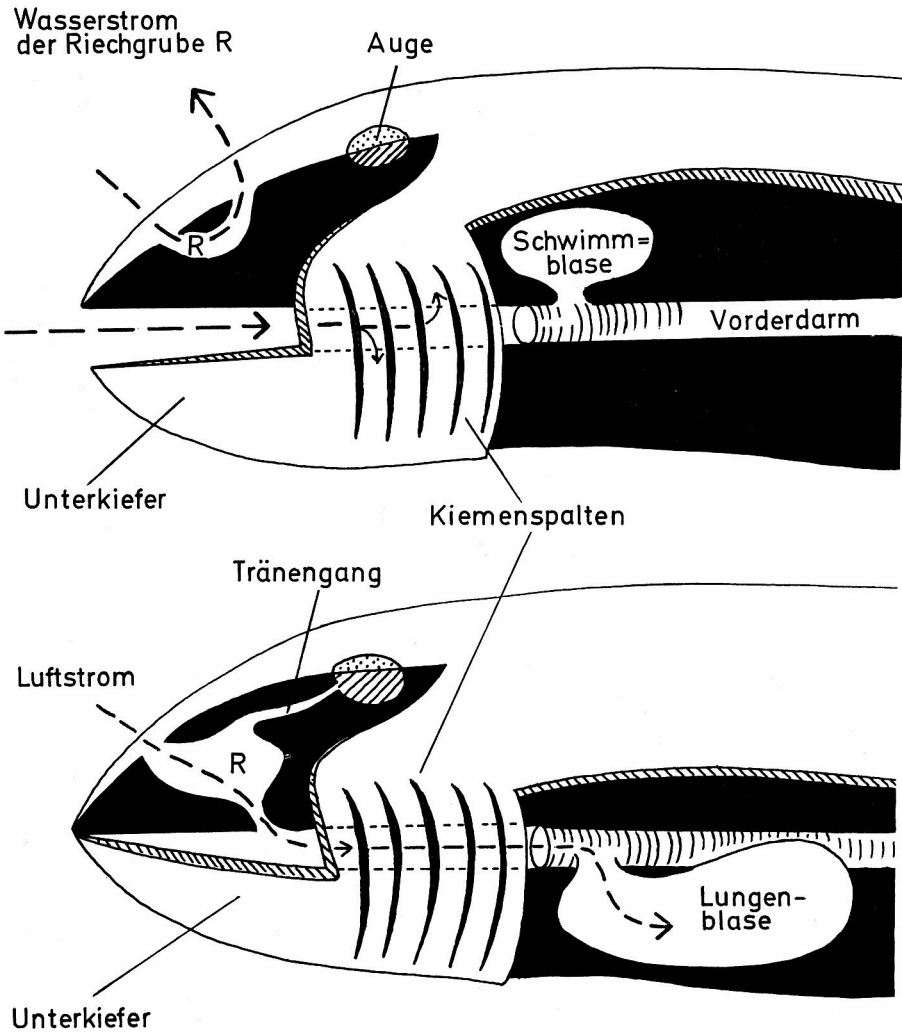


Abb. 8 Kiemenatmung der Fische und zusätzliche Lungenatmung der Quastenflosser (HÖLDER, 1968)

Bei den devonzeitlichen Quastenflossern wird zugleich mit der Umbildung der Flossen eine weitere „Erfindung“ gemacht: Die Riechgrube öffnet sich nämlich über einen inneren Nasengang zum Gaumendach. Wenn nun der Fisch im Schlamm eines austrocknenden Gewässers lag, so konnte er bei geschlossenem Maul Luft einströmen lassen. Statt der für solche Atmung ungeeigneten Kiemen wurde, als dritte seltsame Anpassung, offensichtlich die Schwimmblase als Lungenblase verwendet. Wir wissen von der Existenz der Schwimm- bzw. Lungenblase durch feinste Knochenplättchen, die sich manchmal darauf erhalten haben. Ohne dieses Zusammenspiel mehrerer Umbildungen wäre der Fisch trotz des seinen Extremitäten möglichen Schrittes an Land bei Austrocknung verloren gewesen. Denn ein durch das Maul eintretender Luftstrom hätte sofort zur Austrocknung und zum Verdunstungstod geführt. Nur bei geschlossenem Maul und Luftzufuhr durch die neuerworbenen inneren Nasenöffnungen war erstmals Luftatmung möglich, deren „Technik“ sich dann auf alle weiteren landbewohnenden Wirbeltiere übertrug. Diese zusammenstimmenden Umbildungen, deren jede einen Zufall in den vielen Veränderungen des Erbguts durch Mutationen darstellt, schufen also schon im Wasserleben die Voraussetzungen für den ersten Schritt an Land (Abb. 9). Erwähnt sei noch, daß mit dem Durchbruch der inneren Nasenöffnungen von der Riechgrube aus auch ein Durchbruch zum Auge erfolgte, den wir noch heute bei uns selber als Tränenangang besitzen. Man könnte also sagen, daß damals das Weinen bis in alle seine seelischen

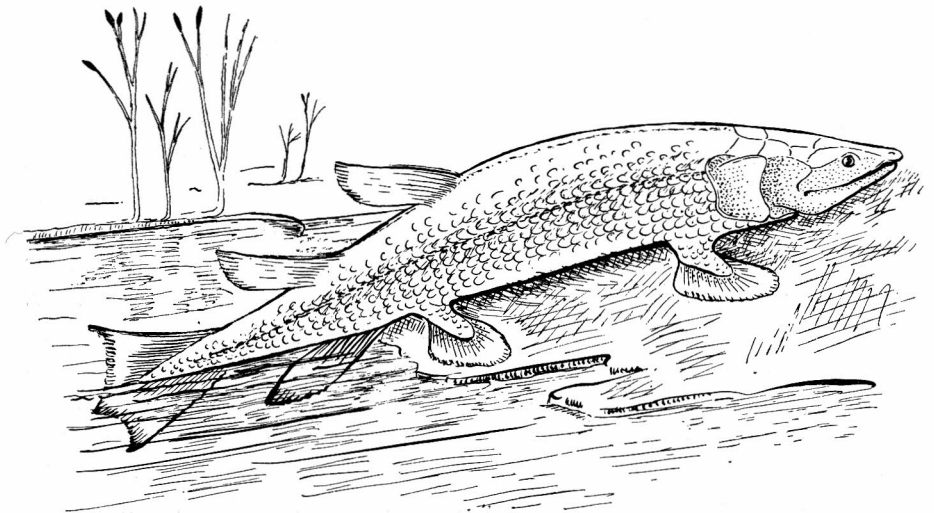


Abb. 9 Schritt an Land (Quastenflosser: *Eusthenopteron*) (nach ROMER, 1946)



Regungen und Möglichkeiten hinein bei den Quastenflosserfischen vorbereitet wurde, freilich zunächst sicher im Dienst einer ganz anderen, vermutlich der Reinigung dienenden Funktion, die dieser neu gebildete Gang im Schädelskelett ermöglichte.

Eine Übergangsform zwischen Fisch und Landtier, *Ichthyostega* (Abb. 6) mit lebenslangem Besitz eines Fischeschwanzes, ist uns aus dem oberen Devon von Grönland überliefert. In der Steinkohlenzeit lebten dann 3 m lange Lurche (Abb. 7), die keinen solchen Fischeschwanz mehr hatten, also vom Wasser während ihres Erwachsenenendaseins schon unabhängiger waren. Der Grundplan des Lurchskeletts mit den seit *Ichthyostega* vorhandenen fünfzehigen Vorder- und Hinterextremitäten kennzeichnet noch uns Menschen; wir erkennen also an dem fremdartigen Steinkohlenlurch bereits viele uns verwandte und unmittelbar angehende Züge.

Von den Lurchen jener alten Zeit – die sich selbst in vielen Linien weiter entfalteten – führt dann der Organisationsweg weiter zu den Sauriern („Reptilien“), die, wie wir schon sahen, anfangs ebenfalls noch das geschlossene Schädeldach der Lurche zeigen. Wir sind dabei im Gang unserer Betrachtung nun also wieder auf dem Wege herauf aus der Vergangenheit in Richtung auf die moderneren Formen.

Dabei kommen wir auch wieder zu den wasserbewohnenden Sauriern, denen wir schon anfangs in den Mosasaurier, jenem Seitenzweig der Eidechsenverwandten, begegnet sind. Es ist eine merkwürdige Erscheinung, daß das Leben, nachdem es einmal das schwierige Experiment des Schrittes an Land unter vielen Umbildungen, Schwierigkeiten (stärkeres Stützskelett, Umstellung der Atmung, Austrocknungsschutz!) gemeistert hatte, gleichsam keine Ruhe gab und auch den umgekehrten Weg zurück ins Wasser, ins Meer wiederum versuchte, ja in einer Reihe von Entwicklungslinien wiederum bis zur Vollendung führte. Schwimffähigkeit besitzen auch viele Landtiere. *Ceresiosaurus* aus der Trias (Abb. 10) besitzt jedoch Schreitextremitäten, an denen eine leichte Vermehrung der normalen Zahl der Finger- und Zehenglieder erkennbar ist. Das ist ein charakteristisches Indiz dafür, daß solche Tiere im Begriff sind, durch Mutationen die Voraussetzungen für das ständige Leben im Wasser zu erwerben; denn die wasserangepaßte Extremität hat häufig mehr Finger- und Zehenglieder als die eines Landtieres. Dieser kleine Anfang führte nun im Laufe von Jahrmillionen über viele Zwischenformen zu den Plesiosauriern der Jura- und Kreidezeit, bei denen die Extremitäten starke Vermehrung der Phalangen zeigen (Abb. 10 und 11). Oberarm und Oberschenkel sind beilartig breit und die anschließenden Unterarm- und Unterschenkelknochen kurz und plattenartig geworden, angepaßt an das Rudern im Wasser, wobei dem langen Hals mit dem kleinen Kopf Angel-funktion zukommt.

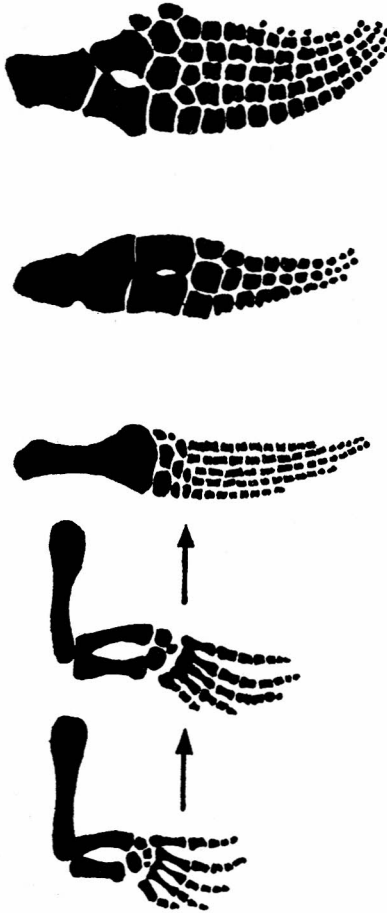


Abb. 10 Umbildung der Extremitäten nach dem Übergang vom Land ins Wasser  
 Von unten: *Lariosaurus* mit normaler und *Ceresiosaurus* mit etwas erhöhter Zehengliederzahl (beide Trias), darüber Plesiosaurier der Oberkreide. Oben zwei Ichthyosaurier-Flossen aus der Trias  
 (nach KUHN-SCHNYDER, 1952)

Die bekannten Ichthyosaurier stellen einen anderen Zweig ausgestorbener meerbewohnender Saurier dar, der die Anpassung auf eine andere Weise vollzog: nämlich durch Unterdrückung des Halses zugunsten der Stromlinienform. Die flossenartigen Extremitäten aber sind unter Vermehrung der Phalangen und Verkürzung der Unterarm- und Unterschenkelknochen ähnlich wie bei den Plesiosauriern umgebildet (Abb. 10 und 11). Ihre im Vergleich zu den Plesiosauriern geringe Größe kommt daher, daß die Ichthyosaurier eine abgeknickte Schwanzwirbelsäule mit einer senkrechtstehenden, im übrigen aber delphinartigen Schwanzflosse hatten, mit der sie sich pfeilschnell durch das Wasser bewegen konnten. Wir finden solche Schwanzflossen manchmal im Gestein unter günstigen Verhältnissen mit Hautresten erhalten. Die Plesiosaurier dagegen hatten offenbar keine Schwanzflosse, konnten den Schwanz also nicht zur Fortbewegung einsetzen und brauchten dem-

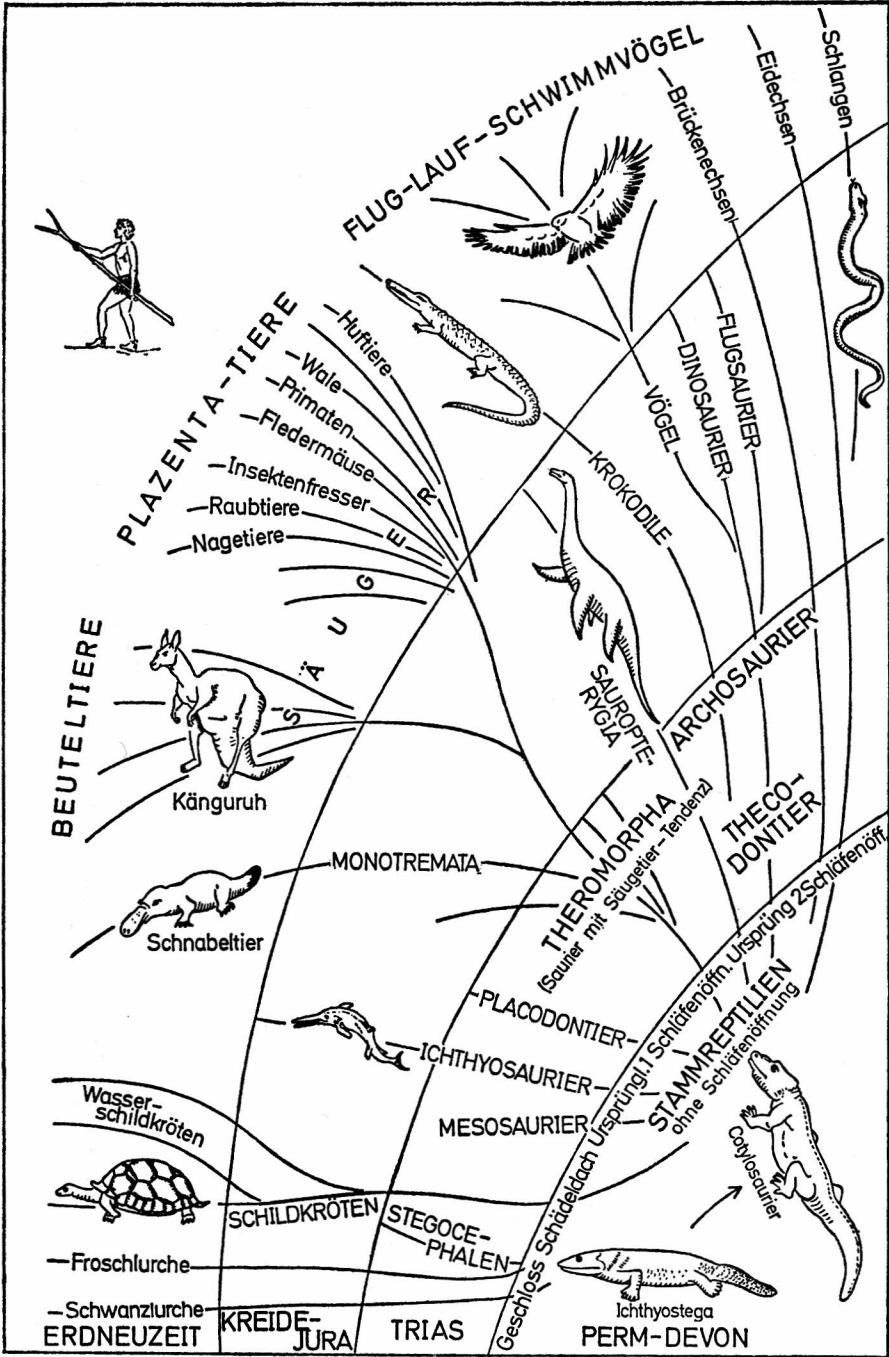


Abb. 11 Entfaltung der Tetrapoden (HOLDER, 1968)  
 Sauropterygier = Plesiosaurier und deren Verwandte (vgl. S. 13)

gemäß große Extremitäten zu raschem Rudern, die dann auch großer plattenartiger Gürtelknochen bedurften. Der Liasschiefer von Holzmaden im schwäbischen Jura birgt Ichthyosaurierskelette, die unter den Rippen ein oder auch mehrere Skelette sehr junger Tiere zeigen. Man nahm früher an, daß die Fische ihre eigenen Jungen fraßen, was in der Tierwelt ja gelegentlich durchaus vorkommt. Aber ihre geringe Schlundweite erlaubte eine solche Nahrung nicht; wir wissen vielmehr, daß diese aus kleineren Fischen und Tintenfischen bestand. Die kleinen Individuen sind also mit Sicherheit ungeborene Jungtiere im Mutterleib. Das Gebären lebendiger Junger ist hier nichts anderes als eine der Anpassungen an das Wasserleben, bei dem die Eier nicht mehr wie bei den Vorfahren an Land abgelegt werden konnten. Die Natur ging deshalb dazu über, die Eihüllen schon im Mutterleib zur Sprengung zu bringen und die Tiere lebendig ins Wasser zu entlassen.

Es gibt noch eine weitere Gruppe ins Wasser zurückkehrender Saurier, nämlich einen Zweig der jurazeitlichen Krokodile. Der vor allem wiederum von Holzmaden in wundervollen Skeletten bekannte *Stenosaurosaurus* zeigt schon auffallend kleine Vorderextremitäten, so daß dieses Tier sicher schon viel geschwommen ist. Im oberen Jura finden wir dann kleine Krokodile (*Metriorhynchus*, Abb. 4, und *Geosaurus*, Abb. 12), deren Hinterextremitäten zwar auffallend langgestreckt, im übrigen aber normal gebaut sind, während die Vorderextremitäten plattenartige Verkürzung der Armknochen sowie der Glieder eines Fingers zeigen. Außerdem weist der merkwürdig abgeknickte und mit verlängerten Wirbelfortsätzen ausgestattete Schwanz auf den Besitz einer Schwanzflosse. Hier

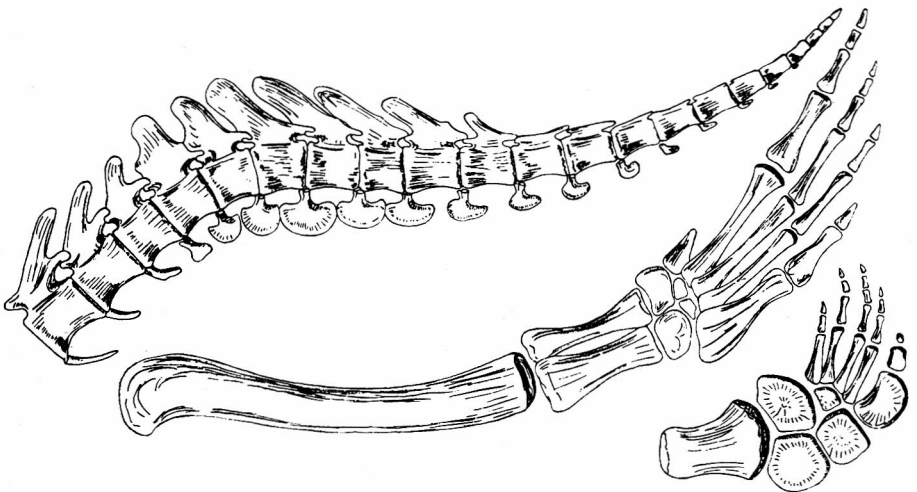


Abb. 12 *Geosaurus*, Meerkrokodil aus dem Oberen Jura von Württemberg. Schwanz, Hinter- und kurze Vorderextremität (nach FRAAS, 1902)

hat sich also offenbar das gleiche angebahnt, was wir schon von der Anpassung der Ichthyosaurier ans Wasserleben kennen: die Verkürzung von Extremitäten-Knochen zur Bildung einer Paddel – aber bei den Meereskrokodilen nur in einem Finger, während die übrigen vier Finger unverändert blieben. Wir sehen den Vorgang hier offenbar mitten im Vollzug, noch unfertig, was um so interessanter ist, als wir die Vorfahren der Ichthyosaurier, die solche Übergangsmerkmale ebenfalls zeigen müßten, bisher nicht kennen. Die Überlieferung des fossilen Fundgutes ist also lückenhaft. Die Anpassung dieses Zweigs der Krokodile an das Wasserleben ist übrigens nicht zur Vollendung gelangt, da sie in der frühen Kreidezeit aus unbekanntem Ursachen ausgestorben sind.

Die Saurier haben aber nicht nur das Meer zurückerobert, sondern sich auch das Luft-„Meer“ erschlossen, das den Wirbeltieren bis dahin – vom kurzen Flug mancher Fische abgesehen – unzugänglich war. (Fliegende Insekten gab es dagegen schon in der Steinkohlenzeit!) Die aus der Jura- und Kreidezeit bekannten Flugsaurier lassen sich nach ihrem Skelettbau auf landbewohnende triassische Archosaurier zurückführen (Abb. 4). Ihr kennzeichnendes Merkmal ist eine außerordentliche Verlängerung der Glieder des vierten Fingers, von dem sich, wie wir von besonders günstig erhaltenen Exemplaren wissen, eine sehnige Flughaut zum Körper hin spannte. Es gibt zwei Gruppen: die älteren langschwänzigen Rhamphorhynchen und die etwas jüngeren kurzschwänzigen oder fast schwanzlosen Pterodactylen. Die Größe schwankt zwischen Amsel und größtem überhaupt bekannten Flugtier, dem *Pteranodon* der nordamerikanischen Oberkreide mit 8 m Flügelspannweite. Dieser Riese gehört, wie so manches Mal, der Endzeit der Entwicklungsgruppe an, die zusammen mit einem auch sonst um sich greifenden, immer noch rätselhaften Sauriersterben am Ende der Kreidezeit erloschen ist.

Zugleich mit den Flugsauriern entstanden – wahrscheinlich ebenfalls aus den Pseudosuchiern\* – die ersten Vögel, die bisher nur in wenigen Skeletten des berühmten Urvogels *Archaeopteryx* (Abb. 4) aus Juraablagerungen der Fränkischen Alb bekannt sind. Die Funde sind nur dem riesigen Steinbruchbetrieb zu verdanken, der sich insbesondere seit der Erfindung der Lithographie (Steindrucktechnik, 1796) dort ergab. Auch *Archaeopteryx* besitzt ein zartgliedriges, noch saurierähnliches Skelett, um das sich in dem feinkörnigen Gestein der Abdruck einer altertümlichen Befiederung abzeichnet. Der Schädel ist bezahnt, die Vorderextremitäten freilich zeigen in ihren vorderen Teilen eine beginnende vogelartige Umbildung. Es handelt sich also um eine Mischung noch saurier- und schon vogelartiger Merkmale. Insbesondere das Gefieder

\* Die Frage, ob die Wurzel nicht doch bei den Ornithischiern zu suchen sei, ist neuerdings wieder umstritten.

gibt dabei den Ausschlag dafür, daß wir schon von einem Vogel sprechen. Stellen wir uns freilich vor, diese Tiere wären mit *Archaeopteryx* erloschen, so wie wir das vorhin von der meerbewohnenden Krokodilgruppe hörten, dann würden wir heute wahrscheinlich gar nicht von Vögeln als einer eigenen Tierklasse, sondern von einer aberranten, d. h. seltsamen Form gefiederter Saurier, reden. Von Vögeln sprechen wir nur, weil der „Erfindung“ des Gefieders ein solcher Erfolg beschieden war. Denn sie bot gegenüber der Flughaut noch bessere „technische“ Möglichkeiten, vor allem Wärmeschutz (Warmblüter!). Dadurch erlangten die Vögel, die anfangs nichts anderes als gefiederte Saurier waren, allmählich Vorrang gegenüber den mit Flughaut ausgestatteten Verwandten.

Auch bei den Vögeln kam es, nachdem sie das Luftmeer erobert hatten, durch Umbildungen weiterer Art wieder zur Rückkehr mancher Entwicklungslinien auf den Boden: die Schreitvögel verlieren die Flügel, die Pinguine kehren unter deren Umbildung zu Flossen wieder zu vollendeter Schwimm- und Tauchfähigkeit zurück.

Werfen wir nochmals einen Blick auf den von uns verfolgten aufsteigenden Weg der Wirbeltierentwicklung: Ausgangspunkt ist die wasserlebende Fischwelt, von der es in der Devonzeit über die frühesten Lurche zum Landleben geht (Abb. 13, in der der punktierte Bereich rein schematisch das Wasser mit seiner Lebewelt und seinen Entwicklungslinien, der unpunktierte Sektor aber das Land bedeutet). Den Lurchen schließt sich dann die reiche Entfaltung der Saurier des Landes und die Rückkehr mancher Zweige ins Wasser an, die allerdings – abgesehen von den Schildkröten – heute ausgestorben sind. Etwas später kommt es zur Eroberung des Luftmeeres (das in Abb. 13 durch einen locker punktierten Zwischensektor im größeren Landsektor dargestellt ist), eine Entwicklung, die dann auch wieder in manchen Linien ins Wasser zurückführt. Auch die Säugetiere gehen aus einer bestimmten Sauriergruppe, den Theromorphen („Säugerähnlichen“ der Perm- und Triaszeit) hervor (Abb. 11). Ihr Schädel zeigt hinter der hier recht hoch liegenden Augenöffnung nur eine Schläfenöffnung und unterscheidet sich dadurch von jenen Gruppen, die wir bisher mit zwei Schläfenöffnungen oder mit geschlossenem Schädeldach kennengelernt haben. Auch der menschliche Schädel besitzt diese Schläfenöffnung noch in der Grube über dem Jochbein (Abb. 5). Nur eine oder allenfalls wenige der Theromorphenlinien führen über die Triaszeit hinaus zu der beginnenden Entfaltung der Säugetiere in der Jura- und Kreidezeit.

Die wichtigste Umbildung im Skelett, die sich dabei vollzieht, erfolgt im Unterkiefer- und Gehörbereich (Abb. 14). Saurier bzw. Reptilien haben einen aus mehreren Knochen zusammengesetzten Unterkiefer und als Gelenkknochen zwischen Unterkiefer und Oberschädel das Artic-

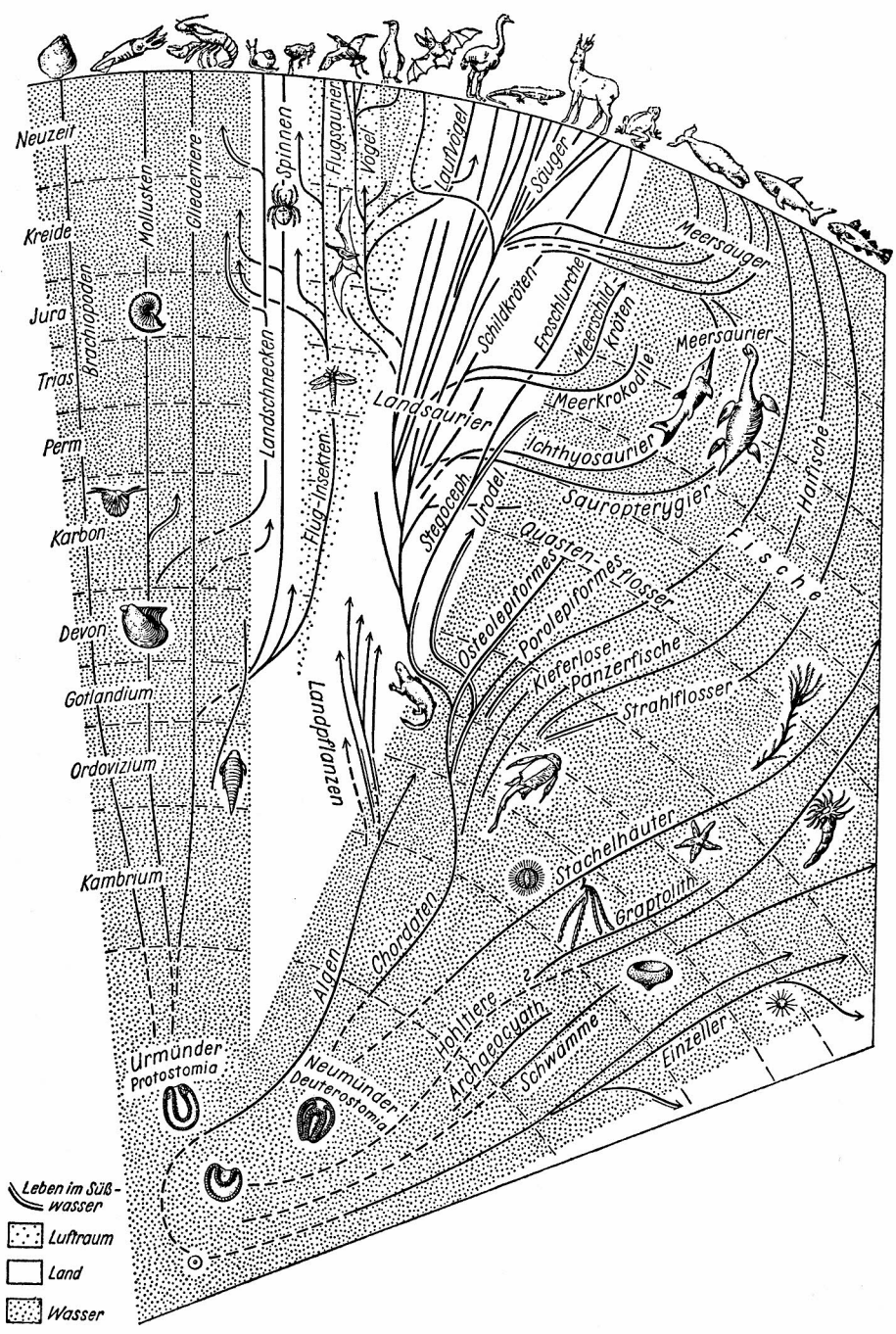


Abb. 13 Entfaltung des Lebens in Wasser, Land und Luft (HÖLDER, 1968)

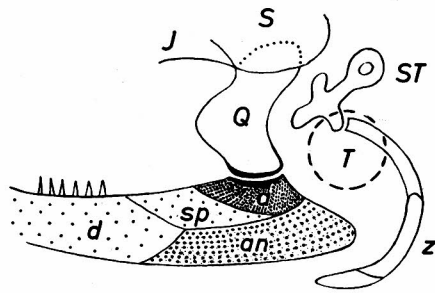


lare und Quadratum sowie eine einfache Gehöreinrichtung. Bei dem rezenten Säugetierschädel besteht der Unterkiefer dagegen allein aus dem die Zähne tragenden Dentale. Dieser Knochen nahm schon bei den Theromorphen ständig an Größe zu. Zugleich wurden die übrigen hinteren Unterkieferelemente kleiner, gingen aber – wie schon lange aus embryologischen Studien, neuerdings aber auch aus diffiziler paläontologischer Beobachtung bekannt ist – nicht einfach verloren, sondern wanderten in den Ohrbereich ein. So entstand das komplizierte Säugerohr, in dem z. B. der einstige Kiefergelenkknochen des Saurieroberkiefers zum „Amboß“ (Quadratum = Incus), der des Unterkiefers zum „Hammer“ (Articulare = Malleus) wurde. Die kleinen Knochenelemente wechselten also Ort und Funktion, die sie nun im Dienste der Schallübertragung erfüllen. Am „neuen“ Unterkiefer der Säugetiere aber mußte sich ein neues „sekundäres“ Gelenk mit dem Schläfenbein im Ober-schädel bilden.

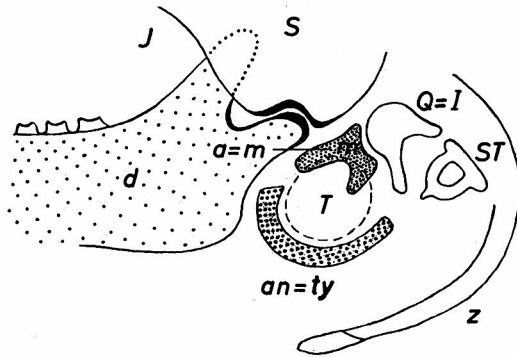
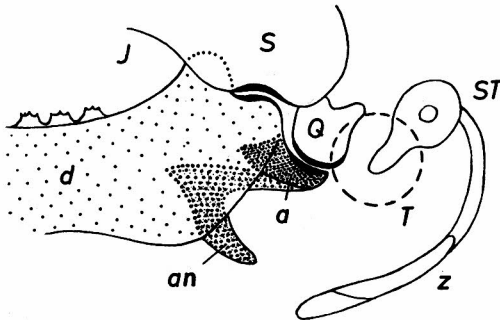
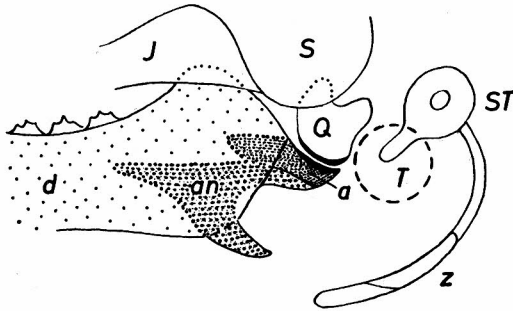
Heute stehen sich diese beiden Gelenktypen von Reptilien und Säugern eindeutig gegenüber. Als aber die Säugetiere einst aus den Sauriern hervorgingen, bildeten sich Übergangsformen. Tatsächlich haben wir neuerdings Kenntnis von einem stammesgeschichtlichen Zwischenstadium, bei dem die alte und neue Gelenkung nebeneinander in Funktion waren. Es ist schwierig, angesichts einer so allmählichen Umbildung festzustellen, was schon Säugetier und was noch Saurier war, wenn uns nicht das Glück einen ungewöhnlich gut erhaltenen Fund in die Hände spielt. Der Vorteil im Daseinskampf braucht für das verbesserte Gehör nicht diskutiert zu werden. Aber auch die Funktion des Unterkiefers dürfte durch den einfacheren und damit stabileren Bau und die neue Gelenkung gestärkt worden sein. Dazu kommt der Ersatz des einfachen und einwurzeligen Saurierzahns durch den mehrhöckerigen und mehrwurzeligen Säugerzahn, ein Vorgang, der ebenfalls schon bei den Theromorphen eingeleitet wurde und eine bessere Auswertung der Nahrungsenergie durch Vorkauen im Maul bot, das den Sauriern noch nicht möglich war.

Durch diese und andere Umbildungen im Organismus, zu denen auch die Umstellung auf Viviparie (Lebendiggebären) gehört, wurde also der neue Typ des Säugers heraufgeführt, dessen Rolle neben den noch immer herrschenden Sauriern während der ganzen Jura- und Kreidezeit freilich zunächst bescheiden blieb. Erst zu Beginn der Tertiärzeit vor rund 60–70 Millionen Jahren erlebte er eine geradezu explosionsartig erscheinende Entfaltung (Abb. 11). Vielleicht waren die aufstrebenden Säuger als Eierfresser an dem sich nun vollziehenden Untergang der landbewohnenden großen Saurier des Erdmittelalters beteiligt; doch dürften auch andere Faktoren im Spiel gewesen sein, die zur Verschiebung der biologischen und physikalischen Gleichgewichte führten.





**Quadratum (Q) - Articulare (a) - Gelenk**



**Squamosum (S) - Dentale (d) - Gelenk**

Abb. 14 Skelettentwicklung im Bereich von Unterkiefer und Ohrregion auf dem Weg vom Saurier zum Säuger (HÖLDER, 1968)  
 an Angulare, J Jochbein, ST Steigbügel, sp Spleniale,  
 T Trommelfell, ty Tympanicum, z Zungenbein

Die primitivsten heutigen Säuger sind die Schnabeltiere Australiens, die noch Eier legen und doch schon Milchdrüsen besitzen – ein Merkmalsmosaik, das jenem der Übergangszeit zwischen Sauriern und Säugern in der frühen Jurazeit vielleicht noch entspricht. Doch kennen wir bisher keine sicheren fossilen Schnabeltiere. Höher sind die Beuteltiere organisiert, die einst weltweit verbreitet waren, heute aber fast nur noch auf den lange Zeit abgeschlossenen Kontinenten Australien und Südamerika leben. Sie waren in vielfältigen Formen entwickelt, traten aber mit der Zeit zurück gegenüber den noch höher organisierten Plazentaliern, die sich nun zur neuen Großtierwelt der Erde entwickeln. Ihre primitivsten Formen entsprechen ungefähr dem heutigen Insektenfresser-Typus. Von ihm aus kam es abermals zu unzähligen Anpassungen an die vielfältigen Lebensmöglichkeiten des Landes: Fleisch- und Pflanzenfressertum, Leben in warmen und – dank der Warmblütigkeit, die das Haarkleid verleiht – auch kalten Regionen auf Eis und in Steppen, im Boden und auf Bäumen. Doch wie bei den Sauriern kam es auch hier wiederum zu Rückanpassungen an das Meeresleben auf nun höherer Organisationsstufe, wie bei den Walen, Seekühen und Robben. Die den Insektenfressern verwandten Fledermäuse aber gingen mit Hilfe einer Organisation der Vorderextremitäten, die den erloschenen Flugsauriern ähnlich ist, zu vorwiegend nächtlichem Flugleben über.

Wir wollen uns noch einen Augenblick beispielhaft mit den Pferdeartigen, dann mit den Elefantenartigen und zum Schluß mit den Primaten beschäftigen. Die Pferdeartigen sind in der frühen Tertiärzeit mit zunächst kleinen Formen vertreten. Ihre Hauptentfaltung vollzieht sich in Nordamerika und sendet nur gelegentlich Seitenzweige über die Landbrücke Alaska-Asien nach Europa (Abb. 15). Die zusammenhängende Entwicklung im amerikanischen Tertiär zeigt am Anfang waldbewohnende, laubfressende Tiere. Mit der Entwicklung dichter Grasbestände als Neuerscheinung der Pflanzenwelt in der mittleren Tertiärzeit bot sich aber, gleichsam als „grünes Licht“ für die weitere Pferdeentwicklung, auch das Steppenleben an. Dabei kam es durch Anpassung an den Kieselsäuregehalt der Steppengräser, der die Zähne stark abnützt, zur Bevorzugung immer höherer, gegen die Abkautung widerstandsfähigerer Zähne. Außerdem war offenbar die Verstärkung der Mittelzehe für raschen Lauf und Flucht in der Steppe von Bedeutung. So ging aus der ursprünglich vierzehigen Ahnenform über viele Zwischenstufen das Pferd mit dem Einhufer und den reliktschen Griffelzehen als das im Pleistozän und der Gegenwart lebende Endglied einer langen Entwicklungsreihe hervor. In Nordamerika, seiner stammesgeschichtlichen Heimat, starb es nun freilich aus und wurde erst durch den Menschen von Europa wieder dorthin gebracht.

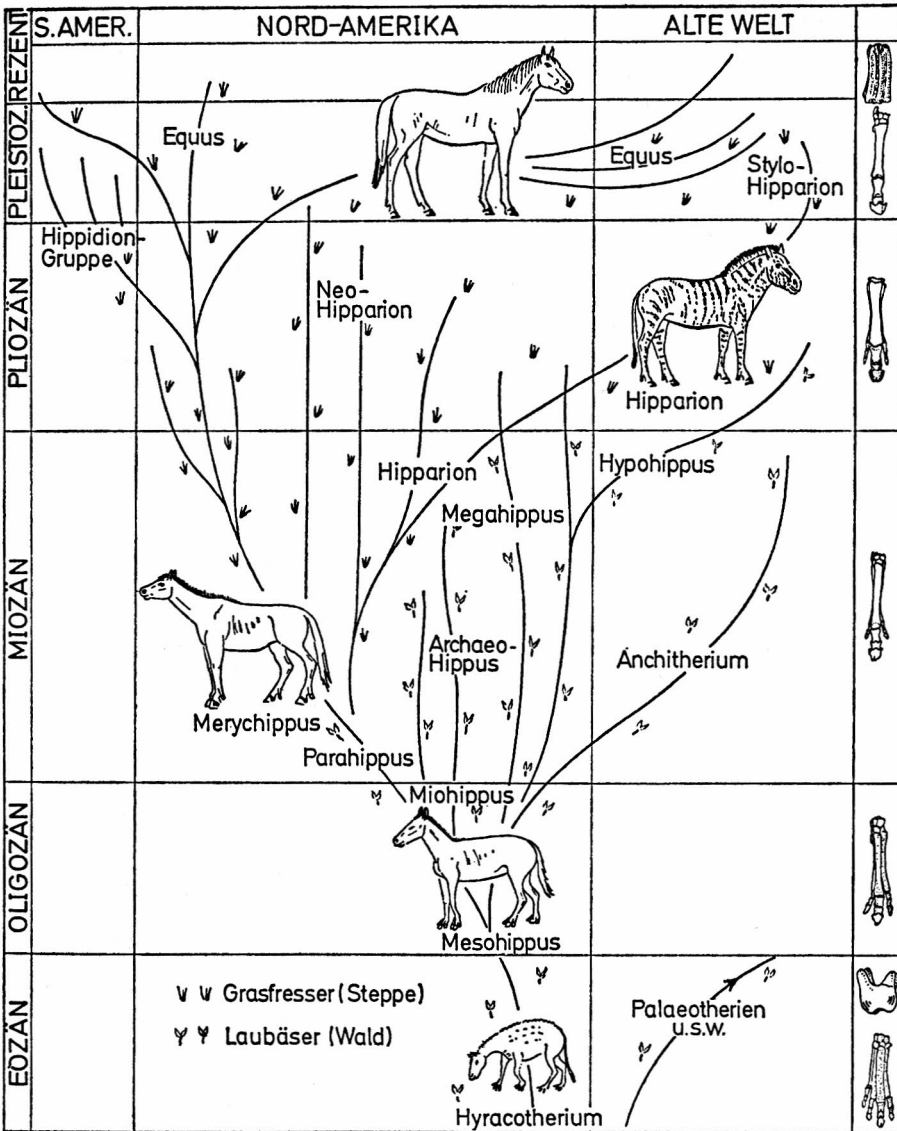


Abb. 15 Evolution der pferdeartigen Unpaarhufer (nach SIMPSON, 1966, umgezeichnet)

In Südamerika haben wir merkwürdigerweise schon in der Tertiärzeit ein Tier mit pferdeartig-einhufigen Extremitäten (*Thoatherium*), das aber einer ganz anderen, allein auf Südamerika beschränkten Tiergruppe (Litopterna) angehört. Es liegt hier der nicht seltene Fall einer Ähnlichkeitsbildung (Konvergenz) auf Grund ähnlicher Lebensweise vor (Ab-

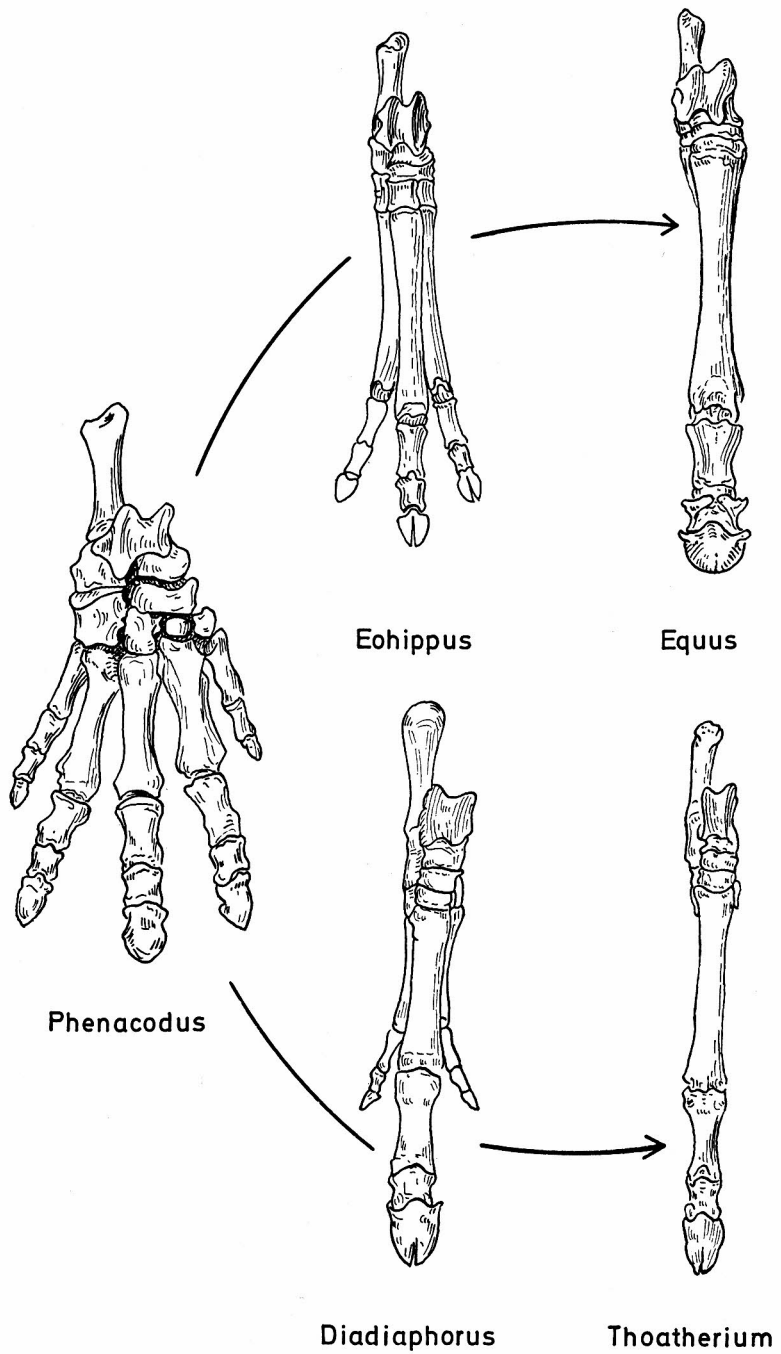


Abb. 16 Konvergente Entstehung von Einhufern bei Equiden (Pferdeartigen) und südamerikanischen Litopterna (nach GREGORY, 1957). *Phenacodus* alttertiäres Urhuftier, *Eohippus* = *Hyracotherium* Abb. 15; nicht maßstabsgerecht, *Equus* größer als die übrigen.

bildung 16). Südamerika hatte ein seltsames Schicksal. Es wurde in der älteren Tertiärzeit vom nordamerikanischen Festland infolge Absinkens der mittelamerikanischen Landbrücke getrennt, so daß sich die dort lebende Säugetierwelt völlig selbständig und frei entwickeln konnte. Am Ende der Tertiärzeit stieg die mittelamerikanische Landbrücke infolge der Beweglichkeit der Erdrinde aber wieder auf und gestattete den in Nordamerika weiter und höher entwickelten Säugern, z. B. auch späten Zweigen der Pferdeentwicklung (Abb. 15), den Zugang nach Südamerika. Damit gelangten aber auch nordamerikanische Raubtiere dorthin und störten das Gleichgewicht der einheimischen, im Schutze der Abgeschlossenheit entwickelten südamerikanischen Säugerfauna. Ihre noch heute bedeutsamen und merkwürdigen Vertreter sind nur die Überlebenden jener biologischen Katastrophe.

Bei den Elefantenartigen stellen uns vor allem die mächtigen Stoßzähne vor die Frage, wie die doch „zweckmäßig“ organisierende Natur so etwas „Unpraktisches“ überhaupt entstehen und existieren läßt. Gehen wir von den heutigen Elefanten 60 Millionen Jahre in die Vergangenheit zurück, so finden wir Schädel relativ kleiner Ahnen, bei denen die vorderen Schneidezähne – zwei obere, manchmal auch zwei untere – besonders stark zu wachsen beginnen (Abb. 17). Das mag bei diesen Pflanzenfressern zum Scharren nach Wurzeln im Boden zunächst von Vorteil gewesen sein. Wurden die Zähne aber größer, so konnten sie unter Funktionswechsel bei den Paarungskämpfen der Männchen um die Weibchen als Stoßwaffe dienen. Merkwürdigerweise wurden sie

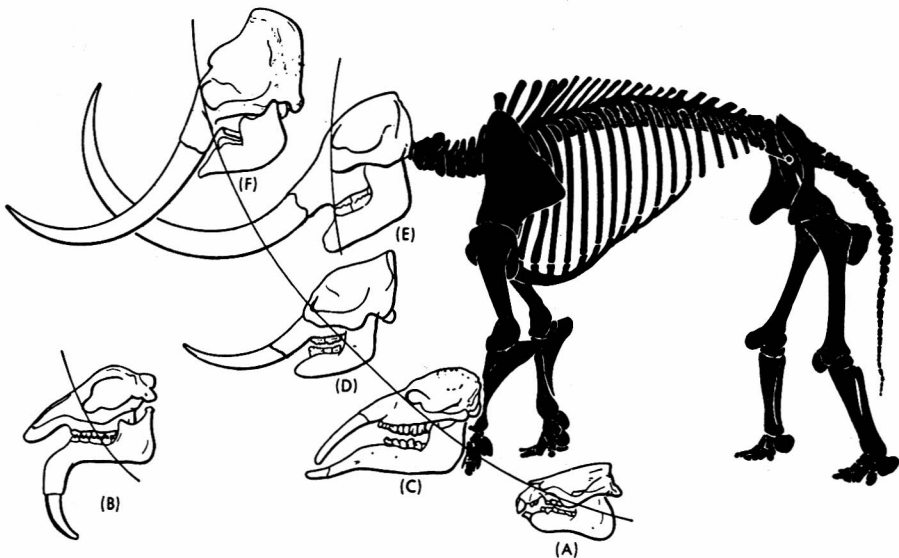


Abb. 17 Evolution der Rüsseltiere (Proboscidier) (aus COLBERT, 1965)

jedoch noch größer, so daß sie sich endlich gar einkrümmen mußten. Denn nur so vermochte der nun hoch und steil gewordene Schädel ihre Last nach dem Hebelgesetz überhaupt noch zu tragen. Dieses anscheinend nicht zu bremsende Größenwachstum ist, wie wir heute wissen, eine Folge der stammesgeschichtlichen Gesamtzunahme der Körpergröße, mit der das Zahnwachstum genetisch gekoppelt war, sich dabei aber relativ rascher vollzog (allometrische Größenzunahme). Die gesteigerte Körpergröße bot im Daseinskampf erhöhte Kraft und in der Eiszeit wegen des günstigen Verhältnisses von Volumen und Körperoberfläche auch größere Unempfindlichkeit gegen Kälte (eine Maus erfriert leichter als ein größeres Tier!). Das unmäßige Zahnwachstum wurde also im Interesse dieser Vorteile gleichsam in Kauf genommen, was freilich nur bei Anpassung des ganzen Körpers an diese Lasten möglich war. Die Bildung der Säulenbeine und des Rüssels sind die Rettungsmaßnahmen des Organismus gegenüber dem sonst tödlichen Wachstum der beiden riesigen Zähne, die übrigens nicht ganz funktionslos wurden: Denn in den Paarungskämpfen sind besonders große Zähne für das Renommee der männlichen bei den weiblichen Tieren von Bedeutung.

Wir kommen nun noch zu dem für uns selbst wichtigsten Zweig der Säugetierentwicklung, der wie die meisten anderen ebenfalls in der Verwandtschaft der Insektivoren im frühen Tertiär anfängt und zu den Primaten, den sogenannten Herrentieren, führt. Das kleine Spitzhörnchen *Tupaja* stellt wohl ihren primitivsten lebenden Vertreter dar. So etwa müssen wir uns die Anfangsformen der Primaten zu Beginn der Säugetierentfaltung vorstellen, die im Laufe der jüngeren erdgeschichtlichen Zeit zu den Affen, zu den Menschenaffen und zum Menschen führt. Die tertiärzeitlichen Vorfahren der heutigen Menschenaffen Orang, Gorilla und Schimpanse unterscheiden sich von diesen dadurch, daß sie noch der langen Hangerarme entbehrten, also offenbar noch nicht so ausgeprägt an das Baumleben angepaßt waren. Sie stehen damit dem menschlichen Körperbau näher und weisen auf eine gemeinsame stammesgeschichtliche Wurzel hin, die vor vermutlich 10–20 Jahrmillionen Ausgangsbasis für die Entwicklungslinie zu den Menschenaffen einerseits und den Menschenartigen andererseits wurde. Dabei vollzog sich aber auch der Entwicklungsgang zum Menschen hin; der „Eigenweg des Menschen“, noch lange Zeit im tierischen Bereich, durchschritt dann in der jüngsten Tertiärzeit ein „Tier-Mensch-Übergangsfeld“ und führte vor einer oder allenfalls zwei Millionen Jahren Wesen herauf, die wir nicht so sehr anatomisch, wohl aber nach ihren Fähigkeiten des Feuer- und Werkzeuggebrauchs als Frühmenschen bezeichnen können. Die Konfrontation mit dem harten Klima der Eiszeit schuf dann wahrscheinlich günstige Voraussetzungen für die auf Hochleistungen gerichtete Entwicklung der Menschheit in ihren verschiedenen Gruppen.

Unser Weg durch die Welt der Wirbeltiere, von der Eidechse hinab bis zu den Anfängen, hat uns nun also aufsteigend an die Schwelle geführt, wo der Mensch aus der Tierwelt heraus in die „Welt“ zu treten beginnt, die er heute so einschneidend und allzu selbstherrlich verändert. Es ist nicht Aufgabe dieses Vortrages, den Weg bis zur Gegenwart weiter zu verfolgen; wohl aber war es sein Ziel zu zeigen, daß die Ableitung des Menschen aus dem Reich der übrigen Geschöpfe für die naturwissenschaftliche Betrachtung selbstverständlich ist. Wir sahen ja, wie sich die den menschlichen Körper bestimmenden Merkmale schon auf tierischen Vorstufen nach und nach eingestellt haben, z. B. der Tränengang, die fünf Finger und Zehen, der Jochbogen, die Gehörknochen usw. Dabei ist der Mensch in mancher Hinsicht primitiv oder – richtiger – ursprünglich geblieben, wie z. B. in der fünfstrahligen Extremität. Denn das Pferd kann mit seiner weit spezialisierteren, einstrahligen Extremität nur laufen und schlagen, während unsere Hand unter der Leitung des Gehirns – und der Mensch ist ein Gehirnspezialist, die Vergrößerung des Gehirns das wichtigste Merkmal seiner Entwicklungslinie – die Umgestaltung der Umwelt, den Aufbau der handwerklichen und künstlerischen Kultur in Angriff nehmen konnte. Veränderungen der Zungenmuskulatur haben den Menschen im Verein mit der Gehirnleistung zur Sprache und gesamten Geisteskultur befähigt, wobei es nicht möglich ist, geistige und körperliche Evolution, wie man das manchmal versucht, allzu vereinfachend zu trennen. So gehört der Mensch ganz zur übrigen Schöpfung und steht ihr doch durch diese Umbildungen in einzigartiger Weise gegenüber.

Die Wesensbestimmung des Menschen läßt sich mit naturwissenschaftlicher Betrachtung freilich nicht erschöpfen, denn der Menscheist hat – obwohl er sich selbst stets ein Rätsel blieb – über den Menschen schon Tiefstes gedacht, ehe seine natürliche Herkunft in seinen Gesichtskreis trat. Es ist also offenbar möglich, den Menschen aus ganz anderem Blickwinkel als dem naturwissenschaftlichen zu erfassen. Wenn man sich aber für die natürliche Herkunft, die zur Gesamtdeutung dazugehört, interessiert, so sollte man das sachlich und ohne Vorurteil tun. Geheimnis und Wunder der menschlichen Existenz werden durch die naturwissenschaftliche Erkenntnis nicht geringer, und wenn man Anstoß daran nehmen könnte, daß auch der Mensch in seinem Werden gleich allem anderen Organischen dem Zusammenspiel von Mutation und Auslese, also einer Art von Zufall („Zu-fall“), unterworfen war, so ändert das nichts daran, daß sich jeder von uns in eine Lebensverantwortung gerufen wissen darf, die sich nicht allein naturwissenschaftlich oder überhaupt wissenschaftlich begründen läßt.

## Literaturverzeichnis

- COLBERT, E. H. (1965): Die Evolution der Wirbeltiere. – 426 S., 152 Abb., G. Fischer Verlag, Stuttgart
- HÖLDER, H. (1968): Naturgeschichte des Lebens. – Verständliche Wissenschaft. Bd. **93**, 136 S., 47 Abb., Springer-Verlag, Berlin / Heidelberg / New York
- KOENIGSWALD, G. H. R. v. (1968): Die Geschichte des Menschen. – Verständliche Wissenschaft, Bd. **74**, 2. Aufl., 159 S., Springer-Verlag, Berlin / Göttingen / Heidelberg
- KUHN-SCHNYDER, E. (1953): Geschichte der Wirbeltiere. – 156 S., Verlag Schwabe, Basel
- ROMER, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology. – 3. Aufl., 468 S., Chicago und London
- ROMER, A. S. (1971): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Übers. von H. FRICK. – 3. Aufl., 604 S., Verlag Parey, Hamburg und Berlin
- THENIUS, E. & HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. – 322 S., Springer, Berlin / Göttingen / Heidelberg