SVERIGES GEOLOGISKA UNDERSÖKNING

SER. C AVHANDLINGAR OCH UPPSATSER N:O 581

ÅRSBOK 55 (1961) N:o 5

PHYLOGENETISCHE STUDIEN AN FOSSILEN INVERTEBRATEN

VON

FRITZ KAUTSKY

MIT 28 TAFELN

WITH AN ENGLISH SUMMARY

STOCKHOLM 1962

Sveriges Geologiska Undersöknings senast utkomna publikationer

Geological Survey of Sweden. Recent publications.

Ser. Aa. Geologiska kartblad i skalan 1:50 000 med beskrivningar

Geological maps, scale 1 : 50000, with explanations

Priset för karta i Ser. Aa med beskrivning är 10: — kr, för karta enbart 8: — kr.
(Price: map sheet + descriptive text Sw. cr. 10: —, map sheet Sw. cr. 8: —)

N:o 197 *Laholm* av W. Larsson och C. Caldenius } Beskr. under utarbetande
» 198 *Halmstad* av W. Larsson och C. Caldenius } Expl. in preparation.
» 199 *Uppsala* av P. H. Lundegårdh och G. Lundqvist. With English summaries. 1956
» 200 *Eskilstuna* av P. H. Lundegårdh och G. Lundqvist. English summaries. 1959

Ser. Ad. Agrogeologiska kartblad i skalan 1:20 000 med beskrivningar

Agrogeological maps, scale 1 : 20 000, with explanations

Priset för karta i Ser. Ad med beskrivning är 8: — kr, för karta enbart 6: — kr.
(Price: map sheet + descriptive text Sw. cr. 8: —, map sheet Sw. cr. 6: —)

N:o	2	*Lund* av G. Ekström.	Karta	1948	med beskrivning	1953
»	3	*Revinge*	»	1951	»	1961
»	4	*Löberöd*	»	1951	»	1960
»	5	*Örtofta*	»	1952	»	1961
»	6	*Kävlinge*	»	1955, t. v.	utan beskrivning	} Explanations in preparation
»	7	*Teckomatorp*	»	1955, t. v.	»	»
»	8	*Trollenäs*	»	1955, t. v.	»	»
»	9	*Bosjökloster*	»	1956, t. v.	»	»

Ser. C. *Årsbok 54 (1960)*

N:o 570 Lundegårdh, P. H., The miogeosynclinal rocks of Eastern Central Sweden. With one plate. 1960 6,00
» 571 Brotzen, F., On Tylocidaris species (Echinoidea) and the stratigraphy of the Danian of Sweden. — With a bibliography of the Danian and the Paleocene. With three plates. 1959 7,00
» 572 Frietsch, R., En zon av kaolinlera och vittrad blodsten vid Svappavaara, Norrbotten. Summary: A zone of kaolin clay and weathered hematite ore at Svappavaara, Norrbotten. 1960 6,00
» 573 Lundqvist, J., Issjöar och isavsmältning i östra Jämtland. Summary: Ice-lakes and ice recession in Eastern Jämtland, Central Sweden. 1959 . . . 2,00
» 574 Fromm, E., An interglacial peat at Ale near Luleå, Northern Sweden. — With contributions by R. W. Kolbe and Herman Persson. 1960 . . . 2,00
» 575 Lundqvist, G., The interglacial ooze at Porsi in Lapland. 1960 3,00
» 576 Quensel, P., Vaggerydssyeniten. Summary: The Vaggeryd syenite in Southern Sweden. Med en plansch. 1960 4,00

Årsbok 55 (1961)

» 577 Grip, E., Geology of the nickel deposit at Lainijaur in Northern Sweden. With four plates. 1961 8,00
» 578 Assarsson, G., Södra Sveriges torvtillgångar, II. Kemiska analyser [The supply of peat in Southern Sweden, II. Chemical analyses.] 1961 2,00
» 579 Oertli, H.-J., Brotzen, F. und Bartenstein, H., Mikropaleontologisch-feinstratigraphische Untersuchung der Jura-Kreide-Grenzschichten in Südschweden. Mit zwei Tafeln. 1961. 3,50

Forts. å omslagets 3:e sida

SVERIGES GEOLOGISKA UNDERSÖKNING

SER. C AVHANDLINGAR OCH UPPSATSER N:O 581

PHYLOGENETISCHE STUDIEN AN FOSSILEN INVERTEBRATEN

VON

FRITZ KAUTSKY

MIT 28 TAFELN

WITH AN ENGLISH SUMMARY

STOCKHOLM 1962

INHALTSVERZEICHNIS

Vorwort 4
Einführung 5
Das Material 16
Die Umbildung der Trilobitengattung *Strenuella* 16
Das Genus *Aquilofusus* 32
Die Aufspaltung von Arten 44
Macrocallista 44
Barbatia barbata 52
Glycimeris 53
Venus vindobonensis 54
Die Neotenie bei Bivalven 56
Die Merostase 63
Die Grössenzunahme bei Bivalven 65
Über geradlinige erbliche Veränderungen 67
Die Variabilität des Erwachsenen 76
Der Adaptionsdimorphismus 80
Die Lebensdauer von tertiären Molluskenarten und ihr Verhalten in leeren Besiedlungsräumen 83
Schlussfolgerungen 85
Die Typogenese 85
Das Auftreten von Typen bei erblichen Veränderungen 86
Die Typogenese bei *Strenuella gripi* 87
Die Typogenese bei *Aquilofusus* 88
Die Typogenese bei *Macrocallista erycinoides*, *Barbatia barbata* und *Venus vindobonensis* . 93
Die explosive Evolution und der Zusammenhang zwischen Typogenese und Umweltbedingungen 98
Eine Analyse der Eigenschaften der Proterogenese und der Genoidomorphose 100
Homoeomorphie und Atavismus 108
Die heutige Nomenklatur und die Typogenese 115
Zusammenfassung 116
Neotenie 119
Phyletische Evolution 124
Speciation 131
Grössenzunahme 135
Adaptionsdimorphismus 137
Caenogenese 137
Der Verlust oder das rudimentäre Auftreten von Körperteilen auf dem Erwachsenen (Reduktion und Retardation) 138
Reliktmerostase 142
Versuch einer Synthese 143
Tabelle der erblichen Formveränderungen 152
English summary 155
Table of the inherited alternations 157
Comments to Table pag. 157 161
Literaturverzeichnis 163
Tafel 1—28

Vorwort

In den letzten zwanzig Jahren sind zwei grössere zusammenfassende genetische Arbeiten auf palaeontologischer Grundlage erschienen: G. G. Simpson (1944) „Tempo and mode in evolution" und O. H. Schindewolf (1950) „Grundfragen der Palaeontologie". G. R. De Beer (1951) hat „Embryos and ancestors" veröffentlicht; eine sehr interessante Arbeit, die die modernen genetischen Probleme vom Gesichtspunkte des Embryologen erörtert. Schliesslich hat P. E. Cloud (1948) in „Some problems and patterns of evolution etc." versucht De Beers Gesichtspunkte und G. G. Simpsons Anschauungen zu vereinigen.

In der vorliegenden Arbeit wurde das vom Autor durchgearbeitete und veröffentlichte palaeontologische Material benützt, um die dabei vom Standpunkte der Evolution gemachten Beobachtungen zu diskutieren. Das Material besteht ausschliesslich aus kambrischen Trilobiten und tertiären Mollusken (Bivalven und Gastropoden).

Die an mehreren Stellen im Text angegebenen Zeitintervalle sind aus dem Buche von A. Holmes (1945) pag. 105 entnommen. Diese Zeitangaben fussen auf durch die Uranzerfallsmethode gewonnenen Werten. Eine von Simpson (1944) pag. 19 nur für das Tertiär auf Grund einer Abwägung aller zugänglichen Fakta (Sedimentation, Radioaktivität, allgemeiner Faunenwechsel etc.) aufgestellte Tabelle gibt wesentlich geringere Werte und man muss im Durchschnitt 2/5 also fast die Hälfte von den in der vorliegenden Arbeit gegebenen Zeitwerten abziehen, um die Werte Simpsons zu bekommen. Alle diese Zeitangaben sind äusserst unsicher, aber sie geben doch ein ungefähres Bild über die Grössenordnung der Zeitspanne zwischen verschiedenen Etappen der Veränderung von Tierarten.

Die Abbildungen auf den Tafeln sind meistens verschiedenen veröffentlichten Arbeiten entnommen. Sie sind deshalb von sehr verschiedener Qualität und Ausführung. Die Abbildungen der jetzt lebenden Macrocallistaarten sind vom Staatsgeologen Doktor Fritz Brotzen hergestellte Photographien von in der Molluskenabteilung des Riksmuseum in Stockholm bewahrten Muschelschalen.

Einführung

Die Gastropoden und, noch stärker betont, die Bivalven gehören in Bezug auf ihre phyletische Entwicklung zu den sehr konservativen Formen des Tierreiches. Das Tempo, mit dem sich diese Mollusken phyletisch verändern, kann nicht mit dem ausserordentlich raschen Tempo der phyletischen Veränderungen bei vielen anderen Tierformen verglichen werden. Aber die Art und Weise wie diese Veränderungen vor sich gehen, stimmt doch so weitgehend mit denen anderer Tiergruppen überein, dass es möglich ist, die verschiedenen phyletischen Entwicklungswege in Gruppen einzuteilen, die auch für andere Tiere gelten.

Simpson (1944) unterscheidet drei verschiedene phyletische Entwicklungsgruppen — 1) die Speciation = Die dem Experimentalgenetiker zugängliche Form der Varietät- und Artbildung durch das Mendeln und Kleinmutieren unter selektivem Druck 2) Die phyletic evolution = Das Auftreten von Entwicklungsreihen mit fortschreitender Specialisierung und 3) die Quantum evolution =Die Evolution in grösseren Sprüngen.

Schindewolf (1950) teilt das phyletische Geschehen in zwei Gruppen — 1) Die Typogenese (entsprechend der quantum evolution) und 2) Die Typostase (entsprechend der phyletic evolution). Schindewolf betont, dass die Typogenese bei den Tieren in einem frühen ontogenetischen Stadium erscheint. Je früher die phyletische Neuheit in der Ontogenese auftritt, desto grösser kann der Sprung werden, der den Vorfahren von dem Nachkommen trennt. Manchmal kommt es bei einer in Typogenese befindlichen Art vor, dass die phyletische Neuheit zuerst, sozusagen nur vorübergehend, im Jugendzustand erscheint, um bei der fortgesetzten individuellen Entwicklung zu verschwinden. Sie macht dann wieder Platz für die normale ontogenetische Entwicklung des Vorfahrens dieser Tierart. Erst bei dem Nachkommen tritt dann die phyletische Neuheit, von dem Erscheinen im Jugendzustand an, durchlaufend auch beim Erwachsenen auf, um so eine neue Art, oder Genus, oder Familie zu bilden. Schindewolf hat diese Erscheinung Proterogenese genannt. Schindewolf beschreibt also zwei Arten von Typogenesen.

Zu einer vollkommen anderen Einteilung des phyletischen Geschehens kommt der Embryologe De Beer (1951). Wird bei der phyletischen Veränderung einer Art ein jugendlicher Charakter in den Entwicklungsgang des Erwachsenen eingeführt, so nennt De Beer dies Paedomorphosis. Werden aber phylogenetische Effekte durch die Veränderungen von Eigenschaften erzeugt, die schon beim Erwachsenen vorhanden sind, so nennt De Beer dies Gerontomorphosis. Tritt bei der Paedomorphose die phyletische Neuheit auf der Larve und dem Erwachsenen gleichzeitig auf, wodurch ein neuer erwachsener Zustand an Stelle des alten Zustandes tritt, so nennt De Beer dies Deviation. Da

weicht das Aussehen des Nachkommen progressiv vom Aussehen des Vorfahren ab. Tritt aber ein ursprünglich jugendlicher Charakter erst beim erwachsenen Nachkommen auf, so bezeichnet dies De Beer als Paedogenesis oder Neotenie.

Hätte De Beer nicht beim Vorfahren sowohl den schon vorhandenen (which are present) und den neu erscheinenden (or make their appearance) Charakter zusammengefasst, so würde sich diese Einteilung näher an die Einteilungen bei Simpson und Schindewolf anschliessen. Aber aus den von De Beer bei der Deviation angeführten Beispielen ersieht man, dass sowohl die „phyletic evolution" (= Typostase) als auch die Typogenese (= quantum evolution) in dem De Beerschen Begriff der Deviation liegen. Ebenso gehört zu De Beers Neotenie sowohl die Neotenie, wie sie hier bei den Erycinen und anderen Bivalvenformen beschrieben wird, als auch z.B. der Fall der Trilobitenart *Strenuella gripi* mit ihrer *Ellipsocephalus* Proterogenese. Denn nach De Beer gehört Schindewolfs Proterogenese zur Neotenie. Bei der Proterogenese tritt aber ein bei der Larve des Vorfahren neuerscheinender Charakter beim erwachsenen Nachkommen auf, während bei der Neotenie die bei der Larve der Vorfahren schon vorhandenen Charaktere direkt auf den Erwachsenen übertragen werden. Die De Beersche Einteilung gibt nicht die Verschiedenheiten im Verlaufe des phyletischen Geschehens wieder.

Cloud (1948) hat, ohne auf eine Kritik der De Beerschen Einteilung einzugehen, die Paedomorphose in drei Abteilungen zerlegt 1) Die Intercalation, 2) Das Displacement und 3) Die phyletische Neotenie. Er versucht damit die ontogenetischen Ergebnisse De Beers an die Ergebnisse Simpsons und Schindewolfs, die auf den Verschiedenheiten im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung der Erwachsenen fussen, anzugleichen. Cloud (1948, pag. 331) charakterisiert seine Ansichten über die Paedomorphose folgendermassen: „Paedomorphosis, as I shall employ the term, refers to the situation where phylogenetic progression has resulted from the onset of persistent phenotypic (thus genotypic) novelties relatively early in the ontogeny of ancestral radicles. In instances of paedomorphic evolution, if it has not progressed too far, the adult representatives of descendant populations may be expected to resemble in important details the young stages found among ancestral populations. This results from the persistence into the adult stages of the descendants of features that characterized youthful or early ontogenetic stages of the root stock.

Paedomorphosis, in the sense here employed, may be thought of as including three interrelated things. The onset of persistent phenotypic novelties in early ontogenetic stages could result from intercalation (theoretically produced by a concordant series of gene mutations), with later ontogenetic stages retained but modified in the descendent population. Or more marked effects could result from displacement, wherein the later ontogenetic stages that characterized the ancestral radicles give way to a different late ontogenetic succession in the descendent stock. The persistence into a succession of descendant adult populations of features that characterized early ontogenetic stages of the ancestral group seems best described as phyletic neoteny."

Cloud gibt keine Beispiele für die Intercalation und das Displacement. Die

nicht eindeutigen Diagnosen scheinen aber mit den zwei Arten von Typogenese, wie sie Schindewolf beschreibt, übereinzustimmen. Die Intercalation ist eine durch eine Proterogenese eingeleitete Typogenese. Hier tritt auf einer Art plötzlich in einem früheren ontogenetischen Stadium vorübergehend eine Neuheit = Proterogenese auf. Bei dem Nachkommen erscheint dann diese Neuheit auch auf dem Erwachsenen (Merkwürdigerweise führt Cloud (1948) auf pag. 333 in einer Fussnote an, dass er die Proterogenese für zur Neotenie gehörend ansieht). Das Displacement ist das plötzliche Auftreten einer Neuheit während der Ontogenese. Diese Neuheit geht direkt auf den Erwachsenen über. Die Termen Intercalation und Displacement werden in dieser Arbeit für ähnliche Beobachtungen an dem untersuchten Material verwendet.

De Beer versucht die Beziehungen der Ontogenese eines Tieres zu seiner phylogenetischen Entwicklung zu erfassen. Er weist deutlich und eindringlich darauf hin, welche entscheidende Rolle die Ontogenese für das phylogenetische Geschehen spielen kann. Die Unterabteilungen der Gerontomorphose bei De Beer (Adult variation, Hypermorphosis und Acceleration) werden in dieser Arbeit besprochen. De Beer stellt die Reduktion zur Paedomorphose und die Retardation zur Gerontomorphose. Es handelt sich hier um den Verlust oder das Auftreten von Rudimenten von Körperteilen auf dem Erwachsenen, die beim Vorfahren gut entwickelt waren. Natürlich ist nicht nur das Neuerscheinen eines Körperteils ein phyletisches Merkmal. Auch der Verlust oder das Rudimentärwerden eines in der Ahnenreihe vorhandenen Körperteils ist eine phyletische Neuheit.

Ein grösserer Teil des vorliegenden Materials zeigt ontogenetische Erscheinungen, die von Einfluss auf die phylogenetische Entwicklung der betreffenden Formen sind. Es werden deshalb im Folgenden eine Reihe von ontogenetischen Eigenheiten, die für die Beurteilung der hier diskutierten phyletischen Erscheinungen wichtig sind, kurz beschrieben. Ausführlicher und mehr zusammenfassend sind diese Fragen bei De Beer behandelt.

Bei der Frage nach der Plastizität eines Lebewesens unterscheidet De Beer (1951) die genetische Plastizität und die histogenetische Plastizität. Die genetische Plastizität ist die Fähigkeit der Individuen einer Art stark zu variieren. Dies geschieht dann, wenn eine grosse Anzahl von Individuen grosse Mengen von heterocygoten Genen führt. Nachdem auch die grösste Anzahl von Mutantgenen bei den Erwachsenen und nicht bei den Larven vorhanden ist, sind die Erwachsenen viel stärker der genetischen Plastizität und damit zugleich der Speciation ausgesetzt als die Larven (De Beer, 1951, pag. 114). Die histogenetische Plastizität beruht darauf, dass nicht oder nur wenig differenzierte Zellen sich viel leichter in verschiedenen Richtungen differenzieren können und daher wenn nötig andere Gewebe bilden können, als sie ursprünglich sollten (Siehe das Regenerationsvermögen etc.). Für mehr differenzierte Zellen sind solche Umwandlungen unmöglich. Es ist klar, dass die Zellen im Embryonal- und Larvalstadium im allgemeinen eine viel grössere histogenetische Plastizität besitzen, als die Zellen der erwachsenen Individuen.

Die Schnelligkeit der Entwicklung der Organe wird durch Gene bestimmt.

Bei Vertebraten steht die Entwicklungsgeschwindigkeit verschiedener Strukturen unter dem Einfluss von Hormonen (Siehe näheres mit Beispielen bei De Beer, 1951, pag. 16 ff.). Verschiedene Einflüsse — auch von aussen kommende, wie z.B. Temperatur etc. — können durch Vermehrung oder Verminderung der Entwicklungsgene oder der Hormone die normale Entwicklung verschiedener Gewebe beschleunigen oder bremsen. Das betreffende Gewebe kann also früher oder später als normal fertig gebildet, in extremen Fällen aber auch rudimentär werden. De Beer hat dies Heterochronie genannt. Die längere oder kürzere Zeitspanne die den Entwicklungsgenen zur Verfügung steht und die grössere oder geringere Anzahl dieser Gene spielt also für die Entwicklung einzelner Körperteile oder Gewebe eine grosse Rolle. Dasselbe gilt für die Hormone.

Beispiele von histogenetischer Plastizität und Heterochronie.

In der auf pag. 16 ff. folgenden Zusammenstellung des von mir in dieser Arbeit verwendeten Materials finden sich zahlreiche Beispiele für die histogenetische Plastizität und die Heterochronie. Diese Beispiele zeigen, dass die histogenetische Plastizität und die Heterochronie individuell bei einzelnen Tieren einer Art auftreten können. Aber diese Eigenschaften können auch erblich verankert werden und erzeugen dann Artmerkmale. So hat die Protaspis des Trilobiten *Paradoxides pinus* (Taf. 5 Fig. 1) zwei dem definitiven Frontallobus aufgeprägte Frontalblasen. Erst in der Frühmeraspis wird die ursprüngliche Grenze larvaler Frontallobus — erstes Glabellasegment, in Form einer Querlinie, die quer durch die zwei Blasen läuft und auf diese Weise vier Blasen erzeugt, rekapituliert. Aber es finden sich bei *Par. pinus* auch einzelne Larven, bei denen diese Querlinie schon in der Spätprotaspis aufritt (Taf. 5 Fig. 1 Nr. 3, 4 b), ohne dass diese „abnormalen Larven" sonst auf irgend eine andere Weise abnormal wären.

Unter den *Aquilofusus* Arten treten bei *A. elegantulus* (Taf. 5 Fig. 9) in der Übergangsskulptur zwei Querreifen auf. Vereinzelt können drei oder auch nur ein (Taf. 5 Fig. 10) Querreifen auftreten, wodurch die Skulptur und Form der erwachsenen Schale recht verschieden von der gewöhnlichen Ausbildung wird. Eine Variation des *A. lüneburgensis* — der *Aquilofusus tricinctus* (Taf. 6 Fig. 9) — hat drei Querreifen in der Übergangsskulptur. Hier kommen vereinzelt Exemplare mit zwei Querreifen vor.

Auch das verschieden lange Beibehalten der Längsskulptur verschiedener Individuen ist sehr auffällig, z.B. bei *Aquilofusus beyrichi* (Taf. 7 Fig. 5, 6). Die Jugendformen von *Macrocallista italica, M. erycinoides* und *M. chione* (Kautsky 1936) sind ausserordentlich variabel. *M. italica* von Pötzleinsdorf (Taf. 13 Fig. 4) hat bis 10 mm Höhe die *chione* Skulptur und dann bis 30 mm Höhe die *erycinoides* Skulptur. Dann setzt die definitive *italica* Skulptur ein. In Niederkreuzstetten hat diese Form bis 30 mm Höhe die *chione* Skulptur und die *italica* Skulptur setzt dann direkt ein. Die *erycinoides* Skulptur erscheint in Niederkreuzstetten überhaupt nicht. Bei *Venus vindobonensis* (Taf. 20 Fig. 1, 2) kann die Jugendskulptur sehr verschieden lang beibehalten werden. Oft bedeckt sie die halbe Schalenhöhe.

Bei den neotenen *Erycinaceae* können die Individuen einer Art oft einen sehr verschieden grossen Prodissoconch haben. Ein Beispiel bietet die *Erycina letochai* (Taf. 20 Fig. 4, 6). Trotz der gleichen Schalengrösse ist der Prodissoconch der Schale Fig. 4 bedeutend grösser als bei der Schale Fig. 6. Auch bei mit einander nahe verwandten Erycinenarten können die Jugendzustände bedeutende Verschiedenheiten aufweisen.

Auf pag. 24 ff. wird gezeigt, wie die Genoidomorphoses des *Protolenus*- und dann des *Anomocare* Baues bei *Strenuella gripi* in der Meraspislarve Stadium 4 (Taf. 4 Fig. 3) (*Protolenus* Taf. 3 Fig. 1, 2) und in den Stadien 5 und 6 (Taf. 4 Fig. 5, 6) (*Anomocare* Taf. 2 Fig. 10, 11) auftreten. Von dem Nachkommen der *Str. gripi,* dem *Ellipsocephalus polytomus* sind bisher nur die Larvenstadien 5 und 6 bekannt (Taf. 4

Fig. 7, 8, 9). Auch hier tritt in diesen Stadien das *Anomocare* Bild auf. Wahrscheinlich hatten die Meraspisstadien 3 und 4 das *Protolenus* Bild. Bei *Str. gripi* folgt auf die Stadien 3 und 4 mit den kleinen freien Wangen und den grossen Genalstacheln (Taf. 3 Fig. 4) in den Stadien 5 und 6 das *Anomocare* Bild mit den breiten Wangen und den weniger grossen Genalstacheln (Taf. 3 Fig. 5, 6). In der Holaspis wird dann das *Ellipsocephalus* Stadium mit schmalen freien Wangen, mit rudimentärem oder fehlendem Genalstachel erreicht (Taf. 3 Fig. 7, 8). Bei *Ell. polytomus* wird aber dieses Breitwangenstadium übersprungen und die Meraspisstadien 5 und 6 haben das *Anomocare* Bild, aber mit schmäleren Wangen und mehr *Protolenus*-ähnlichen längeren Genalstacheln (Taf. 4 Fig. 9). Die Zeitspanne des Auftretens des langen *Protolenus* Genalstachels wird also bei *Ell. polytomus* verlängert und das Breitwangenstadium an Stelle übersprungen. Hier handelt es sich um artliche Veränderungen.

Auch bei den auf pag. 60 ff. erwähnten neotenen taxodonten Bivalven werden die verschiedenen Arten, wie man aus ihrer verschiedenen Bezahnung erkennen kann, in sehr verschiedenen Altersstufen neoten. De Beer (1951) hat eine ganze Reihe von Beispielen gebracht, die die Plastizität und Heterochronie bei Tieren in ihren Jugendstadien beleuchten.

Die Eigenschaften, die während der ontogenetischen Entwicklung vom Ei über Embryo und Larve zum Erwachsenen auftreten, die aber dem Erwachsenen fehlen, werden als caenogenetisch bezeichnet, soweit sie nicht in das Gebiet der Palaeomorphose (= Palingenese pars) gehören. Dies zeigt, dass das jugendliche Tier (Embryo-Larve) eine eigene Entwicklung durchmachen kann, die von dem Erwachsenen unabhängig ist. Diese eigene Jugendentwicklung steht in innigem Zusammenhang mit der Lebensweise des jugendlichen Tieres, die oft von der Lebensweise des Erwachsenen derselben Art ganz verschieden ist. Die selbständige Entwicklung der Larve kann so weit gehen, dass ein und dieselbe Art, oder zwei einander äusserst nahe stehende Arten, zwei ganz verschieden gebaute Larven haben können. De Beer (1951) hat eine ganze Reihe von solchen Arten zusammengestellt. Giard (citiert bei De Beer (1951, pag. 41)) hat diesen larvalen Dimorphismus Poecilogoni genannt. Aus zwei verschiedenen Larven mit verschiedener Lebensweise kann sich ein und dieselbe Art oder zwei artlich kaum unterscheidbare Tierformen entwickeln. Dies muss wohl als Beweis dafür angesehen werden, dass die Genanlagen, die die Gewebe des Erwachsenen hervorrufen, in den zwei verschiedenen Larven, trotz der divergierenden Veränderungen derselben, intakt mitgeführt werden. In den meisten Fällen sind aber die Larven verschiedener Tierarten, Gattungen und höherer Einheiten einander viel ähnlicher als die erwachsenen Formen. Je jünger die Larven sind, um so weniger unterscheiden sie sich dann von einander.

Von grosser Wichtigkeit für das Studium der phylogenetischen Entwicklung ist die Frage, wie weit die Ontogenese Merkmale der Ahnen einer Art rekapituliert. De Beer (1951) hat das sogenannte biogenetische Grundgesetz Haeckels eingehend und etwas extrem kritisiert. Die Tatsache der Rekapitulation von Ahnenzuständen bei den juvenilen Nachkommen leugnet natürlich De Beer nicht; aber nach ihm handelt es sich da meist um Rekapitulationen von Larvenzuständen der Ahnen bei den jugendlichen Nachkommen. Der Rekapitulation von den Zuständen der erwachsenen Ahnen bei den Larven der Nach-

kommen misst De Beer nur wenig Bedeutung bei. Er nennt das Auftreten von solchen ausschliesslich bei den erwachsenen Ahnen vorkommenden Merkmalen bei den jungen Nachkommen Acceleration und reiht sie unter seine Gerontomorphose ein, die nach ihm eine untergeordnete Rolle bei der phyletischen Entwicklung der Tierwelt spielt. Er behandelt einige solche eindeutige Fälle im Kapitel über die Acceleration (1951, pag. 81).

An dem hier behandelten Trilobitenmaterial kann man chronologisch die ontogenetische Rückverlegung der Entwicklung der Glabella von den unterkambrischen opisthoparen Trilobiten bis ins Unterordovicium verfolgen. *Strenuella gripi,* der einzige opisthopare unterkambrische Trilobit, von dem die Larvenstadien bisher bekannt sind, besitzt von der Protaspis bis ins spätere Meraspisstadium vor der Glabella zwei Frontalblasen (Taf. 3 Fig. 9—12), die bei der späteren Frühmeraspis und der Spätmeraspis mit dem Praeglabellarfeld fast verfliessen (Taf. 4 Fig. 1—5) und einen etwas median eingebuchteten Wulst bilden (tapering ridge Stadium). Erst in der Spätmeraspisstufe 6 ist der definitive Frontallobus der Glabella des Erwachsenen ausgebildet (Taf. 4 Fig. 6). Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieser larvale Frontallobus auch bei den anderen unterkambrischen opisthoparen *Trilobitae* ausgebildet war. Denn sowohl bei einer Reihe von mittelkambrischen *Agnostidae* im erwachsenen Zustand (durch Neotenie) (Taf. 5 Fig. 2, 3) als auch bei den langäugigen *Paradoxidae* im Protaspiszustand (Taf. 5 Fig. 1) erscheinen auf dem Frontallobus der Glabella mehr oder weniger deutlich die zwei larvalen Frontallobusblasen. Zahlreiche mittel- und oberkambrische opisthopare Trilobiten haben Reste dieser beiden larvalen Frontalblasen sowohl im larvalen- als auch im erwachsenen Zustand dem Frontallobus als kleine seitliche Einkerbungen aufgeprägt (Taf. 5 Fig. 6). Aber dieses larvale Frontalblasenstadium scheint nur bei den opisthoparen Trilobiten vorzukommen. Die von den übrigen Trilobiten recht abweichend gebauten unterkambrischen *Olenellidae,* deren Larvenstadien gut bekannt sind, haben schon in den frühesten Larvenstadien einen Frontallobus der Glabella, der dem der Erwachsenen gleicht. Dies macht es wahrscheinlich, dass der larvale Frontallobus der *Opisthoparia* eine caenogenetische Erwerbung dieser Trilobitengruppe und keine Rekapitulation eines erwachsenen Vorfahren ist. Die tapering ridge ist dann eine Übergangsbildung vom larvalen Frontallobus zum Frontallobus des Erwachsenen.

Während also bei *Strenuella gripi* aus dem obersten Unterkambrium der larvale Frontallobus bei der Protaspis und Frühmeraspis noch gut ausgebildet ist, fehlt den mittel- und oberkambrischen Trilobitenlarven dieser larvale Frontallobus und bei fast allen Formen beginnt die Protaspis mit der tapering ridge, die sich im Meraspisstadium zum definitiven Frontallobus umbildet. Bei den unterordovicischen Trilobiten beginnt die Protaspis schon mit dem definitiven Frontallobus. Spuren des alten larvalen Frontallobus trifft man aber bei vielen mittel- und oberkambrischen Trilobitenlarven. Sie sind da dem definitiven Frontallobus als heterochrone Relikte stärker oder schwächer aufgeprägt, bei denen auch die verschiedenen Bestandteile des larvalen Frontallobus in heterochroner Folge auftreten.

Dies ist ein typisches Beispiel für die Art und Weise wie oft Organe, die keine Bedeutung mehr für den Körper haben und die nicht gleichzeitig ganz oder teilweise ihre ursprüngliche Funktion verändern, oder als wichtige Organteile mit anderen Organen in Beziehung treten, verschwinden. Auf dem Erwachsenen können aber solche funktionslose Reste von ursprünglich wichtigen Bauteilen des Organismus unverändert durch Millionen Jahre beibehalten werden. So ist bei der Muschelgattung *Venus* das Lunularzähnchen rudimentär oder verschwunden. Vom Miocaen bis in die Jetztzeit ist dieses Zähnchen bei den Untergattungen *Ventricola* und *Antigona* unveränderlich deutlich, bei *Venus, Periglypta* und *Circomphalus* unveränderlich schwach ausgebildet (vergl. pag. 71).

Im Gegensatz zu diesem larvalen Frontallobus, der sich sozusagen auflöst und nur mehr in heterochronen Spuren auf dem definitiven Frontallobus auftritt, sieht man also eine chronologische Rückverlegung der tapering ridge und des definitiven Frontallobus in jüngere Stadien der Ontogenese. Aber es handelt sich da nicht um eine allmähliche Rückverlegung. Sie geschieht mehr sprungweise. Im obersten Unterkambrium tritt der definitive Frontallobus bei der spätesten Meraspis auf und der Übergang vom larvalen Frontallobus mit den zwei Blasen ist durch die Frühmeraspis und den grössten Teil der Spätmeraspis zu erkennen. Im Mittel- und Oberkambrium beginnt die Entwicklung mit der tapering ridge und schon in der Spätprotaspis oder der Frühmeraspis ist der definitive Frontallobus gebildet. Im Ordovicium besitzt die Frühprotaspis den definitiven Frontallobus.

Man könnte einwenden, dass hier nur ein Larvenstadium bei den Nachkommen rekapituliert wird, weil der definitive Frontallobus bei *Strenuella gripi* (also dem ältesten opistoparen Trilobiten von dem Larvenstadien bekannt sind) in der spätesten Spätmeraspis auftritt. Der Frontallobus dieser Spätmeraspis gleicht aber vollkommen dem Frontallobus der erwachsenen Individuen. Vom oberen Unterkambrium bis ins Unterordovicium rückt der definitive Frontallobus bis ins erste Larvenstadium (Protaspis) vor. Sollte dieses Vorrücken nicht erst bei der *Str. gripi* begonnen haben, sondern ein Prozess sein, der schon früher begann, so müssten nur die erwachsenen Vorfahren der *Str. gripi* den definitiven Frontallobus und die Larven den larvalen Frontallobus mit einem tapering ridge Übergang zum definitiven Frontallobus besessen haben. Da tritt der Fall ein, dass eine Organform des Erwachsenen sprunghaft rückschreitend auf die Larvenstadien des Nachfolgers übergreift. Dies ist im Sinne De Beers eine „Acceleration".

Diesen ganzen vom Unterkambrium bis ins Unterordovicium dauernden Prozess machen die langäugigen mittelkambrischen *Paradoxidae* und *Olenopsis* in geologisch kurzer Zeit durch. Der untermittelkambrische *Paradoxides pinus* hat schon in der Frühprotaspis den definitiven Frontallobus der Glabella. Jegliche Spur einer tapering ridge fehlt und der zweiblasige larvale Frontallobus, der wohl auch hier wie bei der *Str. gripi* bei den Vorfahren des *Par. pinus* der normale larvale Frontallobus war, ist heterochron dem definitiven Frontallobus aufgeprägt, um in der Meraspis mehr oder weniger vollkommen zu verschwinden (siehe näheres pag. 29). Bei den kurzäugigen *Paradoxidae* ist diese Entwicklung noch extremer vorgeschritten. Hier trug die Protaspis eine riesige

halbeiförmige Glabella, die fast die ganze Larve einnimmt — das *Hydrocephalus* Stadium. Es hat sich da aus der Glabella des Erwachsenen im Larvenzustand eine caenogenetische Neuheit gebildet. Im Laufe der Ontogenese wird diese Glabella wieder zur normalen Glabella des Erwachsenen.

Die Entwicklung der Glabella von *Strenuella gripi* bis zu den unterordovizischen Trilobiten ist eine langsame, aber sprungweise larvale Entwicklung. Die Entwicklung der *Paradoxidae* bedeutet einen grossen Sprung. In die Gruppierungen der phyletischen Entwicklung bei Simpson und Schindewolf können diese ontogenetischen Entwicklungen nicht untergebracht werden. Bei ihnen wird, wie es selbstverständlich ist, nur die phyletische Entwicklung der erwachsenen Tiere behandelt. Hier liegt jedoch eine larvale Entwicklung vor. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, dass das sprunghafte Auftreten des definitiven Frontallobus und noch mehr seine caenogenetische Umbildung zum *Hydrocephalus* den *Paradoxidae* zu ihrer dominierenden Stellung unter den Trilobiten im Mittelkambrium verholfen hat. Ebenso ist wohl die Rückverlegung der Glabella des Erwachsenen im Laufe des Kambriums in die früheste Protaspis bei den ordovicischen und silurischen Trilobiten von grossem Einfluss für die Entwicklung dieser Tiergruppe gewesen.

Die Bedeutung der Acceleration für die Phylogenese ist von De Beer unterschätzt worden. Hier ist der Fall gegeben, dass durch Acceleration ein beim Vorfahren erst im erwachsenen Zustand ausgebildetes Organ im Larvenstadium schon sehr frühzeitig sich entwickelt und bei den langäugigen *Paradoxidae* von der Frühprotaspis bis zum Erwachsenen durchlaufend vorhanden ist. Bei den kurzäugigen *Paradoxidae* erscheint aber dieses Organ auf der Frühprotaspis umgebildet zu einer caenogenetischen Neuheit *(Hydrocephalus)*, aus der sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung wieder die normale *Paradoxides* Glabella entwickelt. Caenogenetische Neuheiten müssen sich also nicht immer aus den Genanlagen der Larve bilden. Sie können sich auch aus Genanlagen des Erwachsenen, die frühzeitig in der Larve zur Entwicklung kommen, bilden. Ich nenne diese Eigenschaft Gerontocaenogenese.

Nicht nur die Glabella des Erwachsenen sondern auch der Zeitpunkt der Ausbildung der freien Wangen wird bei den opisthoparen Trilobiten vom Unterkambrium bis zum Unterordovicium durch Acceleration in immer frühere Larvenstadien rückverlegt. Auch hier muss die Ausbildung der freien Wangen vom Erwachsenen ausgegangen sein. Die *Olenellidae* besitzen überhaupt keine freien Wangen — sie sind die ältesten bekannten Trilobiten. Der Vorfahre der Trilobiten hat ursprünglich überhaupt keine freien Wangen besessen.

Charaktere von erwachsenen Vorfahren, die in Jugendzuständen der Nachkommen auftreten, hat Haeckel Palingenese genannt. Heute weiss man, wie De Beer zusammenfassend an einer grossen Zahl von Beispielen ausführt, dass ursprünglich jugendliche (caenogenetische) Charaktere bei dem jugendlichen Nachkommen rekapituliert werden. Oft ist es wohl unmöglich mit Sicherheit zu erkennen, ob das Organ einer Larve von der Larve der Ahnen oder von dem erwachsenen Ahnen herstammt. Da ist es besser mit De Beer (1951, pag. 100) den Ausdruck Palingenese durch den viel neutraleren Term Garstangs

(loc. cit.) Palaeomorphose zu ersetzen, der alle in der Larve auftretenden alten Charaktere umfasst, die sowohl von dem erwachsenen Vorfahren als auch von der Larve desselben herstammen können. Nur wenn man sicher ist, dass die betreffende Rekapitulation eine Rekapitulation des erwachsenen Ahnen ist, soll man den Ausdruck „Palingenese" gebrauchen.

Das Beispiel des Schicksales der Glabella bei den opisthoparen Trilobiten im Kambrium—Ordovicium und die revolutionären Fälle bei den *Paradoxidae* zeigen jedenfalls, dass auch recht bedeutende Organveränderungen vom Erwachsenen rückschreitend der Larve aufgeprägt werden können. Raw (citiert nach De Beer 1951, pag. 82) konnte in den Meraspisstadien des Trilobiten *Leptoblastus salteri* das chronologische Erscheinen der Bauverhältnisse bei den erwachsenen Vorfahren dieser Form erkennen. De Beer rechnet diese Rekapitulation zur Acceleration. Mir erscheint die Rekapitulation bei *Leptoblastus salteri* grundverschieden von den Verhältnissen bei der Rückverlegung der Glabella und der freien Wangen bei den Trilobiten zwischen dem Unterkambrium und dem Ordovicium zu sein. Es dürfte sich so verhalten, dass in den Larven die ursprüngliche Tendenz vorhanden ist, die Ontogenese des Vorläufers der entsprechenden Art zu rekapitulieren. Da erscheint auf den larvalen caenogenetischen Geweben der caenogenetische Bau der Ahnen. Auf den in der Larve erscheinenden Geweben des Erwachsenen wird aber der Baustil des erwachsenen Vorläufers rekapituliert (Palingenese). Diese Tendenz wird durch die Wirkung von externen und internen Faktoren oft so weitgehend gestört, dass diese Rekapitulationen nur in Bruchstücken sichtbar sind. Manchmal verschwinden sie ganz.

Caenogenetische und palaeomorphe Merkmale, also Merkmale, die nie oder nicht mehr beim Erwachsenen auftreten, haben direkt für die Frage der genetischen Entwicklung der Arten keine Bedeutung, weil eben der Artbegriff an den Bau der erwachsenen Individuen und nicht der Jugendzustände gebunden ist. Aber es gibt hier ganz wesentliche Einschränkungen.

Ein grosser Teil der schalentragenden Tiere beginnt mehr oder weniger früh im Jugendstadium die Schale zu bilden. Oft sind Form und Skulptur dieser Schalen im Jugendzustande sehr verschieden von der Ausbildung des vom Erwachsenen gebildeten Schalenabschnittes. Diese Verschiedenheiten in der Jugend und beim Erwachsenen in Bezug auf den Bau der Schalen sind auf Veränderungen in der Organisation des Tieres im Verlaufe der Ontogenese zurückzuführen.

Bei den Bivalven und Gastropoden kann es während des Schalenbaues durch Resorptionsvorgänge zum Verschwinden alter Schalenteile, bei Gastropoden sogar zum Abwurf der Gewindespitze kommen. Aber im grossen ganzen geben die Hartgebilde die Veränderungen der Form und Skulptur während der ontogenetischen Entwicklung wieder. Diese jugendlichen Bildungen auf den obersten Schalenteilen des Erwachsenen stehen nicht mehr in lebendem Zusammenhang mit dem Tier und sind deshalb unveränderlich. Sie haben aber, nachdem sie auf der Schale des Erwachsenen auftreten, einen hohen phylogenetischen Wert. Würde nicht bei allen Arten des Genus *Aquilofusus* (siehe

pag. 33 Taf. 6 Fig. 1—13, Taf. 7 Fig. 1—16) das gleichgebaute Embryonalgewinde auftreten, so müsste man alle *α Aquilofusus* Arten (Taf. 6 Fig. 4, 5) mit ihrem Rückschlag in die *Streptochetus* Skulptur für *Streptochetus* (Taf. 5 Fig. 7, 8) halten. Die innigen Verwandschaftsverhältnisse zwischen den typogenetisch entstandenen *δ* und *ε Aquilofusus* Arten untereinander und mit den anderen *Aquilofusus* Arten wären ebenfalls nicht erkennbar. Ich nenne diese Eigenheit Paedoconservation.

Der von Haeckel geschaffene Ausdruck „Caenogenese" wird heute so verwendet, dass er nicht als eindeutig definiert angesehen werden kann. De Beer (1951, pag. 42) meint, dass dieser Term eigentlich besser nicht verwendet werden sollte. De Beer schreibt weiter: „Caenogenesis is meant solely to designate the origin of an evolutionary novelty in early stages of ontogeny." Als caenogenetisch bezeichnet man aber die Gewebe oder Organe, die auf die Larve beschränkt sind und nur im Ausnahmsfall (durch Neotenie oder Merostase) auch auf dem Erwachsenen erscheinen können. Bei der ontogenetischen Entwicklung bilden sich mehr oder weniger frühzeitig auf der Larve die Gewebe, die sich zu den Körperteilen des Erwachsenen umformen. Diese bekommen verschieden schnell die Gestalt und oft auch die Funktion des entsprechenden Körperteiles des Erwachsenen. In der vorliegenden Arbeit werden diese sich in der Larve zum Körperteil des Erwachsenen ausbildenden Anlagen, im Gegensatz zu De Beer, nicht als caenogenetisch betrachtet. Sie werden als die sich mehr oder weniger früh in der Ontogenese ausbildenden Anlagen des Erwachsenen in der Larve aufgefasst. Während also De Beer alle auf der Larve erscheinenden phyletischen Neuheiten als caenogenetisch bezeichnet, werden hier alle auf den Geweben des Erwachsenen in der Larve erscheinenden Neuheiten (Proterogenese, Genoidomorphose) scharf von den auf dem Erwachsenen auftretenden caenogenetischen (ursprünglich nur auf der Larve vorkommenden) Zügen (Neotenie, Merostase) getrennt.

Das vorliegende Material besteht meist aus marinen Gastropoden und Bivalven. Diese Tierformen sind sehr konservativ und wenig geeignet für das Studium grosser phylogenetischer Sprünge. Simpson (1944) und De Beer (1951) erklären übereinstimmend, dass die quantum evolution = paedomorphosis = Typogenese nicht nur grössere Sprünge bewirkt. Sie kann auch zu kleineren Veränderungen der Erbmasse führen. Es sind solche kleinere Sprünge, die in dieser Arbeit behandelt werden.

Die typogenetisch entstandene Neuheit muss, um einen Ausdruck Simpsons zu gebrauchen, praeadaptiv sein. Sie muss mit ihrer neuen Form in ihrem Lebensraume lebensfähig sein. Je grösser der phylogenetische Sprung ist, umso unwahrscheinlicher wird es, dass die Umwandlung einen günstigen Verlauf nimmt. Die Typogenese führt nach Simpson meist zu einem lethalen Ausgang. Aber auch wenn der grosse phyletische Sprung glückt, wird der Druck der Selektion so stark auf den zuerst entstandenen Formen lasten, dass die neu entstandene Art zu den seltenen Tieren gehört.

Bei kleinen phyletischen Sprüngen ist die Ausgangsart nicht so verschieden

von dem Nachkommen und die Möglichkeit des guten Überlebens der typogenetisch entstandenen Form wird viel grösser.

Alle hier bei der Typogenese abgehandelten Gastropoden- und Bivalvenarten lebten in einem relativ leichten Milieu — im Meere nicht zu nahe der Küste mit der Brandung und den Gezeiten, aber auch nicht zu weit von ihr in den dunklen nahrungsärmeren Meerestiefen. Der selektive Druck ist in diesem Milieu im allgemeinen gering. Er stört dadurch nur wenig den eigentlichen typogenetischen Entwicklungsgang. Ausserdem führen weitaus die meisten Formen in den ersten Larvenstadien (Veliger, Trochosphäre) eine planktonische Lebensweise und können sich leicht weit verbreiten. Die langsame phylogenetische Entwicklung dieser konservativen Formen erlaubt es, die einzelnen Phasen der Typogenese besser zu beobachten. Schliesslich sind diese tertiären Mollusken häufige Arten, die nahe verwandt mit rezenten Arten sind. Eine ganze Reihe der hier behandelten Arten lebt heute noch.

Ich glaube, dass eine genauere Analyse dieser kleineren typogenetischen Sprünge vorteilhaft für das Verständnis des Wesens der grossen Sprünge ist. Die grossen Sprünge erzeugen ohne Zweifel die eigentümlichen weiten Lücken zwischen vielen grossen Tiergruppen.

Das Material

Die Umbildung der Trilobitengattung Strenuella

Im höchsten Unterkambrium des Aistjakk am schwedischen, kaledonischen Gebirgsrande in der Nähe von Laisvall kommt die *Strenuella (Ellipsostrenua) gripi* Kauts (Kautsky 1945 (Taf. 1, Fig. 1, 2, 3, 4)) in grossen Mengen sowohl im erwachsenen Zustand als auch in allen Larvenstadien vor. Die Fossilien sind zum grössten Teil sehr gut erhalten. *Strenuella gripi* ist eine Übergangsform von der Gattung *Strenuella* zur Gattung *Ellipsocephalus* (Taf. 2 Fig. 1). Hier bietet sich eine gute Gelegenheit zum Studium von plötzlichen Evolutionen (Quantum evolution, Typogenese).

Cobbold (1910, 1931) hat aus dem höheren Unterkambrium Englands eine Reihe von Trilobitenarten beschrieben, die in die Genera *Strenuella, Protolenus* (Taf. 3 Fig. 1, 2, 3), *Mohicana* (Taf. 2 Fig. 7, 8) und *Micmacca* (Taf. 2 Fig. 9) gestellt werden. Cobbold bemerkt (1931), dass die Gattungsunterschiede zwischen den obengenannten vier Gattungen in den tieferen Horizonten schwächer ausgeprägt sind, als in den höheren. Die Gattungen konvergieren gegen unten zu. Die im Unterkambrium häufige, im Mittelkambrium äusserst selten werdende Gattung *Strenuella* findet sich im höheren Unterkambrium Skandinaviens zusammen mit zwei *Ellipsocephalus* Arten. Das Genus *Ellipsocephalus* ist im Mittelkambrium Europas durch mehrere Arten vertreten. Ausserdem findet sich in Schweden im Mittelkambrium das Genus *Anomocare* (Taf. 2 Fig. 10, 11), das ebenfalls mit *Strenuella* verwandt ist. *Strenuella* ist das älteste der oben genannten sechs Genera. Wir können und müssen die übrigen Genera von *Strenuella* herleiten.

Das Genus *Strenuella* hat mit Ausnahme des Subgenus *Ellipsostrenua* eine mässig gegen vorne konvergierende, vorne abgerundete Glabella, die deutlich von den festen Wangen absetzt. Der Vorderabschnitt des Cranidium ist schwach wulstartig erhöht. Palpebralloben und Augenleisten sind vorhanden, aber sie sind nicht stark ausgebildet. Die freien Wangen sind mässig breit und tragen einen mässig langen Genalstachel. Am Occipitalring ist oft ein mehr oder weniger langer Nackenstachel ausgebildet. Die mässig abgebogenen Pleuren tragen an ihren distalen Enden kleine Dornen. *Protolenus* (Cobbold 1910) (Taf. 3 Fig. 1, 2, 3) unterscheidet sich von *Strenuella* hauptsächlich durch die stärker segmentierte, gegen vorne deutlich konvergente Glabella, die Ausbildung einer Randleiste am Vorderrand des Cranidium, die gut entwickelten erhabenen Palpebralloben und Augenleisten, sowie die äusserst schmalen, freien Wangen mit langen Genalstacheln. Die ganzen freien Wangen bilden sozusagen die Ansatzstelle dieser gegen hinten gerichteten Stachel. *Anomocare* (Westergård 1950) (Taf. 2 Fig. 10, 11) hat eine noch stärker ausgebildete Vorderrandleiste, kräftige Palpebralloben und Augenleisten. Die von den festen

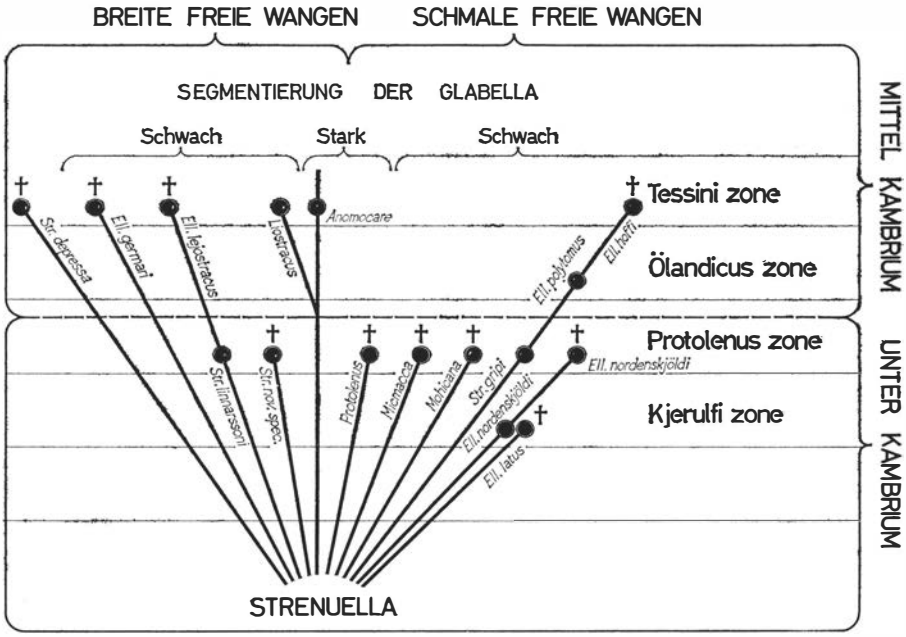


Abb. 1. Das Genus *Strenuella* und seine Nachkommen.
Zeichenerklärung: † = ausgestorben
Str. = *Strenuella*
Ell. = *Ellipsocephalus*

In diesem Stammbaum sind mit Ausnahme des *Ell. germari* und *Ell. hoffi* nur skandinavische *Strenuella-Ellipsocephalus* Arten dargestellt. Die Genera *Protolenus*, *Micmacca* und *Mohicana* fehlen in Skandinavien.

Wangen durch eine kräftige tiefe Furche scharf abgegrenzte, gegen vorne konvergierende Glabella trägt nur an den Seiten tiefe Segmentfurchen. Der Vorderrand ist an den Seiten scharf winkelig abgeknickt. Die freien Wangen sind breit und tragen einen mässig langen Genalstachel, der von der freien Wange deutlich abgesetzt ist. Bei *Ellipsocephalus* (Westergård 1936) (Taf. 2 Fig. 1) endet die durch parallele seichte Dorsalfurchen undeutlich begrenzte glatte Glabella vorne winkelig statt rund wie bei den anderen Gattungen. Augenleisten fehlen. Ebenso fehlt am Vorderrande des stärker gewölbten Cranidium jegliche Struktur. Die freien, stachellosen Wangen sind oft auf ein Minimum reduziert. Die stärker abgebogenen Pleuren sind dornenlos. Die auf das obere Unterkambrium beschränkten, einander recht ähnlichen Gattungen *Mohicana* (Cobbold 1910) (Taf. 2 Fig. 7, 8) (England) und *Micmacca* (Cobbold 1910) (Taf. 2 Fig. 9) (England, Canada) haben mit ihren grossen unsegmentierten Glabellen mit parallelen Seitenfurchen viel Ähnlichkeit mit *Ellipsocephalus*. Vergleiche auch

die stark reduzierten freien Wangen bei *Mohicana* (Taf. 2 Fig. 8). Aber *Micmacca* schliesst sich mehr an *Protolenus* mit seinen gut ausgebildeten Augenleisten an. *Mohicana* gehört meiner Meinung nach zu *Ellipsocephalus.*

Wie oben erwähnt, ist *Strenuella gripi* eine Übergangsform zwischen *Strenuella* und *Ellipsocephalus. Strenuella gripi* unterscheidet sich vom Typus *Strenuella* durch das gewölbtere Cranidium, das Fehlen eines Vorderrandwulstes und die äusserst stark reduzierten freien Wangen, die manchmal ganz stachellos sind, meist aber einen kleinen Stachelrest in halber Wangenhöhe besitzen. Augenleisten fehlen oder sind sehr undeutlich. Occipitalfurchen und die nur sehr schwach gegen vorne konvergierenden oder oft parallelen Dorsalfurchen sind schwach ausgebildet. Die Glabella ist glatt oder hat schwache seitliche Segmentfurchen. Ihr Vorderrand ist gerundet oder oft quer abgeschnitten. Da sich die Art näher an *Strenuella* anschliesst als an den Typus von *Ellipsocephalus (Ell. hoffi* Barr oder *Ell. polytomus)* (Taf. 2 Fig. 1), wurde sie zu *Strenuella* gestellt.

Gleichzeitig mit *Strenuella gripi* lebte in Mjösen (Norwegen) die *Strenuella linnarssoni* (Kiaer 1917) (Taf. 1 Fig. 5, 6) und im Gebiete von Simrishamn (Schonen) eine von Dr. Westergård entdeckte, noch nicht beschriebene *Strenuella* nov. spec. Beide Arten (nur in Cranidien bekannt) sind der *Strenuella gripi* sehr ähnlich und gehören demselben Subgenus *(Ellipsostrenua)* (Kautsky 1945) an. Die *Strenuella linnarssoni* hat ein viel schwächer gewölbtes dünneres Cranidium. Die die Glabella begrenzenden Dorsalfurchen konvergieren immer stärker gegen vorne. Die Segmentfurchen der vorne stets abgerundeten Glabella sind immer ausgebildet und stärker. Der Frontalwulst ist kräftiger gewölbt, die Frontalwulstfurche ist mehr accentuiert. Der bei *Strenuella linnarssoni* tiefer einspringende Winkel zwischen der seitlichen Begrenzung des Frontalwulstes und den stärker konvexen Palpebralloben deutet darauf hin, dass die bisher noch nicht gefundenen freien Wangen breiter waren als die der *Strenuella gripi.* Die von Dr. Westergård gesammelte *Strenuella* nov. spec. unterscheidet sich von der *Strenuella gripi* durch das flachere Cranidium, das Vorhandensein von Augenleisten, den schmäleren Frontalwulst, die kräftige Segmentierung der Glabella, die tieferen Dorsalfurchen, die tiefere Occipitalfurchte und die grösseren, stärker konvexen Palpebralloben. Von *Str. linnarssoni* unterscheidet sich diese Form durch die weniger stark gegen vorne konvergierenden Dorsalränder, die kräftig entwickelten Augenleisten und den viel schmäleren, von der Glabella stärker abgesetzten, mehr gewölbten Frontalwulst.

Das extreme Bild von *Ellipsocephalus,* wie es der mittelkambrische *Ell. hoffi* aus Böhmen darbietet, habe ich oben gegeben. Die anderen bekannten *Ellipsocephalus* Arten unterscheiden sich von einander und vom *Ell. hoffi* dadurch, dass sie *Strenuella* Eigenheiten im Bau bewahrt haben, die dem *Ell. hoffi* fehlen. Hierher gehören die zwei ältesten bekannten *Ellipsocephalus* Arten: *Ell. nordenskjöldi* Linn (Linnarsson 1883, Kiaer 1917) (Taf. 2 Fig. 5) aus Schweden und Norwegen und der *Ell. latus* Wiman (1905) (Taf. 2 Fig. 4) aus baltischen Geschieben in Schweden. Beide Formen stammen aus der *kjerulfi* Zone, die unter der *Protolenus* Zone (mit *Protolenus, Str. gripi* etc.) liegt.

Ell. nordenskjöldi lebt aber noch in Norwegen im höchsten Unterkambrium (Zone mit *Strenuella linnarssoni* = *Protolenus* Zone). Er hat eine mächtige sich gegen vorne nicht verschmälernde Glabella, deren Vorderrand manchmal wie bei *Ell. hoffi* winkelig ausgebildet ist, oft aber, wie bei *Strenuella,* gerundet ist. An *Strenuella* erinnern die deutlichen Glabellafurchen, die deutliche Occipitalfurche und die mit allerdings sehr kleinen Dornen versehenen Pleuren. Der *Ell. latus* ähnelt sehr dem *Ell. nordenskjöldi.* Durch die fehlenden Glabellafurchen, die schwache Occipitalfurche und den in der Mitte nicht erweiterten Occipitalring, besonders aber durch den winkeligen Vorderrand der Glabella ist er in der Entwicklung gegen das *Ell. hoffi* Stadium weiter vorgeschritten als die obengenannte Form. Aber die Dorsalfurchen konvergieren *Strenuella* artig etwas gegen vorne.

In der tiefsten Zone des Mittelkambrium von Schweden (*ölandicus* Zone) tritt der *Ell. polytomus* Linn (Westergård 1936) (Taf. 2 Fig. 1) auf. Diese Form ist äusserst ähnlich *Ell. hoffi* und man kann an den erwachsenen Tieren keine typischen *Strenuella* Merkmale finden. Sie ist sehr nahe verwandt mit der *Str. gripi.* Alle konstanten ellipsocephalen Eigenheiten der *Str. gripi* hat auch der *Ell. polytomus,* z.B. die starke Reduktion der freien Wangen, sowie das Fehlen von Augenleisten und der Vorderrandfurche. Ausserdem hat aber *Ell. polytomus* konstant auch alle ellipsocephalen Merkmale, die bei der *Str. gripi* mit den alten *Strenuella* Merkmalen variieren — so fehlen die Wangenstachel, die bei *Str. gripi* zwischen stark reduzierten und fehlenden Wangenstacheln variieren. Dasselbe gilt für die Glabella, die parallele Seitenfurchen hat und glatt ist. Bei *Str. gripi* variieren die Seitenfurchen zwischen gegen vorne etwas konvergent und parallel und die Glabella ist glatt oder schwach gefurcht. Der Vorderrand von *Ell. polytomus* ist vorne winkelig, bei *Str. gripi* vorne gerundet oder gerade abgeschnitten. Ebenso sind die Pleuren beim *Ell. polytomus* dornenlos, während die Grösse der an und für sich kleinen Dornen bei *Str. gripi* ausserordentlich variiert; manchmal laufen die Pleuren an den Enden nur spitz zu (Taf. 1 Fig. 2).

In einer höheren Zone (*tessini* Zone) des Mittelkambrium tritt der *Ell. lejostracus (= Ell. lejostracus + Ell. granulatus)* (Westergård 1950) (Taf. 2 Fig. 2, 3) in Schweden auf. Diese Form hat zwischen Parallelität und Konvergenz schwankende Dorsalfurchen der Glabella, die ebenso wie die Occipitalfurche zwischen schwach und kräftig variieren. Die freien Wangen sind recht breit und stachellos. Es wurde jedoch eine freie Wange eines erwachsenen Exemplares mit einem Genalstachelrest gefunden. Die Pleuren tragen an ihren Enden sehr kleine, aber deutliche Dornen. Die *Str. gripi* kann nicht in die Vorfahrenreihe des *Ell. lejostracus* gehören, denn sie hat ja schon in ellipsocephaler Richtung stark reduzierte freie Wangen mit stark rückgebildeten oder fehlenden Stacheln. Aber *Str. linnarssoni* (Kiaer 1917) könnte zur Ahnenreihe des *Ell. lejostracus* gehören, denn *Str. linnarssoni* hat immer eine gegen vorne konvergierende Glabella und Occipital- und Seitenfurchen sind immer gut ausgeprägt. *Str. linnarssoni* besitzt sicher eine breitere freie Wange, die höchstwahrscheinlich einen Genalstachel trug. Leider sind nur die Cranidien

dieser Form bekannt. *Ell. lejostracus* hat jedenfalls viel mehr *Strenuella* Merkmale bewahrt, als der geologisch ältere *Ell. polytomus.*

Ellipsocephalus hoffi Barr aus dem Mittelkambrium Böhmens hat von allen *Ellipsocephalus* Arten das von *Strenuella* am meisten abweichende Aussehen. Hier ist der Frontallobus der Glabella vorne stärker erweitert. Im Mittelkambrium Böhmens findet sich auch der merkwürdige *Ell. germari* Barr. Diese Art hat wohl ein *Ellipsocephalus* Aussehen mit glatter, vorne winkeliger Glabella, aber die breiten Wangen tragen kräftige Genalstachel. Schliesslich kann man noch zwei *Ellipsocephalus* Arten der *Protolenus* Zone Ostcanadas nennen: *Ell. galeatus* Matth und *Ell. grandis* Matth, die nach Kiaer (1917) mit ihrem deutlichen Occipitalring und den Glabellafurchen sehr an *Ell. nordenskjöldi* (Kiaer 1917) (Taf. 2 Fig. 5) erinnern; aber der Frontallobus der Glabella ist vorne stärker erweitert, ebenso wie beim *Ell. hoffi.*

Es ist klar, dass die Gattung *Ellipsocephalus* sich aus der Gattung *Strenuella* entwickelt hat, aber die Gattung *Ellipsocephalus* kann unmöglich aus einer einzigen *Strenuella* Art entstanden sein. Von den Merkmalen die *Strenuella* von *Ellipsocephalus hoffi* unterscheiden, treten ein oder meist einige Merkmale in allen Kombinationen bei jeder einzelnen *Ellipsocephalus* Art auf. Die verschiedenen *Ellipsocephalus* Arten haben sich aus ganz verschiedenen *Strenuella* Arten, von denen jede schon gewisse einzelne *Ellipsocephalus* Merkmale besitzt, oder zu solchen mutiert, entwickelt. Unter den *Strenuella* Arten ist hier nur das Subgenus *Ellipsostrenua* berücksichtigt. *Ell. nordenskjöldi* Linn. (Kiaer 1917) (Taf. 2 Fig. 5) und *Ell. latus* (Wiman 1905) (Taf. 2 Fig. 4) lebten schon in der unterkambrischen *kjerulfi* Zone. Sie haben sich aus älteren, unbekannten *Strenuella* Arten entwickelt. Aus der *Protolenus* Zone kennen wir in Europa ausser dem *Ell. nordenskjöldi,* der in dieser Zone zusammen mit *Str. linnarssoni* in Norwegen weiterlebt, in Canada noch zwei *Ellipsocephalus* Arten. In der mittelkambrischen *ölandicus* Zone lebt *Ell. polytomus* (Westergård 1936) (Taf. 2 Fig. 1), den ich von *Str. gripi* herleite. Aus der darüber liegenden *tessini* Zone kennt man den *Ell. lejostracus* (Westergård 1950) (Taf. 2 Fig. 2, 3), zu dessen Ahnenreihe möglicherweise die *Str. linnarssoni* (Taf. 1. Fig. 5, 6) gehört. Schliesslich finden sich im Mittelkambrium Böhmens *Ell. hoffi,* den ich von *Ell. polytomus* herleiten möchte, und der merkwürdige *Ell. germari. Strenuella depressa* (Grönwall 1902) wurde im Mittelkambrium Bornholms gefunden. Es finden sich also auch konservative Arten im Genus *Strenuella.* Die *Ellipsocephalus* Arten haben sich nicht nur aus verschiedenen *Strenuella* Arten, sondern auch zu ganz verschiedenen Zeiten entwickelt und schliesslich dürften sie sich auch unabhängig von einander an verschiedenen Orten entwickelt haben, wie die canadensischen Beispiele zeigen. Denn die zwei amerikanischen *Ellipsocephalus* Arten aus der *Protolenus* Zone haben trotz ihres sonst recht *Strenuella* artigen Aussehens eine vorne verbreiterte Glabella; eine Eigenschaft, die in Europa nur der viel jüngere mittelkambrische *Ell. hoffi* besitzt.

Das Genus *Ellipsocephalus* ist also kein Genus im gewöhnlichen systematischen Sinne. Spath (1938) hat sehr ähnliche Verhältnisse bei Ammoniten be-

schrieben und diese phyletisch unabhängige Entstehung von Arten eines Genus aus Arten eines älteren Genus als Homoeomorphie bezeichnet.

Wie schon erwähnt, bemerkt Cobbold (1910), dass in den tieferen Horizonten der *Protolenus* Zone die Genera *Strenuella, Protolenus, Micmacca* und *Mohicana* nur sehr schwer von einander trennbar sind, während sie sich in den höheren Horizonten besser von einander unterscheiden. *Micmacca* (Cobbold 1910) (Taf. 2 Fig. 9) und *Mohicana* (Cobbold 1910) (Taf. 2 Fig. 7, 8) sind einander recht ähnlich. Das Genus *Ellipsocephalus* unterscheidet sich von *Strenuella* hauptsächlich durch den Verlust der Segmentierungsmerkmale der Glabella, den Verlust der Augenleisten und der Vorderrandfurche, den Verlust der Dornen an den Pleurenenden und die Erwerbung einer mit schwachen, seichten, parallelen Dorsalfurchen begrenzten Glabella, deren vorderes Ende winkelig ausgebildet ist. *Protolenus* (Cobbold 1910) (Taf. 3 Fig. 1, 2, 3), ein auf die *Protolenus* Zone beschränktes Leitfossil, bekannt aus Europa und Nordamerika mit Ausnahme der nördlichsten Gebiete, verstärkt im Gegensatz zu *Ellipsocephalus* die Segmentierung der Glabella. Es bildet sich eine Vorderrandleiste aus und die Augenleisten werden erhaben. Die freien Wangen werden dagegen extrem reduziert, wie bei der *Str. gripi — Ell. polytomus — Ell. hoffi* Reihe. Aber sie führen lange, kräftige, nach hinten gerichtete Genalstachel. Die mittelkambrische Gattung *Anomocare* (Westergård 1950) (Taf. 2 Fig. 10, 11) hat eine scharf durch tiefe, gegen vorne konvergente oder parallele Furchen abgesetzte Glabella mit an den Seiten tiefen Segmentfurchen. Ihr Vorderrand ist gerundet, eine Vorderrandleiste und die Augenleisten sind stark entwickelt. Die freien Wangen sind recht breit. Sie tragen gut ausgebildete Genalstachel. Es sind bisher noch keine Übergänge zwischen *Strenuella* und *Anomocare* gefunden worden, aber auf Grund der ausserordentlichen Ähnlichkeit der Larven von *Str. gripi* und *Ell. polytomus* (beide Spätmeraspis) mit *Anomocare,* muss diese Form als Nachkomme von *Strenuella* angesehen werden (Westergård 1936). *Anomocare* gehört in die Familie der *Liostracidae.*

Wie eingangs erwähnt, liegt eine recht vollständige und gut erhaltene Serie von Larven der *Str. gripi* (Kautsky 1945) (Taf. 3 Fig. 9—12; Taf. 4 Fig. 1—6) vor. Das Wachstum derTrilobiten ging auf ähnliche Weise vor sich wie bei den heutigen Krebsen. Der Panzer wird zu gewissen Zeiten abgestreift und das Tier wächst. Ein neuer Panzer wird gebildet (Ecdysis). Man kann hier sehr gut studieren, wie der Umbau von einem Genus in ein anderes sich in den Jugendstadien äussert. Ich unterscheide nach allgemeinem Gebrauch 3 Larvenstadien: Protaspis, Frühmeraspis und Spätmeraspis. Bei der Protaspis von *Str. gripi* kann man zwei Stadien: die Frühprotaspis und die Spätprotaspis erkennen. Bei der Früh- und Spätmeraspis kann man zusammen 6 Stadien unterscheiden, von denen Stadium 1, 2 und 3 der Frühmeraspis und Stadium 4, 5 und 6 der Spätmeraspis angehören. In den folgenden Holaspisstadien ähnelt das Tier schon stark dem Erwachsenen und nimmt im Wesentlichen nur an Grösse zu. Leider sind die Frühholaspisexemplare der *Strenuella gripi* vom Aistjakk so schlecht erhalten, dass man nicht viel über sie aussagen kann.

Im allgemeinen überwiegen bei der Entwicklung vom Ei zum erwachsenen

Tier in den frühesten Stadien die rein embryonalen oder dem Larvenstadium eigentümlichen (caenogenetischen) Merkmale, die bei Weiterentwicklung zum erwachsenen Tier rasch abnehmen. Sonst soll die Entwicklung von einer fortlaufenden chronologischen Rekapitulation der Ahnenmerkmale (Palaeomorphose) beherrscht werden. Nach De Beer (1951) sind es die Merkmale der Larven der Ahnen. Diese Rekapitulation wird in vielen verschiedenen Abschnitten durch den Ausfall oder die Unterdrückung von gewissen Ahnenmerkmalen (Tachygenese) gestört. Die Entwicklung der *Str. gripi* passt in vielen Punkten nicht in das „normale" Schema der Entwicklung der Trilobitenlarven.

Auf der Frühprotaspis (Taf. 3 Fig. 9) fehlt der von parallelen Dorsalfurchen begrenzten Glabella jede Spur einer Segmentierung, ebenso fehlt jede Andeutung von Augenleisten. Auf der Spätprotaspis (Taf. 3 Fig. 10) und in allen Stadien der Frühmeraspis ist auf der von parallelen oder schwach konvergenten Dorsalfurchen begrenzten Glabella eine sehr undeutliche schwache Segmentierung zu erkennen. Der Spätprotaspis fehlen Augenleisten, aber auf der Frühmeraspis (Taf. 3 Fig. 11, 12; Taf. 4 Fig. 1, 2) kann man undeutliche Augenleisten erkennen. Auf der Spätmeraspis (Taf. 4 Fig. 3—6) ist die gegen vorne immer konvergente Glabella stark segmentiert und kräftige Augenleisten sind entwickelt. Nachdem der Typus *Strenuella* im erwachsenen Zustand meist eine schwach gegen vorne konvergierende segmentierte Glabella besitzt und immer Augenleisten vorhanden sind, möchte man in den Frühstadien der zu *Ellipsocephalus* tendierenden *Str. gripi* erwarten, dass diese palaeomorphen Merkmale in den Jugendzuständen rekapituliert werden. Dies ist um so mehr zu erwarten, weil bei Trilobiten die im erwachsenen Zustand eine segmentierte Glabella und Augenleisten besitzen, im Allgemeinen diese Merkmale ebenso wie die Konvergenz oder Parallelität der die Glabella begrenzenden Seitenfurchen schon auf der Protaspis klar zum Ausdruck kommen. (Siehe *Paradoxides pinus*) (Westergård 1936) (Taf. 5 Fig. 1) und *Olenus gibbosus* (Strand 1926—27). Das Protaspisstadium der *Str. gripi* besitzt also in Bezug auf Segmentation und Form der Glabella und das Fehlen der Augenleisten ein Aussehen, wie es ihr Nachkomme, der erwachsene *Ellipsocephalus polytomus* (Westergård 1936) (Taf. 2 Fig. 1) hat. Die erwachsene *Str. gripi* hat auch diese Eigenschaften, aber in labilerer Form. Sie variiert individuell zwischen dem *Ellipsocephalus* und dem *Strenuella* Gepräge. Ähnlich wie *Str. gripi* verhält sich *Liostracus linnarssoni* Brögg (Kiaer 1917). Bei der erwachsenen Form sind die Glabellasegmente kaum angedeutet. Bei der frühesten Protaspis fehlen sie. Die Entwicklung der Glabellasegmente erreicht dagegen hier schon in der Spätprotaspis ihren Höhepunkt, um dann in Meraspisstadium bis zur Holaspis abzunehmen. Aber der erwachsene *Liostracus* hat gut ausgebildete Augenleisten. Bei seiner Frühprotaspis sind ebenfalls die Augenleisten schon gut entwickelt. Die eine glatte Glabella besitzende erwachsene *Blainia gregaria* Walc (Lalicker 1935) aus dem Mittelkambrium von Alabama hat eine ganz ähnliche Larvenentwicklung wie *Liostracus*.

Dass im frühen Jugendzustande einer Art Merkmale auftreten, die diese Art im erwachsenen Zustand gar nicht besitzt, die aber charakteristisch für die

erwachsenen Nachkommen dieser Art in geologisch jüngeren Schichten sind, hat Schindewolf (1950) sehr überzeugend dargelegt. Er nennt diese Evolutionseigenheit Proterogenese. Er bemerkt, dass diese Proterogenese bei starker Typenumbildung der Arten (Typogenese) oft auftritt. Im Falle der *Str. gripi* ist das Verhalten der frühen Jugendzustände keine vollkommene Proterogenese, denn die erwachsene *Str. gripi* variiert ja schon in ellipsocephaler Richtung. Eine vollständige Proterogenese hätte der nicht bekannte Vorfahre der *Str. gripi* gehabt, wenn er im erwachsenen Zustand noch nicht in ellipsocephaler Richtung variieren würde, während seine Larven in den Jugendstadien schon diese ellipsocephalen Züge aufgewiesen hätten. Nach Schindewolf kehrt nach dem Auftreten des proterogenetischen Zukunftsbildes im Jugendzustand eines Tieres bei fortschreitendem Älterwerden des Individuums die Entwicklung wieder in ihre alten Bahnen zurück und das Tier hat dann das Aussehen seiner Vorfahren. Dies ist auch teilweise bei der *Str. gripi* der Fall. Während die Frühprotaspis eine vollkommen glatte, von parallelen Seitenfurchen begrenzte Glabella hat, treten auf der ebenfalls durch parallele Seitenfurchen begrenzten Glabella der Spätprotaspis undeutliche Anzeichen einer Segmentation auf. *Strenuella* sens. strict. besitzt immer eine segmentierte Glabella. Bei der Frühmeraspis Stad. 1 und Stad. 2 ist diese Segmentation etwas deutlicher ausgebildet. Ausserdem schwankt hier die Lage der Seitenfurchen der Glabella zwischen parallel und gegen vorne schwach konvergent. Weiters ist bei der Spätprotaspis das sich gegen hinten verschmälernde Hinterende der Glabella (Occipitallobus) etwas aufgerichtet. Bei der Frühmeraspis Stad. 1 und Stad. 2 (Taf. 3 Fig. 11, 12; Taf. 4 Fig. 1) liegt die Glabella nicht mehr in derselben Ebene wie die festen Wangen, sondern sie steigt schief gegen hinten oben an. Der massige Occipitallobus ragt über das Hinterende des Cranidium hervor und läuft gegen hinten oben mehr oder weniger spitz zu. Diese Schiefstellung der Glabella und die eigentümlich kräftige Ausbildung des Occipitallobus ist die Rekapitulation eines Ahnenmerkmales. Viele *Strenuella* Arten besitzen einen kräftigen, schief gegen hinten gerichteten Occipitalstachel. Ein Vorfahre der *Str. gripi* muss einen solchen Stachel besessen haben. Der ganze Bau der Glabella und der Occipitalregion der oben erwähnten Larvenstadien kann nur durch die Existenz eines Nackenstachels bei den erwachsenen Vorfahren erklärt werden. Bei den erwachsenen *Strenuella* Arten und anderen Trilobiten mit kräftigem Nackenstachel (z.B. der Olenellide *Holmia ljungneri* Kauts (Kautsky 1945) trifft man denselben Bau wieder.

Nach der *Ellipsocephalus* Proterogenese der *Str. gripi* in der Frühprotaspis tauchen in der Spätprotaspis und Frühmeraspis Stad. 1 und 2 alte *Strenuella* Merkmale auf, die aber im Frühmeraspisstadium 3 teilweise wieder verschwinden (Schiefstellung der Glabella, Aufrichtung und Verstärkung der Occipitalregion), teilweise sich jedoch verstärken (Konvergenz der Seitenfurchen und stärkere Segmentierung der Glabella, Ausbildung von schmalen freien Wangen mit ausserordentlich langen Genalstacheln). Diese Ausbildung leitet zu den *Protolenus-Anomocare* Genoidomorphosen über, über die im Folgenden berichtet wird.

In dem Frühmeraspis Stadium 2 sind die Genalstachel noch mit dem den Kopfschild umgebenden Aussensaum verbunden. Die bei der Spätprotapis ungefähr in der halben Länge des Kopfschildes liegenden, seitlich gerichteten Genalstachel sind klein. Bei der Frühmeraspis Stadium 2 sind sie schon viel grösser und weit nach hinten gerückt und gerichtet. Bei der Frühmeraspis Stadium 3 haben sich die freien Wangen gebildet. Diese sind ausserordentlich schmal und bilden sozusagen nur den Ansatz der sehr langen, gegen hinten gerichteten, etwas gekrümmten Genalstachel (Taf. 3 Fig. 4). Das Kopfschild ist mehr viereckig geworden, eine schwache Vorderrandleiste ist ausgebildet und Palpebralloben erscheinen. Die Augenleisten sind sehr schwach aber doch sichtbar. Die schwach segmentierte Glabella ist begrenzt durch parallele, aber manchmal auch schwach gegen vorne konvergierende Dorsalfurchen. Die schwache Segmentierung der manchmal gegen vorne konvergenten Glabella könnte man für eine palaeomorphe Rekapitulation der ursprünglichen *Strenuella* Merkmale halten. Dies ist aber in Bezug auf die Ausbildung einer deutlichen Vorderrandleiste und besonders wegen der kleinen freien Wange mit dem ausserordentlich langen Genalstachel (ca 1/2 mal die Länge des ganzen Cranidium) (Taf. 3 Fig. 4) unmöglich. Keine *Strenuella* mit Vorderrandleiste, mit so stark reduzierten freien Wangen und so grossen Genalstacheln ist bekannt. Die ausserordentliche Reduktion der freien Wangen ist dagegen nicht so typisch für die *Strenuella* Arten, die zu *Ellipsocephalus* mutieren (siehe *Str. linnarssoni)*. Diese Reduktion der freien Wangen geht aber da Hand in Hand mit der Reduktion der Genalstachel. Dagegen hat ein, wie schon früher erwähnt, mit *Strenuella* eng verwandtes Genus *Protolenus* (Cobbold 1910) (Taf. 3 Fig. 3) genau dieselben schmalen freien Wangen mit langen Genalstacheln. Bei der Spätmeraspis von *Str. gripi* konvergiert die stark gefurchte Glabella immer gegen vorne. Die Augenleisten sind stärker und erhaben. Die erhabene Vorderrandleiste ist hinten durch eine Furche vom Praeglabellarfeld deutlich abgegrenzt. Im Stadium 4 (Taf. 4 Fig. 3; Taf. 3 Fig. 4) gleicht die Larve ausserordentlich *Protolenus* (Taf. 3 Fig. 1, 2, 3). Im Spätmeraspisstadium 5 und 6 (Taf. 4 Fig. 4, 5, 6) werden die stärker konvergenten, die Glabella begrenzenden Dorsalfurchen tiefer, die Glabellafurchen sind nur an den Seiten, aber da als kräftige tiefere Einkerbungen sichtbar. Die kräftigere, höhere und breitere, gegen hinten scharf abgegrenzte Vorderrandleiste ist kürzer und bildet mit den Seitenrändern des Cranidium einen scharfen Winkel. Die Palpebralloben und Augenleisten sind stärker ausgeprägt und blättrig erhaben, die festen Wangen sind stärker aufgeblasen. Bei der Meraspis Stadium 6 sind die letzten Spuren des larvalen Frontallobus verschwunden und sein Vorderrand ist gerundet. Die freien Wangen der Spätmeraspis Stadium 4 und 5 kennen wir nicht. Aber es findet sich eine in der Grössenordnung zu Stadium 6 passende freie Wange (Taf. 3 Fig. 5), die verhältnismässig breit ist und die vor dem Hinterende der Wange einen seitlich gerichteten, verhältnismässig kurzen, aber kräftigen Stachel trägt. Von einem späteren Stadium, von dem wir nicht das Cranidium kennen, liegt eine freie Wange vor, die noch viel breiter ist (Taf. 3 Fig. 6). Bei dieser ist der noch weiter vorne liegende Genalstachel schon stärker reduziert.

Von einem noch späteren Larvenstadium (Frühholaspis) liegt eine freie Wange mit stark reduziertem Stachel vor, die schon viel schmäler ist (Taf. 3 Fig. 7). Sie stellt den Übergang zu den stark reduzierten Wangen der erwachsenen Form (Taf. 3 Fig. 8) dar. Die Spätmeraspis 4 gleicht *Protolenus*. Ob sie auch noch *Protolenus* ähnliche schmale freie Wangen mit langen Genalstacheln wie die Frühmeraspis Stadium 3 hatte, weiss man nicht. Es dürfte aber sehr wahrscheinlich sein, dass sie solche besass. Die Umformung von Stadium 4 zum Stadium 5 und 6 geht in entgegengesetzter Richtung als man erwarten sollte, das heisst nicht in der Richtung zur erwachsenen *Str. gripi,* bei der die meisten Erhebungen und Vertiefungen im Cranidium mehr ausgeglichen sind und die stark reduzierten freien Wangen nur einen kleinen Stachelrest besitzen, oder ganz stachellos sind. Stadium 5 und 6 mit der stark ausgeprägten Skulptur des Cranidium und den breiten freien Wangen hat grosse Ähnlichkeit mit dem im Mittelkambrium Skandinaviens erscheinenden Genus *Anomocare* (Westergård 1950) (Taf. 2 Fig. 10, 11) aus der Familie der *Liostracidae*.

Vom *Ellipsocephalus polytomus* (Westergård 1936) (Taf. 2 Fig. 1) aus dem untersten Mittelkambrium Schwedens hat Westergård eine Reihe von Spätmeraspislarven (Taf. 4 Fig. 7, 8, 9) beschrieben. Diese Larven gleichen fast vollkommen den Spätmeraspislarven der *Str. gripi*. Die Ähnlichkeit dieser Larven mit *Anomocare* ist so gross, dass der Palaeontologe Hedström das Cranidium einer solchen Spätmeraspis von *Ell. polytomus* als *Anomocare balticum* nov. spec. beschrieb (Westergård 1936). Die Ausbildung der freien Wangen mit den Genalstacheln hat einen verschiedenen Verlauf bei *Str. gripi* und *Ell. polytomus*. Die *Str. gripi* hat im Frühmeraspis Stadium 3 (Taf. 4 Fig. 2) und möglicherweise im Spätmeraspisstadium 4 eine *Protolenus* ähnliche freie Wange mit langen Genalstacheln. Im Spätmerasspisstadium 5 und 6 (Taf. 3 Fig. 5) und noch stärker werdend im frühesten Frühholaspisstadium (Taf. 3 Fig. 6) besitzt sie aber breite, freie Wangen mit mehr und mehr reduzierten, seitwärts gerichteten Genalstacheln. Der *Ell. polytomus* hat im Spätmeraspisstadium (Taf. 4 Fig. 9) schmale freie Wangen, aber die Genalstachel setzen hier nicht wie bei *Protolenus* und bei der Spätmeraspis von *Str. gripi* am Hinterende der freien Wange, sondern weiter vorne an. Die schief gegen hinten gerichteten, von den freien Wangen deutlich abgesetzten Genalstachel sind kürzer als die Genalstachel bei *Protolenus,* können aber doch als mässig lang bezeichnet werden. Durch Reduktion dieses Stachels entwickeln sich dann in der Frühholaspis schmale Wangen mit Stachelresten, wie sie die *Str. gripi* im erwachsenen Zustand hat (Taf. 4 Fig. 10). Es bilden sich dann die stachellosen kleinen freien Wangen des erwachsenen *Ell. polytomus* (Taf. 2 Fig. 1). Wir wissen nicht, ob *Ell. polytomus* in der späteren Frühmeraspis *Protolenus* artige freie Wangen mit langen Genalstacheln hat. Jedenfalls überspringt aber diese Form die Breitwangenentwicklung der *Str. gripi*. Deutlich in Zusammenhang mit dieser Tachygenese behält aber *Ellipsocephalus polytomus* länger die langen Genalstachel als *Str. gripi*.

Es treten also in der ontogenetischen Entwicklung von *Str. gripi* im Frühmeraspis Stadium 3 und noch stärker betont bei der Spätmeraspis Stadium 4

die Larven in einer Ausbildung auf, dass man sie dem Genus *Protolenus* zugehörig betrachten will. Im Spätmeraspis Stadium 5 und 6 haben sie, wie auch die Spätmeraspis von *Ell. polytomus,* das Aussehen von *Anomocare.* Dabei ist zu bemerken, dass *Protolenus* in derselben Zone lebte wie *Str. gripi,* aber nur in südlicheren Gebieten (Polen, England, Spanien in Europa und in SE Canada). *Anomocare* ist erst vom Mittelkambrium (*tessini* Zone) bekannt. Der Zeitabstand zwischen *Str. gripi* und dem ersten bekannten Auftreten von *Anomocare* ist schätzungsweise 30 milj. Jahre. Sowohl *Protolenus* als auch *Anomocare* haben sich aus *Strenuella* entwickelt, aber sie haben einen ganz anderen Entwicklungsweg durchgemacht als die Entwicklungsreihe: unbekannter Vorfahre der *Str. gripi — Str. gripi — Ell. polytomus.* Trotzdem erscheinen die bei *Protolenus* und *Anomocare* auftretenden Anlagen des Erwachsenen auch bei *Str. gripi* vorübergehend im Larvenstadium. Und dort nicht nur mit vereinzelten Kennzeichen, sondern als ein ganzes Bild (Typus), welches natürlich durch die larvalen Merkmale mehr oder weniger verschwommen ist. Es ist dies das Bild eines Verwandten, das bei einem Nachkommen einer anderen *Strenuella* Art in Erscheinung getreten ist oder einmal in Erscheinung treten wird.

In *Str. gripi* treten drei neue Baupläne in Erscheinung. Der *Ellipsocephalus* Bauplan in der Protaspis, der *Protolenus* Bauplan in den Meraspis Stadien 3 und 4 und der *Anomocare* Bauplan in den Meraspis Stadien 5 und 6 und teilweise in der Frühholaspis (Breitwangenstadium). Von diesen findet sich der *Ellipsocephalus* Bauplan, der in den Meraspis Stadien 3—6 vollkommen unterdrückt ist, auch bei der erwachsenen *Str. gripi,* wo er starken individuellen Variationen in der Richtung gegen den *Strenuella* Vorfahren unterworfen ist. Bei *Ell. polytomus* kommt in der Spätmeraspis der *Anomocare* Bauplan zum Vorschein. Der längere Genalstachel lässt vermuten, dass auch diese Form wenigstens Anklänge an den *Protolenus* Bauplan hatte. Aber das *Anomocare* Breitwangenstadium wird hier übersprungen. In der Frühholaspis gleicht der *Ell. polytomus* (Taf. 4 Fig. 10) mit seinen bedornten Pleuren, den kleinen freien Wangen mit den Genalstachelresten und den teilweisen Andeutungen der Glabellafurchen so gut wie vollkommen der erwachsenen *Str. gripi* (Palingenese im Sinne Haeckels, nicht Acceleration). Es treten also vorübergehend im Laufe der Jugendentwicklung einer Art Gestaltungen auf, die weder der Art selbst noch ihren Vorfahren oder Nachkommen zukommen, die aber ausserordentlich ähnlich dem Bau mehr oder weniger nahe verwandter Formen sind. Ich nenne diese bisher noch nicht beschriebene Eigentümlichkeit Genoidomorphose.

In diesem Zusammenhang möge ein abnormes Pygidium der *Str. gripi* (Taf. 5 Fig. 5) genannt werden. Die Pygidia von *Str. gripi* (Taf. 5 Fig. 4) haben, wie dies bei der Übergangsform zu *Ellipsocephalus* mit vollkommen unsegmentiertem Pygidium zu erwarten ist, die Segmentierung stark unterdrückt. Nur das vorderste Segment bildet als ein in Stärke variierender Seitenrandwulst die seitliche Begrenzung des Pygidium. Das abnorme Pygidium zeigt bei sonst gleichem Bau wie die übrigen bekannten Pygidia eine etwas kräftigere Seg-

mentierung. Hier endet auf der rechten Seite der sonst gegen das distale Ende der Rhachis gebogene und sich verschmälernde Seitenrandwulst in halber Höhe des Pygidium und bildet einen nach hinten gerichteten Stachel. Das eigentümliche mit dieser Abnormität ist, dass wir keine gleichzeitig lebenden nahe Verwandten dieser Form kennen, deren Pygidia Stachel tragen, dass aber bei anderen opisthoparen kambrischen Trilobiten Stachel tragende Formen häufig sind. Es geht vielleicht zu weit, wenn man sagt, dass eine solche Abnormität sozusagen die Andeutung eines Bauplanes ist, der bei anderen opisthoparen Trilobiten vorhanden ist. Aber die Existenz des Stachels bei *Str. gripi* beinhaltet jedenfalls die Möglichkeit in den Genanlagen der *Str. gripi* aus den Pleuren des Pygidium lange Stachel zu bilden. Im Kapitel „Die Neotenie bei Bivalven" wird eine Anomalie bei einer miocaenen *Lucina* Art, dem *Loripes dentatus* beschrieben, wo unter mehreren hundert Schalen zwei Schalen gefunden wurden, bei denen die hintere Schlossplatte fehlt. Eine Schlossplatte fehlt unter den *Lucinaceae* nur dem Genus *Cryptodon*. Dieses Fehlen einer Schlossplatte ist aber charakteristisch für den Bivalvenkreis der *Erycinaceae*. Die *Erycinaceae* haben sich im Eocaen als neotene Formen von dem Kreis der *Lucinaceae* abgelöst.

Es soll hier betont werden, dass eine solche eigentümliche Entwicklung, wie sie *Str. gripi* aufweist, eine seltene Erscheinung ist. Die wenigen gut bekannten Entwicklungsreihen von kambrischen opisthoparen Trilobiten, wie *Paradoxides pinus* (Westergård 1936), *Liostracus linnarssoni* (Warburg 1925) und *Olenus gibbosus* (Strand 1926—27), geben ein viel ruhigeres einheitlicheres Bild. Die ontogenetische Entwicklung der *Str. gripi* gehört einer Art an, die sich in starker phylogenetischer Entwicklung befindet. Sie gehört in das Gebiet der Typogenese.

Der ausserordentliche Unterschied in der Gestalt zwischen dem erwachsenen Tier und der Larve sowohl bei *Str. gripi* als auch bei *Ell. polytomus* lässt darauf schliessen, dass die flache Larve mit langen Genal- und Pleurenstacheln (solche finden sich bei der Frühmeraspis sowohl an den ersten und zweiten Pleurenenden von *Str. gripi* als auch am zweiten Pleurenende der Spätmeraspis von *Ell. polytomus* (Taf. 4 Fig. 9)) im Wasser schwebte, während die erwachsenen Tiere beider Arten mit dem stark gewölbten Kopfschild und den stark abgeknickten dornenlosen Pleuren am Boden im Schlamme lebten (siehe auch das Einrollungsvermögen beider Arten (Westergård 1936, Kautsky 1945)).

Die neuen erst beim erwachsenen Nachkommen auftretenden Eigenschaften (Proterogenese), die neuen Eigenschaften verwandter Arten (Genoidomorphose) und die Eigenschaften des erwachsenen Ahnen (Palingenese, Rekapitulation) sind in den Larven vorhanden, um in verschiedenen Larvenstadien als ganze Bilder hervorzutreten. Der erwachsene Nachfolger hat den Bau der Proterogenese des Ahnen. Die Genoidomorphosen erscheinen auf dem Erwachsenen gewöhnlich nicht. Auch der Bauplan des Ahnen ist auf dem erwachsenen Nachfolger oft ganz verschwunden. Manchmal aber macht sich dieser Bau mehr oder weniger stark bemerkbar. Im Anfang des Kapitels wurde bei der Beschreibung der einzelnen *Ellipsocephalus* Arten darauf hingewie-

sen, dass die verschiedenen *Ellipsocephalus* Arten sich meist dadurch von einander unterscheiden, dass sie ein oder einige *Strenuella* Merkmale bewahrt haben. *Strenuella* lebt in ihnen fort in Form von Bruchstücken. Die bedornten Pleuren, die gegen vorne konvergente Glabella, die Segmentmerkmale der Glabella, die breiteren Wangen etc. können jede für sich oder in Kombinationen auftreten.

Die Auflösung einer ursprünglich organischen Einheit der Ahnen bei den Nachkommen kann man sehr schön nicht nur am Bau des Erwachsenen sondern auch am Bau der Larve z.B. bei der Entwicklung des Frontallobus der Glabella bei opisthoparen Trilobiten erkennen. Bei der Protaspis von *Str. gripi* (Kautsky 1945) (Taf. 3 Fig. 9, 10) liegen vor der gegen vorne spitz zulaufenden Glabella zwei grosse, vor dem Vorderrande der Glabella zusammenstossende Blasen. Diese beiden Frontalblasen bilden den larvalen Frontallobus, der bei der Frühprotaspis (Taf. 3 Fig. 9) bis an den Vorderrand herantritt. Im Meraspisstadium (Taf. 3 Fig. 11, 12; Taf. 4 Fig. 1, 2) werden diese Frontalblasen seichter und rücken weiter vom Vorderrand zurück. Die Zweiteilung wird undeutlicher und die zwei Frontalblasen sehen schliesslich mehr wie eine einzige flache Blase aus, die in der Mitte undeutlich vertikal gefurcht und vorne eingekerbt ist. Im Spätmeraspis Stadium 4 und 5 (Taf. 4 Fig. 4, 5) fliesst der larvale Frontallobus mit der Glabella mehr zusammen. Es finden sich vor den Augenleisten, als Rest der ursprünglichen Abgrenzung des larvalen Frontallobus von der Glabella, zwei schwache Einkerbungen in der Glabella. Der Frontallobus fällt gegen vorne ohne scharfe Grenze gegen das Praeglabellarfeld ab. Er breitet sich auch auf den Seiten aus, ist aber vorne durch eine Einsenkung in zwei Lappen zerlegt. Auf Taf. 4, Fig. 3 ist der zweiblasige larvale Frontallobus viel stärker ausgeprägt als bei der jüngeren Meraspis Stad. 3. Dies kann teilweise darauf beruhen, dass das abgebildete Spätmeraspis Individuum durch Heterochronie das zweiblasige Stadium länger ausgeprägt behalten hat. Die Hauptursache aber ist wohl, dass dieses Individuum fossil einer starken seitlichen Pressung ausgesetzt war. Dadurch ist auch die Glabella viel schmäler geworden als sie es ursprünglich war.

Bei den Larven der mittelkambrischen opisthoparen Trilobiten, mit Ausnahme von *Paradoxides* und *Olenopsis,* ist in den frühen Larvenzuständen (Protaspis) eine „tapering ridge" entwickelt. Das heisst, das mit dem Frontallobus eine Einheit bildende, wulstartige Praeglabellarfeld breitet sich gegen vorne und seitwärts ohne Grenze aus. In den folgenden Stadien wird der definitive Frontallobus dadurch undeutlich von der „tapering ridge" abgegrenzt, dass er etwas steiler gegen diese und gegen die Seiten abfällt als die „tapering ridge" selbst.

Bei *Str. gripi* werden die zwei Frontalblasen im Laufe der larvalen Entwicklung immer flacher und schwächer und gehen im Stadium 4 und 5 schliesslich ohne scharfe Grenze in das Praeglabellarfeld über. Sie sind eine „tapering ridge" geworden, auf der die ursprüngliche Zweiteilung noch mehr oder weniger diffus erkennbar ist.

Das Schwächerwerden der Frontalblasen und schliesslich die Ausbildung

eines definitiven Frontallobus deutet wohl darauf hin, dass die Blasen funktionslos geworden sind, oder dass ihre Funktion von dem definitiven Frontallobus ganz oder teilweise übernommen wurde. Die Entwicklungsreihe: Frontalblasen — tapering ridge — definitiver Frontallobus ist eine chronologische Rekapitulation eines ontogenetischen Geschehens in der Trilobitenlarve, denn wir kennen weder erwachsene Trilobiten mit Frontalblasen, noch solche mit einer tapering ridge. Diese Entwicklung wird bei den jüngeren Trilobiten abgekürzt und die mittel- und oberkambrischen Trilobiten beginnen bereits in der Protaspis mit einer tapering ridge und bei den noch jüngeren Trilobiten im Ordovicium hat die Frühprotaspis schon einen fertig gebildeten Frontallobus. Dieser fertige Frontallobus tritt bei den unterkambrischen opisthoparen Trilobiten erst in den spätesten Jugendstadien auf (bei *Str. gripi* im Meraspisstadium 6). Es greift also eine ursprüngliche Eigenschaft des Erwachsenen im Laufe der Entwicklung in das früheste Jugendstadium über (Nach De Beer (1951) „Acceleration"). Sowohl betreffend des Zeitpunktes der Ausbildung der freien Wangen, als auch der Ausbildung der Kopfstachel kann man dieselbe Acceleration von den unterkambrischen bis zu den oberkambrischen Trilobiten verfolgen.

Das zweigeteilte larvale Frontallobusstadium der *Str. gripi* wird im Spätprotaspisstadium von dem ca. 80 Millionen Jahre jüngeren *Olenus gibbosus* (Strand 1926—27) auf sehr merkwürdige Weise rekapituliert. Bei der jüngsten Spätprotaspis des *Olenus gibbosus* bildet sich aus der in der jüngsten Frühprotaspis vorhandenen tapering ridge der definitive Frontallobus, auf dessen Seiten je eine kleine Einkerbung auftritt. Diese Einkerbung ist identisch mit dem letzten Rest, den die larvalen Frontalblasen bei der *Str. gripi* auf dem definitiven Frontallobus hinterlassen haben. Sie sind oft bei erwachsenen Exemplaren sowohl der *Str. gripi* (Taf. 5 Fig. 6) als auch der *Str. linnarssoni* erhalten und man trifft sie oft bei verschiedenen mittelkambrischen opisthoparen Trilobiten. Diese Einkerbungen sind ein Rudiment, das bei vielen erwachsenen kambrischen Trilobitenarten verankert ist. Im folgenden Stadium (Strand 1926—27) tritt ausser diesen Einkerbungen eine Einbuchtung am Vorderrand des Frontallobus auf. In der Frühmeraspis ist der Frontallobus zweigeteilt. Die Rekapitulation der larvalen Frontalblasen der *Str. gripi* tritt bei *Olenus gibbosus* erst nach dem tapering ridge Stadium auf. De Beer bezeichnet diese weit verbreitete Eigenheit nicht chronologisch zu rekapitulieren als Heterochronie.

Recht ähnliche Verhältnisse trifft man bei den Larven von *Paradoxides pinus* aus der *ölandicus* Zone, also dem tiefsten Mittelkambrium (Westergård 1936) (Taf. 5 Fig. 1). Bei *Paradoxides* und *Olenopsis* ist schon in der Frühprotaspis der definitive Frontallobus entwickelt. Im Gegensatz dazu beginnen die anderen opisthoparen nachunterkambrischen Trilobiten ihre larvale Entwicklung mit einem tapering ridge Stadium. *Olenopsis* und besonders *Paradoxides* haben im erwachsenen Zustand eine ausserordentlich stark entwickelte Glabella. Die Erwerbung der ungewöhnlich mächtigen Glabella drückt sich schon in der frühesten Protaspis aus. Die Glabella bei *Par. pinus* reicht in der

frühesten Protaspis bis zum Vorderrande des Cranidium. Aber in den späteren Meraspisstadien entfernt sich der Frontallobus der Glabella vom Vorderrande, um dann im Holaspisstadium wieder zum Vorderrande vorzurücken. Dieses Zurückrücken der Glabella ist wohl als eine Rekapitulation des Vorfahren mit weniger stark entwickelter Glabella aufzufassen.

Bei den kurzäugigen *Paradoxides* Arten ist diese Entwicklung noch viel extremer im sogenannten *Hydrocephalus* Stadium der Larven ausgebildet. Der weitaus grösste Teil des Kopfschildes wird da von der stark aufgeblasenen Glabella eingenommen. *Paradoxides pinus* (Westergård 1936) (Taf. 5 Fig. 1) besitzt schon in der frühesten Protaspis den definitiven Frontallobus in Form von zwei dicht aneinander schliessenden kugeligen Blasen, die zusammen breiter als die Glabella sind. Die diese zwei Blasen scheidende Vertikalfurche setzt auch gegen hinten mehr oder weniger deutlich auf den vordersten Glabellasegmenten fort. Dies ist vielleicht ein Ahnenmerkmal, das bei *Str. gripi,* die alle Segmentationsmerkmale weitgehend unterdrückt hat, nicht mehr zum Ausdruck kommt. Die Augenloben entspringen wie bei anderen erwachsenen Trilobiten in halber Höhe des hier zweiteiligen Frontallobus. Mit fortschreitender Entwicklung werden im spätesten Protaspis- oder frühesten Meraspisstadium die zwei Blasen des Frontallobus schwächer und sind nur mehr undeutlich von einander abgegrenzt. Gleichzeitig entsteht aber eine stärker werdende, die Mitte des Frontallobus quer schneidende Furche, die auf diese Weise ein neues Segment hinter dem Frontallobus bildet. In oder unmittelbar hinter dieser Furche entspringen die Augenloben. Diese Querfurche ist bei mehreren *Paradoxides* Arten die ganze larvale Entwicklung hindurch oft sehr kräftig erhalten und auch deutlich bei den erwachsenen Individuen zu erkennen (Merostase). Es besteht wohl kein Zweifel, dass diese Furche der Trennungslinie zwischen der Glabella und dem larvalen Frontallobus bei *Str. gripi* entspricht. Hier hat man also den Fall, dass auf dem definitiven Frontallobus eine Längsfurche entsteht, die mit der Querfurche zwischen Frontallobus und dem dahinter liegenden ersten Glabellasegment zusammen eine Zerlegung des Frontallobus in zwei blasenartige Gebilde bewirkt. Erst später tritt die ursprüngliche Querfurche, die bei der *Str. gripi* den larvalen Frontallobus von der Glabella trennt, auf dem fertig gebildeten Frontallobus in Erscheinung. Rechnet man die Segmente von *Str. gripi* und *Par. pinus,* so hat die Protaspis von *Par. pinus* 5 Segmente, von denen das vorderste der mit zwei Blasen ausgebildete Frontallobus ist. Bei *Str. gripi* ist die Segmentation stark unterdrückt, aber man kann doch sehen, dass hier vier normale Segmente vorhanden sind und dass vor dem vierten Segment ein kleines dreieckiges fünftes Segment liegt, das zwischen den zwei larvalen Frontalblasen, von ihnen scharf geschieden, eingezwängt ist. Dieses fünfte Segment verschwimmt im Meraspisstadium mit den larvalen Frontalblasen zu einer Art tapering ridge, die kaum gegen das Praeglabellarfeld abgegrenzt ist. Bei den mittel- und oberkambrischen Trilobiten und darunter auch *Olenus gibbosus* (Strand 1926—27) finden sich 4 Segmente und vor diesen liegt die tapering ridge, aus der sich zuerst undeutlich und dann immer schärfer begrenzt der definitive Frontallobus entwickelt.

Par. pinus hat schon in der frühesten Protaspis den fertiggebildeten Frontallobus, ebenso wie *Olenopsis*. Bei den übrigen Trilobiten tritt der fertig gebildete Frontallobus in der Frühprotaspis erst ca. 70 Millionen Jahre später auf.

Sowohl der *Par. pinus* als auch *Olenus gibbosus* rekapitulieren den altertümlichen larvalen Frontallobus der *Str. gripi* auf dem schon fertiggebildeten Frontallobus. Bei *Par. pinus* ist dieser schon in der Frühprotaspis fertig ausgebildet. Bei *Olenus gibbosus* beginnen aber schon in der Protaspis während der Bildung des definitiven Frontallobus die Seitenfurchen, die der letzte Rest des larvalen Frontallobus der *Str. gripi* sind. Diese Seitenfurchen sind, wie früher erwähnt, recht oft in der Holaspis von vielen kambrischen Trilobiten erhalten. Dann folgt eine kleine Einbuchtung am Vorderrand und in der Frühmeraspis erscheinen die fertig gebildeten Frontalblasen um dann zu verschwinden. Bei *Par. pinus* treten beide Blasen fertig gebildet auf, aber die alte Grenzlinie zwischen dem larvalen Frontallobus der *Str. gripi* und ihrer Glabella lebt im Frühmeraspisstadium von *Par. pinus* wieder als Querlinie auf, die die Glabella in 6 Segmente zerlegt. Dass diese Querlinie nicht eine Neubildung ist, ersieht man daraus, dass in der Spätprotaspis des *Par. pinus* neben den normalen Exemplaren mit zwei Frontalblasen auch solche mit vier Blasen (Taf. 5 Fig. 1 Nr 3, 4 b) auftreten. Hier ist also die alte Querlinie schon früher in Erscheinung getreten.

Sowohl bei *Par. pinus* als auch bei *Olenus gibbosus* treten die altertümlichen Frontalblasen später auf, als sie es nach den Regeln einer chronologischen Rekapitulation tun sollten. Sie treten auch an Gebilden auf, die phylogenetisch erst später entstanden sind als die Frontalblasen. Auch die einzelnen Elemente, aus denen die Frontalblasen zusammengesetzt sind, treten nicht in chronologischer Reihenfolge auf. Bei *Olenus gibbosus* zuerst die Reste der Querfurchen, dann die Einbuchtung des Vorderrandes, dann die Blasen. Bei *Par. pinus* zuerst die Längsfurchen und dann die Querfurchen, die stärker werden, während die Längsfurchen verschwinden.

Die Merkmale der Proterogenese, der Genoidomorphose und der Palingenese (= Rekapitulation) treten in ganzen das Lebewesen beherrschenden Bildern in Erscheinung. In Auflösung befindliche larvale Merkmale kommen dagegen in Bruchstücken, oft ohne chronologische Ordnung, in Kombination mit anderen oft später gebildeten Organen vor. Die Genanlagen in einem solchen Organ, das für seine ursprünglichen Zwecke nicht mehr brauchbar ist, lockern sich und können mit den Genanlagen anderer Organe neue Kombinationen eingehen, oder verschwinden mehr oder weniger restlos. Die Tatsache, dass bei *Par. pinus,* wie oben erwähnt, die larvale Querfurche der *Str. gripi* bei den meisten Individuen im Frühmeraspisstadium, bei manchen aber sonst vollkommen normal ausgebildeten Larven schon im Spätprotaspisstadium auftritt, beweist, dass das Auftreten von solchen alten larvalen Merkmalen gar nicht so streng an ein bestimmtes Larvenstadium gebunden ist, wie man eigentlich erwarten könnte.

Das Genus Aquilofusus

Dieses Genus (Kautsky 1925a) lebte vom Unteroligocaen bis ins Unterpliocaen, also ca. 40 Millionen Jahre. Es ist auf das Nordseebecken beschränkt. Nur eine in dieses Genus gehörige Art, der seltene *Aquilofusus haueri* R. Hörn (R. Hörnes 1875), ist aus dem Schlier von Ottnang (Mittelmiocaen) in der ausseralpinen Ebene Österreichs bekannt. Diese räumlich stark begrenzte Ausbreitung des Genus *Aquilofusus* macht es für phylogenetische Untersuchungen besonders wertvoll. Es ist nicht möglich das spontane Auftreten extremer *Aquilofusus* Arten im Nordseebecken durch Einwanderung von einem unbekannten Entstehungszentrum her zu erklären.

Das Gehäuse der Gastropoden ist im allgemeinen, infolge seiner weitgehenden Unabhängigkeit von der Form des Weichkörpers mit Ausnahme der Gehäuseöffnung, recht wenig charakteristisch. Die Form des Gehäuses ist deshalb von der Lebensweise dieser Tiergruppe nur wenig abhängig und die Selektion spielt bei der Artbildung meist eine recht untergeordnete Rolle (es gibt hier natürlich zahlreiche Ausnahmen, wie z.B. die Napfschnecken *Patella, Fissurella, Umbrella* etc.). Die inadaptive Komponente bei der Artbildung kann hier viel stärker als bei den Bivalven zur Geltung kommen und es können sich leicht sehr extreme Formen bilden, die lebensfähig sind.

Aquilofusus Kauts gehört in den Gastropodenkreis der *Buccinacea,* in die Familie der *Fasciolariidae* und schliesst sich eng an das Genus *Streptochetus* Cossm an. Die Gattung *Streptochetus* erscheint im Eocaen und blüht im Oligocaen. Im Miocaen ist diese Gattung im Gebiete des alten Mittelmeeres (Tethys) und der französischen Westküste seltener geworden. Sie ist aber im Nordseebecken durch einige häufige Arten vertreten. *Streptochetus* stirbt am Ende des Miocaen aus.

Bei den Gastropoden wird die Gehäusespitze von dem meist glatten oft auf verschiedene Art gewundenen und verschieden grossen Embryonalgewinde — dem Protoconch — eingenommen. Dieser Protoconch ist manchmal, wie der Prodissoconch der Bivalven, von den folgenden jugendlichen Windungen scharf abgesetzt. Meistens aber geht der Protoconch unmerklich in die jugendlichen Windungen über und eine scharfe Grenze zwischen den beiden kann da nicht gezogen werden. Manche Gastropodenarten werfen im erwachsenen Zustand die Gewindespitze ab. Bei den nicht glatten Gastropoden beginnt auf den dem Protoconch folgenden Jugendwindungen zuerst schwächer ausgeprägt und dann immer stärker werdend die Skulptur, die für die betreffende Art eigentümlich ist.

Die Arten des Genus *Streptochetus* (Taf. 5 Fig. 7, 8) haben eine ausgesprochen wulstartige Längsrippenskulptur, über die mehr oder weniger dichte und feine Spiralrippchen verlaufen. Schon auf den Jugendwindungen ist die Längsskulptur stark hervortretend. Bei vielen *Streptochetus* Arten kann diese Skulptur im erwachsenen Zustand auf den letzten Umgängen wieder mehr oder weniger vollständig verschwinden. Ganz anders verhält sich das Genus *Aquilofusus.* Trotz der ungewöhnlich starken Unterschiede in der Form des

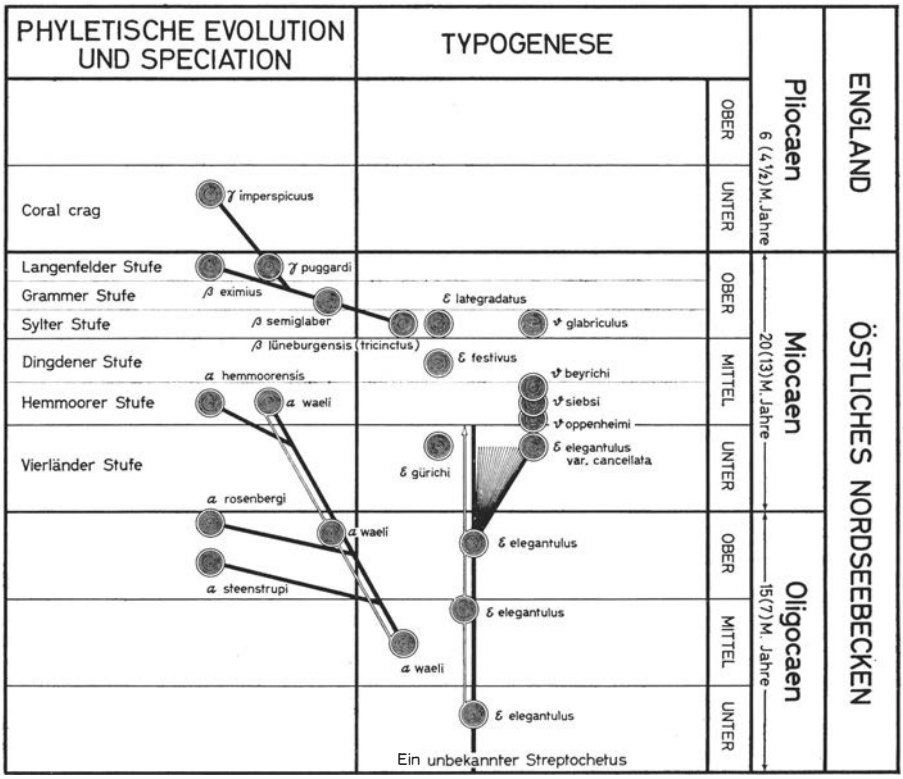


Abb. 2 Die Entwicklung des Genus *Aquilofusus*

Zeichenerklärung:

= Die zwei Formen variieren stark miteinander.

(9) = Die Zahl in Klammer bedeutet Millionen Jahre nach Simpson.

= Die Lebensdauer einer Art.

Bei den einzelnen Arten wurde der Gattungsname *Aquilofusus* weggelassen. Der griechische Buchstabe vor dem Artnamen gibt die Zuhörigkeit der betreffenden Art zu den verschiedenen von Hinsch (1952) eingeführten Gruppen der *Aquilofusus* Arten wieder.

Gehäuses und in der Skulptur bei den verschiedenen Arten ist die Form des Protoconch und die Skulptur der ersten Windungen immer gleich gebaut (vergleiche Taf. 6 Fig. 1, 8, 12, 13; Taf. 7 Fig. 2, 10, 13, 15). Der glatte Protoconch ist sehr kurz, flach und besteht aus 1 1/2 Windungen. Gegen vorne folgt dann ein Umgang, über den je nach der Art 2—4, meist aber drei kräftige, entfernt stehende, reifenartige Spiralen verlaufen. Die Längsskulptur besteht aus feinen, haarförmigen, nicht dicht stehenden, erhabenen Leistchen. Von Längsrippen ist keine Spur zu sehen. Auf diesen Umgang folgt ein halber Um-

gang mit einer Übergangsskulptur, die bei den verschiedenen Arten sehr verschieden sein kann.

Aus dem Unteroligocaen ist eine, aus dem Mitteloligocaen sind zwei und aus dem Oberoligocaen sind vier *Aquilofusus* Arten bekannt. Im Untermiocaen finden sich drei Arten. Im Mittelmiocaen ist die Artenzahl auf sechs gestiegen. Sechs *Aquilofusus* Arten gibt es auch im Obermiocaen. Aus dem Coral Crag Englands ist eine Art bekannt. *Aquilofusus* scheint am Ende des Unterpliocaen ausgestorben zu sein.

Wie schon oben erwähnt, bildet bei den meisten Gastropodenarten die erste oder die ersten Mittelwindungen den Übergang vom glatten Protoconch zu der definitiven Skulptur der erwachsenen Art. Man sollte also erwarten, dass die *Aquilofusus* Arten, nach der Skulptur der ersten Mittelwindung zu schliessen, eine Skulptur von entfernt stehenden kräftigen Spiralreifen besitzen, die über dichter stehende Längsleisten verlaufen. Dies ist aber nur sehr selten der Fall.

Der vom Unteroligocaen bis ins Untermiocaen lebende *Aquilofusus elegantulus* Phil (Beyrich 1856) (Taf. 5 Fig. 9, 10; Taf. 6 Fig. 1, 2) erfüllt vollkommen die oben gestellte Forderung nach einer normalen Übergangsskulptur auf der ersten Mittelwindung. Aber diese Art ist sehr variabel und neben der schön gegitterten Form finden sich im Oberoligocaen durch Übergänge verbunden Exemplare mit wulstförmigen Längsrippen und sehr wenig hervortretenden Spiralreifen. Im Untermiocaen ist der Typus *A. elegantulus* (Taf. 6 Fig. 2) sehr selten. Die meisten Exemplare gehören der var. *cancellata* Boll (Gripp 1913) (Taf. 6 Fig. 3) an, die eine viel dichter stehende Spiralskulptur besitzt. Bei dieser Varietät sind die Längsrippen besonders auf den letzten Umgängen ganz oder fast ganz verschwunden. Auch die Spiralskulptur wird da obsolet. Der *A. elegantulus* geht bis ins Untermiocaen. Im Obermiocaen Norddeutschlands tritt eine ausserordentlich ähnliche Art, der *A. tricinctus* Beyr (Beyrich 1856) (Taf. 6 Fig. 9) auf, den man ohne weiters für einen Nachkommen des *A. elegantulus* halten könnte. Hinsch (1952) stellt sie aber als Varietät zu *A. lüneburgensis* (Taf. 6 Fig. 6, 7). Der Hauptunterschied besteht darin, dass *A. elegantulus* zwei Hauptspiralreifen auf jedem Umgang trägt, während der *A. tricinctus* drei Hauptspiralen führt. Aber es kommen vereinzelte Exemplare des *A. elegantulus* mit drei Spiralreifen auf jedem Umgang und vereinzelte Exemplare des *A. tricinctus (= lüneburgensis)* mit zwei Spiralreifen vor.

Hinsch (1952) hat die *Aquilofusus* Arten in Gruppen eingeteilt. Die Species jeder Gruppe stehen nach ihm wahrscheinlich in phylogenetischem Zusammenhang, während die Gruppen ohne Querverbindungen unabhängig nebeneinander vorkommen. Die bei jeder Gruppe in Klammer angeführten Arten sind von Hinsch nicht mitgenommene *Aquilofusus* Arten, die ich nach eigenem Ermessen in Hinsch's Gruppeneinteilung einführe. Hinsch schreibt:

„α-Gruppe: *Aquilofusus waeli* Nyst, *Aquilofusus hemmoorensis* Kauts *(A. stenstrupi* Ravn, *A. rosenbergi* Ravn).
Vorkommen: Mitteloligocaen bis Mittelmiocaen.

β-Gruppe: *Aquilofusus lüneburgensis* Philippi, *Aquilofusus semiglaber* Beyrich, *Aquilofusus eximius* Beyrich.
Vorkommen: Obermiocaen, Langenfelder bis Sylter Stufe.

γ-Gruppe: *Aquilofusus puggaardi* Beyrich, *Aquilofusus imperspicuus* Wood.
Vorkommen: Obermiocaen bis Unterpliocaen.

δ-Gruppe: *Aquilofusus beyrichi* Nyst, *Aquilofusus glabriculus* Philippi, *Aquilofusus siebsi* Kauts, *(Aquilofusus oppenheimi* Kauts).
Vorkommen: Mittelmiocaen (Hemmoorerstufe) und Obermiocaen (Sylterstufe).

ε-Gruppe: *Aquilofusus festivus* Beyrich, *Aquilofusus elegantulus* Phil, (*Aquilofusus gürichi* Gripp, *Aquilofusus lategradatus* Kauts).
Vorkommen: Unteroligocaen bis Mittelmiocaen und Obermiocaen (Sylterstufe).

Die α-Gruppe ist mittelgross, hat gleichmässig gewölbte Umgänge und eine sehr regelmässige und gleichförmige Spiralskulptur und Berippung, wie sie auch *Streptochetus* Cossm zeigt. Hierher gehört die Typspecies von *Aquilofusus*. Vielleicht stammt die β-Gruppe von ihr ab.

Die β-Gruppe ist grosswüchsig, hat gleichmässig gewölbte Umgänge und eine ziemlich grosse Variabilität der Skulptur.

Die γ-Gruppe ist kleinwüchsig und hat ziemlich flache Umgänge.

Die δ-Gruppe zeigt eine unsymmetrische Wölbung der Umgänge und einen sehr frühen Rippenschwund.

Die ε-Gruppe hat eine starke Skulptur und kantige Umgänge und erinnert an die meist als *Trophon* bezeichneten Arten des englischen Crag: *alveolata* Sow und *consocialis* Wood."

Wie auf Fig. 2 ersichtlich, bilden die β und γ-Gruppe phyletische Evolutionsreihen. Die α-Gruppe dürfte durch Speciation entstanden sein. Die Arten der δ- und ε-Gruppe ebenso wie die Ausgangsarten der α und β Reihe, also *A. waeli* und *A. lüneburgensis* sind meiner Ansicht nach durch Typogenese entstanden. Vergleicht man die Abbildungen der Arten jeder Gruppe für sich miteinander, so ähneln diejenigen der Gruppe α, β und γ einander. Dagegen sind die Arten der Gruppe δ sehr verschieden von einander und dasselbe gilt für die Arten der Gruppe ε.

Die älteste Form ist der *A. elegantulus*. Hier entsteht im Unteroligocaen aus einem *Streptochetus* typogenetisch eine neue Form, bei der im Gegensatz zu den *Strenuella* Arten, die zu *Ellipsocephalus* werden, keine Proterogenese auftritt, sondern schon in der Jugendform die neue *elegantulus* Skulptur einsetzt und sich direkt anschliessend ontogenetisch zur Skulptur des Erwachsenen entwickelt (displacement Typogenese). Nachdem der *A. elegantulus* schon vom Beginn der Bildung der Schale an die *elegantulus* Skulptur hat, ist es wohl kaum möglich, den Vorfahren dieser Form, auch wenn er gut bekannt wäre, artlich zu erkennen.

Von den α *Aquilofusus* Arten tritt *A. waeli* Nyst (Taf. 6 Fig. 4) im Mitteloligocaen auf und lebt unverändert bis ins Mittelmiocaen. Von dieser Form spalten sich im Oberoligocaen die kurzlebigen Arten *A. stenstrupi* Ravn und

A. rosenbergi Ravn (Ravn 1907), sowie im Mittelmiocaen (Hemmoorerstufe) der ebenfalls kurzlebige *A. hemmoorensis* Kauts (Kautsky 1925 a), (Taf. 6 Fig. 5) ab. Alle diese Formen sind einander recht ähnlich und unterscheiden sich von einander meist durch Verschiedenheiten in der Spiralskulptur. Die Verschiedenheiten sind aber konstant. Alle diese Arten würde man nach ihrer Form und Skulptur für einen *Streptochetus* halten, wenn sie nicht das eigentümliche *Aquilofusus* Embryonalgewinde hätten. Dieses hat die Skulptur von *A. elegantulus,* während die Skulptur der erwachsenen Schale eine *Streptochetus* Skulptur ist. Es ist also hier der Fall gegeben, dass in der Jugend eine für das Genus *Streptochetus* neue Skulptur auftritt, die aber in der ontogenetischen Entwicklung wieder Platz für die alte *Streptochetus* Skulptur macht. *A. waeli* ist eine konservative Art von welcher kurzlebige Arten abspalten. Hier fehlen phyletische Reihen.

Die *β Aquilofusus* Arten sind auf das Obermiocaen des Nordseebeckens beschränkt. Sie stehen daher nicht in phylogenetischem Zusammenhang mit der *α Aquilofusus* Reihe. Der *A. elegantulus* Phil (Taf. 5 Fig. 9, 10) kommt vom Unteroligocaen bis ins Untermiocaen vor. Aus dem Mittelmiocaen kennt man keine *A. elegantulus* ähnlichen Formen. Aber im Obermiocaen tritt der *A. tricinctus* Beyr (Taf. 6 Fig. 9) auf, der, wie Beyrich ausdrücklich hervorhebt, eine ausserordentliche Ähnlichkeit mit dem *A. elegantulus* hat. Der *A. tricinctus* Beyr gehört nach Hinsch in die Variationsbreite des *A. lüneburgensis* (Taf. 6 Fig. 6, 7). Ebenso stellt Hinsch den *A. meyni* Semp (v. Koenen 1872) zu *A. lüneburgensis.* Nach Hinsch folgen phyletisch und stratigraphisch *A. lüneburgensis — A. semiglaber — A. eximius* aufeinander. L. B. Rasmussen (1956) hält diese stratigraphische Einteilung für unsicher. Er meint auch, dass *A. semiglaber* (Taf. 6 Fig. 10, 11, 12, 13) und *A. eximius* (Taf. 7 Fig. 1, 2) sehr variabel sind, und dass es äusserst schwer ist eine Grenze zwischen diesen beiden Arten zu ziehen. Wie die *tricinctus* Form des *A. lüneburgensis* zeigt, ist diese Artenreihe mit dem *A. elegantulus* nahe, aber nicht phyletisch verwandt (Homoeomorphie). Während bei den drei obermiocaenen *Aquilofusus* Arten das Embryonalgewinde sehr ähnlich gebaut ist, entwickeln sich sowohl die Spiralreifen, aber noch mehr die Längsskulptur sehr verschieden vom *A. elegantulus.* Aus den Längsleistchen der Embryonalumgänge werden oft sichelartig gekrümmte dünne Rippen, manchmal aber auch mehr *Streptochetus* artige Wülste, die verschieden schnell auf den letzten Umgängen verschwinden. Auch die Spiralskulptur wird durch Einschiebung von neuen Reifen beim Älterwerden des Tieres oft dichter und dadurch *Streptochetus* ähnlicher.

Die *γ*-Gruppe ist durch den kleinwüchsigen, flacheren, im oberen Obermiocaen (Langenfelderstufe) auftretenden *A. puggaardi* Beyr. (Taf. 7 Fig. 3, 4) vertreten, dessen Nachkomme im Coral Crag Englands der nur unbedeutend verschiedene *A. imperspicuus* Wood ist. Man muss annehmen, dass die *γ*-Gruppe von der *β*-Gruppe *(A. semiglaber — A. eximius)* abzweigt. Es ist fraglich ob man nicht die *β* und *γ*-Gruppe miteinander vereinigen sollte. Die Unterschiede zwischen beiden Gruppen sind unbedeutend.

Die *δ*-Gruppe hat nach Hinsch eine unregelmässige Wölbung der Umgänge

und neigt zum Glattwerden. *A. oppenheimi* (Taf. 7 Fig. 9, 10) ist nur auf den obersten Umgängen insofern schwach unregelmässig, als der hintere Teil dieser Umgänge schwach konkav eingebuchtet ist. Sonst ist diese Form recht regelmässig gebaut.

Bei *A. beyrichi* Nyst (Kautsky 1925 a) (Taf. 7 Fig. 5, 6) folgt auf das glatte *Aquilofusus* Embryonalgewinde ein Umgang mit feinen haarförmigen Längsrippchen, über die 3—4 Spiralreifen laufen. Anschliessend tritt eine Übergangsskulptur auf. Hier kann man einen breiteren, hinteren, konkaven Abschnitt von einem vorderen, wulstförmigen Abschnitt unterscheiden. Die Längsrippen sind auf dem konkaven Abschnitt dünner und schwächer als auf dem vorderen wulstförmigen Abschnitt. Gegen vorne verschwindet die Längsskulptur am konkaven hinteren Abschnitt ganz, bildet aber auf dem stärker werdenden vorderen Längswulst deutliche längliche Knoten. Auf dem konkaven Abschnitt sind feinere, am vorderen Wulst kräftigere Spiralen entwickelt. Gegen vorne werden die Spiralen schwächer und die Längsknotenskulptur verschwindet auf den lezten Umgängen meistens ganz oder fast ganz.

Der *Aquilofusus siebsi* Kauts (Kautsky 1925 a) (Taf. 7 Fig. 7) hat 9 Umgänge, von denen 1 1/2 auf das glatte Embryonalgewinde entfallen. Die erste Mittelwindung zerfällt in einen hinteren dachförmig, äusserst schwach konkav abfallenden Abschnitt, der bis zur Mitte reicht, und einen vorderen konvexen Abschnitt, der etwas gegen die vordere, eingesenkte Naht einfällt. Unmittelbar vor der hinteren Naht liegt eine kräftige rundliche Spirale. Den Abschluss des hinteren Abschnitts bildet eine zweite ebenso starke Spirale, vor welcher eine dritte gleich starke liegt. Hinter der vorderen Naht ist noch eine vierte bedeutend schwächere Spirale sichtbar. Der Umgang ist mit recht dicht stehenden, fadenförmig erhabenen Längsrippchen bedeckt. Dann folgt ein Umgang mit einer Skulptur, die sich von dem vorhergehenden Umgang dadurch unterscheidet, dass die hintere und die vordere Nahtspirale schwächer werden und dass zwischen den beiden mittleren kräftigen Spiralen rundliche, mässig breite, durch etwas schmälere Zwischenräume getrennte Längsrippen etwas schief nach rechts vorne verlaufen, die mit den Spiralen schwache Knoten bilden. Auf den folgenden Umgängen verschwinden alle Spiralen. Die glatte Schale fällt schief dachförmig sehr schwach konkav bis fast zur vorderen Naht ab; dort bildet sie eine scharfe Karina und fällt steil zur vorderen Naht ein. Von der Karina verlaufen auf dem kurzen Abschnitt zur vorderen Naht schief nach rechts vorne breite, sehr flache, nur durch schmale Furchen getrennte Längsrippen. Auf den beiden letzten Mittelwindungen wird die Karina schwächer und der Abfall von ihr zu der vorderen Naht weniger steil. Die Mittelwindungen entbehren jeglicher Spiralskulptur.

Eine Sonderstellung nimmt der eigentümliche *Aquilofusus oppenheimi* Kauts (Kautsky 1925 a) (Taf. 7 Fig. 9, 10) aus dem Mittelmiocaen (Hemmoorer Stufe) des Nordseebeckens ein. Diese Art ist 10 cm lang und der grösste *Aquilofusus*. Diese schlanke Form hat 10 Umgänge, von denen 1 1/2 auf das niedrige knopfförmige glatte Embryonalgewinde entfallen. Dann stellen sich in der Mitte des folgenden Umgangs zwei kräftige, durch einen etwas breiteren

Zwischenraum geschiedene Spiralen ein, über welche sehr feine, fadenförmige Zuwachsstreifen schwach gekrümmt etwas gegen rechts vorne von einer Naht zur anderen verlaufen. Der hinter der hinteren Spirale liegende Abschnitt des Umgangs ist etwas konkav ausgehöhlt. Der vor dieser Spirale liegende grössere Abschnitt ist stark konvex. Allmählich bildet sich vor der vorderen Spirale in gleichem Abstand eine dritte, dann eine vierte Spirale. Zwischen den zwei mittleren Spiralen schiebt sich eine neue, gleich starke Spirale ein. Am hinteren Abschnitt, der immer schwächer konkav wird, stellen sich ebenfalls Spiralen ein, so dass schliesslich die flach konvexe dritte Mittelwindung mit 12 breiten, durch schmälere Zwischenräume geschiedenen Spiralen bedeckt ist, auf welchen die schwächer gewordenden Zuwachsstreifen eine kaum sichtbare unregelmässige Granulation hervorrufen. Auf der vierten Mittelwindung beginnen zwei in der Mitte des Umgangs liegende Spiralen sehr flach und breit zu werden und zu verschwinden, so dass ein breites glattes Band in der Mitte des Umgangs entsteht. Dieses Band wird immer breiter, da immer mehr Spiralen verschwinden. Es ist durch eine Spirale zweigeteilt. Die Umgänge sind schon von der vierten Mittelwindung an fast vollkommen eben geworden und schliessen auch vollkommen eben, durch etwas schief liegende Nähte getrennt, aneinander an. Auf den beiden letzten Mittelwindungen beobachtet man ausser den flachen und breiten gleichmässig gekrümmten Zuwachsstreifen nur einige sehr schwache, ganz unregelmässige Spiralen. Der letzte Umgang ist ganz glatt.

Diese Art ändert im Verlaufe ihrer individuellen Entwicklung die Skulptur nicht weniger als fünf mal. 1) Der glatte Protoconch 1 1/2 Umgänge. 2) Ein Umgang mit 2 Spiralreifen und haarförmigen Zuwachsstreifen. 3) Auf der dritten Mittelwindung eine Skulptur von zwölf Spiralreifchen. 4) Auf der vierten Mittelwindung bildet sich ein breites, glattes Band auf der Mitte des Umganges. Auf den folgenden Mittelwindungen wird dieses Band durch das succesive Verschwinden der am Vorder- und Hinterrande der Umgänge liegenden Spiralstreifen immer breiter. 5) Auf den beiden letzten Mittelwindungen und auf dem letzten Umgang ist die Schale glatt. — Die mässig konvex gekrümmte Schale der vorhergehenden Umgänge fällt da im Zusammenhang mit dem Glattwerden gerade ab.

Die Skulptur der Übergangswindung entspricht der *Aquilofusus elegantulus* Skulptur. Die Skulptur der dritten Mittelwindung ist eine Skulptur, die der des *A. beyrichi* (Taf. 7 Fig. 5, 6) entspricht. Es fehlen nur alle Anzeichen einer Längsskulptur. Die Skulptur der vierten Mittelwindung, mit dem breiten, durch eine Spirale zweigeteilten, glatten Band in der Mitte des Umganges, ist nach Beyrich's Abbildung der Skulptur des letzten Umgangs bei dem obermiocaenen *A. glabriculus* Beyr. (Taf. 7 Fig. 8) sehr ähnlich.

Zur Gruppe ε gehört *A. elegantulus* Phil (Taf. 5 Fig. 9, 10; Taf. 6 Fig. 1, 2), bei dem scharfe und kräftige Längsleisten und Querrippen die Schalenform bedeutend beeinflussen. Beim *A. festivus* Beyr (Taf. 7 Fig. 14, 15) ist es hauptsächlich ein starker Querreifen, der die Form des Gehäuses weitgehend bestimmt. Dieser etwas hinter der Mitte der Umgänge liegende Reifen bildet eine scharfe Karina, die jeden Umgang in einen konkaven hinteren Abschnitt,

von einem flach konvexen, steil gegen die vordere Naht einfallenden vorderen Abschnitt trennt. Die Schale erhält dadurch ein treppenförmiges Aussehen. Die Längsskulptur besteht aus Rippchen, die auf der Karina der Mittelwindungen längliche Knoten bilden. Diese werden gegen vorne und hinten schnell schwächer und erreichen weder die vordere noch die hintere Naht. Am letzten Umgang wird diese Längsskulptur schwächer und verschwindet meist ganz.

Die durch die Spiralreifen hervorgerufene Skulptierung der Schale kommt beim *A. gürichi* Gripp (Gripp 1913) (Taf. 7 Fig. 11, 12, 13) und beim *A. lategradatus* Kauts (Kautsky 1925 a) (Taf. 7 Fig. 16) am extremsten zum Ausdruck. Sie geht hier Hand in Hand mit einer vollkommenen Unterdrückung der Längsskulptur. Der untermiocaene *A. gürichi* hat eine typisch schraubenartige Gestalt. Der Hinterabschnitt der Mittelwindungen liegt fast horizontal, etwas konkav eingebuchtet und ist gegen vorne durch einen kräftigen Reifen begrenzt. Von diesem fällt die Schale senkrecht ab und ist da gegen vorne wieder durch einen ebenso kräftigen Spiralreifen begrenzt. Der Schalenabschnitt zwischen beiden Reifen ist etwas konkav eingebuchtet. Vom vorderen Spiralreifen fällt die Schale steil gegen die vordere Naht ein. Auf den ersten drei Mittelwindungen findet sich eine Längsskulptur von dicht gedrängt stehenden Längsleistchen und eine Querskulptur von schwach entwickelten Spiralen. Die letzten Windungen sind glatt. Interessant ist, dass das Gehäuse dieser Art auch bei grossen Exemplaren auffallend dünn ist. Die zwei dicken Spiralleisten gewähren offenbar dem Gehäuse die notwendige Festigkeit, da sie an der für Stoss etc. am meisten ausgesetzten Stelle liegen.

Der obermiocaene *A. lategradatus* Kauts (Kautsky 1925 a) (Taf. 7 Fig. 16) gleicht einer Wendeltreppe. Auf dem einzigen bekannten Exemplar fehlt der Protoconch. Die darauf folgende Übergangsskulptur besteht aus drei kräftigen Spiralreifen. Aber die haarförmigen erhabenen Zuwachsstreifen sind hier nicht zu erkennen, was wahrscheinlich auf den schlechten Erhaltungszustand der Gewindespitze zurückzuführen ist. Die Schale liegt im hinteren Drittel fast horizontal, etwas konkav eingeschweift. Gegen vorne wird sie durch einen kräftigen Spiralreifen abgegrenzt. Von diesem fällt die konvex gekrümmte Schale steil gegen vorne ab und etwas gegen die vordere Naht ein.

Bei der Gruppe δ führt Hinsch auch den obermiocaenen *A. glabriculus* Beyr (Taf. 7 Fig. 8) an. Diese Form ist klein und gedrungen. Die Umgänge sind regelmässig gewölbt. Auf den oberen Mittelwindungen trägt die Schale etwas sichelartig gekrümmte Längsrippen. 3—4 auf der Mitte der Umgänge liegende Spiralreifen sind stärker ausgebildet als die übrigen. Diese Spiralreifen werden schwach und es schieben sich dünne Spiralen ein. Auf den letzten Umgängen fehlt die Längsskulptur vollständig und auf der Mitte der Schale verschwinden die Spiralen. Es bildet sich dort ein breites glattes durch eine Spirale zweigeteiltes Band. Die Skulptur dieser Umgänge gleicht der Skulptur der vierten Mittelwindung bei *A. oppenheimi.*

Diese Art ähnelt in Skulptur und Schalenform sehr den Formen der phyletischen Evolutionsreihe *A. lüneburgensis* — *A. semiglaber* — *A. eximius.* Sie erhält aber durch die eigentümlich gedrungene Form, das Glattwerden des

letzten Umganges und durch die Verbreiterung und Verflachung der Spiralen ein eigenes Gepräge. Ich fasse sie hier als das Produkt einer Typogenese auf.

Hinsch möchte jede seiner Gruppen als phylogenetisch zusammengehörende Reihen betrachten. Dies gilt meines Erachtens vollkommen für die Gruppen β und γ. Aber die Gruppen δ und ε kann man nicht in Entwicklungsreihen der phyletischen Evolution bringen. Schon das zeitliche Auftreten macht dies unmöglich. Bei Gruppe δ sind *A. beyrichi, A. siebsi* und *A. oppenheimi* ganz auf die Hemmoorer Stufe des Mittelmiocaen beschränkt und *A. glabriculus* ist nur aus der Sylter Stufe des Obermiocaen bekannt. Bei Gruppe ε lebt *A. elegantulus* vom Unteroligocaen bis ins Untermiocaen. *A. festivus* (Taf. 7 Fig. 14) ist auf das obere Mittelmiocaen beschränkt. Diese Art ähnelt unter den ε *Aquilofusus* Arten weitaus am meisten dem *Aquilofusus elegantulus* (Taf. 5 Fig. 9). *A. gürichi* (Taf. 7 Fig. 11, 12) findet sich im Untermiocaen und *A. lategradatus* (Taf. 7 Fig. 16) in der Sylter Stufe des Obermiocaen. Hier könnte man eher vermuten, dass z.B. eine Entwicklungsreihe *A. festivus — A. lategradatus — A. gürichi* möglich wäre, was aber auf Grund ihres zeitlichen Vorkommens unmöglich ist.

Alle Arten der Gruppen δ und ε kann man vom *A. elegantulus* durch eine Verstärkung oder Abschwächung der einzelnen Skulpturelemente ableiten. Aber diese Skulpturveränderungen sind so extrem, dass man jede dieser Arten als das Endprodukt einer Entwicklung auffassen müsste. Man kennt weder Zwischenglieder zwischen den Formen, noch Zwischenglieder zwischen dem *A. elegantulus* und diesen Arten und auch keine Nachkommen derselben. Alle Arten sind äusserst kurzlebig und scheinbar nur für eine Formationsstufe charakteristisch. Ausserdem sind nur der *A. beyrichi* und der *A. festivus* häufigere Arten; die anderen sind Seltenheiten. Die Mannigfaltigkeit und extreme Ausbildung von Form und Skulptur kann wohl nur, wie dies auf Abb. 2 anschaulich wird, durch eine selbständige Typogenese jeder Art für sich erklärt werden. Der eigentliche *A. elegantulus* ist vom Unteroligocaen bis Untermiocaen bekannt. Aber, wie schon vorher erwähnt, ähnelt eine Varietät des *A. lüneburgensis (A. tricinctus)* ausserordentlich dem *A. elegantulus*. Man könnte da annehmen, dass zwischen dem Untermiocaen und Obermiocaen *A. elegantulus* ähnliche Formen existierten, obwohl gerade das Mittelmiocaen palaeontologisch am besten durchforscht ist. Mir erscheint es als viel wahrscheinlicher, dass sich von dem *A. lüneburgensis elegantulus* ähnliche Individuen abspalteten, ohne dass *A. elegantulus* und *A. lüneburgensis* eine direkte phyletische Entwicklungsreihe bildeten. In den Schlussfolgerungen wird näher auf diese Homoeomorphie eingegangen.

Bei der ontogenetischen Entwicklung des *A. oppenheimi* tritt nach der Übergangswindung mit der *elegantulus* Skulptur zuerst eine Skulptur mit Spiralrippen wie bei *A. beyrichi* (Taf. 7 Fig. 5) und dann eine Ausglättung des mittleren Abschnittes der vierten Mittelwindung ähnlich wie bei *A. glabriculus* (Taf 7 Fig. 8) auf. Diese Skulpturen müssen als Genoidomorphosen betrachtet werden. Es wäre natürlich möglich, dass bei einem eventuellen Nachkommen des *A. oppenheimi* eine der oben erwähnten Genoidomorphosen auftritt. Dies

würde bedeuten, dass es sich um keine Genoidomorphose sondern um eine Proterogenese handelt. Nachdem Nachkommen fehlen, ist es wohl am besten diese artfremden Skulpturen, welche Skulpturen von verwandten anderen Arten gleichen, als Genoidomorphosen zu bezeichnen.

Die phylogenetische Entwicklung des Genus *Aquilofusus* reicht vom Unteroligocaen bis ins Unterpliocaen also ca. 40 Millionen Jahre. Im Unteroligocaen dürfte durch eine vollkommene Typogenese (displacement im Sinne von Cloud) aus einer *Streptochetus* Form der *A. elegantulus* mit seiner für einen *Fusus* ganz ungewöhnlichen Skulptur entstanden sein. *A. elegantulus* ist bis ins Untermiocaen bekannt. Im Mitteloligocaen spaltet sich von dieser Art durch Typogenese der *A. waeli* ab, der wohl das Embryonalgewinde des *A. elegantulus* hat. Die späteren Umgänge haben aber eine *Streptochetus* Skulptur *(Fusus)* und man muss dies als einen Rückschlag in die Skulpturform der Vorfahren vor der Typogenese betrachten. *A. waeli* lebt bis ins Mittelmiocaen. Von ihm zweigen im Oberoligocaen zwei Arten und im Mittelmiocaen eine Art ab, die alle drei kurzlebig sind. Alle diese Arten sind sehr wenig variabel. Im scharfen Gegensatz dazu ist die im Obermiocaen sich in phyletischer Evolution entwickelnde Reihe *A. lüneburgensis* (Taf. 6 Fig. 6, 7) — *A. semiglaber* (Taf. 6 Fig. 10, 11) — *A. eximius* (Taf. 7 Fig. 1) ganz ausserordentlich variabel. Die von ihr im Obermiocaen abzweigende Reihe *A. puggaardi* (Taf. 7 Fig. 3, 4) — *A. imperspicuus* scheint dagegen wieder wenig variabel zu sein.

Eigentümlich bei den typogenetisch entstandenen *Aquilofusus* Arten ist, dass scheinbar vom *A. elegantulus* während des ganzen Oligocaen, mit Ausnahme des *A. waeli,* keine neuen Arten abzweigen. *A. elegantulus* beginnt erst im Oberoligocaen stärker zu variieren und im Untermiocaen ist nach Gripp (1913) die var. *cancellata* Boll (Taf. 6 Fig. 3) häufiger als der *elegantulus* Typus. Die var. *cancellata* zeichnet sich durch ein schwächer werden der mehr *Streptochetus* artigen Längs- und Spiralskulptur besonders auf den letzten Windungen aus. Es tritt gleichzeitig die typogenetisch entstandene Art *A. gürichi* auf. Im Mittelmiocaen entstehen vier solche Arten. *(A. festivus, A. beyrichi, A. siebsi* und *A. oppenheimi)* und im unteren Obermiocaen drei Arten. *(A. lüneburgensis, A. glabriculus* und *A. lategradatus.)* Aus dem Mittelmiocaen kennt man keine Schalen des *A. elegantulus* oder einer ihr ähnlichen Form, obwohl gerade die Faunen dieser Periode (Hemmoor, Reinbeck-Dingden) recht gut bekannt sind. In diese Zeit fällt der Höhepunkt der Bildung von einander ganz unähnlichen Arten. Im Obermiocaen entsteht typogenetisch der ε *A. lategradatus,* der δ *A. glabriculus* und der β *A. lüneburgensis,* von dem eine bis ins Unterpliocaen verfolgbare, durch phyletische Evolution entstandene Artenreihe abstammt.

Alle *Aquilofusus* Arten haben, gleichgültig ob sie durch Speciation, phyletische Evolution oder Typogenese entstanden sind und gleichgültig, welche Skulptur die erwachsene Schale trägt, in dem Jugendstadium, das auf die Bildung des Protoconches folgt, dieselbe Skulptur, die schon der unteroligocaene *A. elegantulus* im jugendlichen und erwachsenen Zustand hatte. Dadurch unterscheidet sich die Typogenese des *A. elegantulus* grundlegend von der Typogenese mit Proterogenese und Genoidomorphose von *Strenuella — Ellipsocepha-*

lus. Die aus dem *A. elegantulus* enstehenden typogenetischen Arten können aber Genoidomorphosen aufweisen, wie dies *A. oppenheimi* deutlich zeigt.

Es wurde hervorgehoben, dass bei *A. waeli* und seinen Abkömmlingen die *Streptochetus* Skulptur des Ahnen wieder auftaucht (Atavismus). Aber gewisse Skulptureigentümlichkeiten des Genus *Streptochetus* weisen auch andere *Aquilofusus* Arten auf, wenn auch nicht so deutlich wie die Abkömmlinge des *A. waeli*.

Sowohl die Quer- als auch die Längsskulptur der verschiedenen Arten des Genus *Streptochetus* sind Variationen unterworfen. Auf Taf. 5 Fig. 7, 8 sind zwei verschiedene miocaene *Streptochetus* Arten abgebildet. Der *Streptochetus sexcostatus* Beyr (Taf. 5 Fig. 8) ist länglich und hat gleichmässig konvex gekrümmte wulstartige Längsrippen. Der *Streptochetus thielei* Kauts (Taf. 5 Fig. 7) ist viel gedrungener gebaut und die Umgänge besitzen einen längeren, schief dachartig abfallenden, schwach konkav eingesenkten hinteren Abschnitt und einen kurzen, steil gegen die vordere Naht abfallenden vorderen Abschnitt. Die Längsrippen sind scharf. Der typogenetisch entstandene *Aquilofusus elegantulus* hat dichter stehende schmale Längsleisten und einzelne stark hervortretende Querreifen, eine Ausbildung, die dem Genus *Streptochetus* vollkommen fehlt.

Auf diese drei verschiedenen Skulpturtypen und auf die Kombination derselben können alle verschiedenartigen Skulpturen der *Aquilofusus* Arten zurückgeführt werden. Die α Spezies gleichen der Skulptur des *Streptochetus sexcostatus* (Taf. 5 Fig. 8). Die β Spezies haben Anklänge an den *Str. sexcostatus* und den *Aquilofusus elegantulus* (Taf. 5 Fig. 9). Meist ist aber die Längsskulptur des *A. elegantulus* in dem Auftreten von zahlreichen leistenförmigen Längsrippen, die oft sichelförmig ausgebildet sind, vorherrschend. Die Spiralskulptur des *A. elegantulus* tritt nicht hervor. Eine Ausnahme bildet die Variation des *A. lüneburgensis,* die Beyrich als *A. tricinctus* (Taf. 6 Fig. 9) beschrieb. Die γ Spezies schliessen sich an die β Spezies an. Hier ist die geringe Konvexität der Umgänge auffallend. Die δ Spezies, besonders deutlich der *A. beyrichi* Nyst (Taf. 7 Fig. 5, 6) und der *A. siebsi* Kauts (Taf. 7 Fig. 7) müssen von der Skulpturform des *Streptochetus thielei* (Taf. 5 Fig. 7) hergeleitet werden. Sie haben einen langen, schief dachförmig abfallenden, konkaven hinteren Abschnitt und einen kurzen, steil abfallenden vorderen Abschnitt der einzelnen Umgänge. Die Längsskulptur ist mehr oder weniger vollständig auf den vorderen Abschnitt beschränkt. Der glatte *A. oppenheimi* (Taf. 7 Fig. 9) mit den beinahe ebenen Umgängen ist ebenso wie der γ *Aquilofusus puggaardi* (Taf. 7 Fig. 3, 4) ein extremer Fall. Die ε *Aquilofusus* Arten: *A. gürichi* (Taf. 7 Fig. 11, 12), *A. festivus* (Taf. 7 Fig. 14) und *A. lategradatus* (Taf. 7 Fig. 16) sind extreme Ausbildungen des *A. elegantulus,* der von Hinsch auch in die ε Reihe gestellt wird.

Verschiedene *Strenuella* Arten haben zu verschiedenen Zeiten verschiedene *Ellipsocephalus* Arten gebildet. Die Entstehung von *Aquilofusus* aus *Streptochetus* ist aber kein Parallelfall. *A. elegantulus* ist der einzige *Aquilofusus,* der

sich aus *Streptochetus* gebildet hat. Alle anderen *Aquilofusus* Arten müssen vom *A. elegantulus* hergeleitet werden. Man kann annehmen, dass bei der Typogenese des *A. elegantulus* nicht nur die neuen sichtbaren *elegantulus* Merkmale, sondern auch die Merkmale verschiedener *Streptochetus* Arten als unsichtbare Genanlagen mitgeführt wurden. In dem unbekannten *Streptochetus* Vorfahren des *A. elegantulus* lagen dann also schon verschiedene *Streptochetus* Skulpturanlagen. Man kann aber auch diese Verhältnisse durch das fallweise Auftreten von gleichgerichteten Mutantgenen erklären.

Es ist eigentümlich zu beobachten, wie wenig Einfluss die grossen geologischen Ereignisse auf dieses phyletische Geschehen (Typogenese) von Art- oder Genusbildung haben. Die geologischen Verhältnisse, unter denen die *Aquilofusus* Arten lebten, sind recht detailliert bekannt (Kautsky 1925 b). Im Mitteloligocaen (Stampien) befanden sich zwischen dem Nordseebecken und der französischen Atlantküste und zwischen dem Nordseebecken und dem österreichischen Mediterraneum gute Meeresverbindungen und ein inniger Faunenaustausch fand statt. Diese Meeresverbindungen brachen grösstenteils im Oberoligocaen (Aquitanien) ab und es entwickelte sich eine eigene nordische Fauna in dieser Zeit. Im Untermiocaen (Burdigalien) fand eine weitere Regression statt und die Fauna der untermiocaenen Vierländerstufe des Nordseebeckens hat überhaupt keine Ähnlichkeit mit der Burdigalfauna Westfrankreichs und Österreichs. In der unteren Abteilung (Hemmoorer Stufe) des Mittelmiocaen (Helvetien) wurde ganz Europa von einer grossen Meerestransgression betroffen. Das Nordseebecken stand da über den Pas de Calais mit der französischen Westküste und ausserdem über Polen mit dem östlichen tertiären Mittelmeer in inniger Verbindung. Es fand in beiden Richtungen ein starker Faunenaustausch statt. Die Hemmoorer Stufe ist durch eine Invasion von westfranzösischen und österreichischen Mollusken charakterisiert. In der folgenden Dingden-Reinbecker Stufe war das Nordseebecken durch eine Meeresregression von der Umwelt gegen Süden und Westen wieder abgeschlossen. Ein Grossteil der mediterranen Mollusken verschwand und nordische Einwanderer erscheinen. Im Obermiocaen (Glimmerton) lebte eine Fauna, die so gut wie keine Beziehungen zu den gleichaltrigen Ablagerungen Frankreichs oder des Mittelmeergebietes hatte. Die *Aquilofusus* Arten zusammen mit den *Astarten* gehörten im Obermiocaen zu den häufigsten grösseren Mollusken des Nordseebeckens.

Die *Aquilofusus* Arten haben während der oben geschilderten Veränderungen im Nordseebecken neue Arten gebildet. Bei dem intensiven Faunenaustausch während der gewaltigen Transgression in der Hemmoorer Stufe glückte es, soweit bekannt, jedoch nur einem einzigen Vertreter des Genus (*Aquilofusus haueri* R. Hörn) (R. Hörnes 1875) den südlichen Weg in den helvetischen Schlier Oberösterreichs zu finden. *Aquilofusus elegantulus* erscheint plötzlich im Nordseebecken. Diese Art unterscheidet sich so stark von allen bekannten vorher und gleichzeitig lebenden *Fasciolariidae,* dass sie einem eigenen Genus zugerechnet werden muss. Schon die Beschränkung des Genus *Aquilofusus*

auf das Nordseebecken durch seine ganze Existenzzeit von 40 Millionen Jahren weist darauf hin, dass dieses Genus wirklich plötzlich auftauchte und daher einer Typogenese (displacement) seine Entstehung verdankte.

Die Aufspaltung von Arten

Die Entstehung neuer Arten aus einer Grundform wird gewöhnlich auf die geographische oder fazielle Isolierung von Teilen der sich weiter ausbreitenden Stammart zurückgeführt. In diesem Kapitel werden miocaene Bivalven Österreichs und ihre Verwandschaftsverhältnisse mit miocaenen und pliocaenen Bivalven anderer Gebiete und mit rezenten Arten beschrieben.

Die *Arca grundensis* May (Kautsky 1932) aus dem Helvet Österreichs ist nahe verwandt mit der rezenten *A. kraussi* Phil aus Japan und Australien, aber ebenso nahe verwandt mit der rezenten *A. latissima* Dunkr von Brasilien. Die die beiden rezenten Arten unterscheidenden Schalenmerkmale sind in der helvetischen Stammform *Arca grundensis* vereinigt. Dasselbe gilt für die helvetische *Barbatia polymorpha* May (Kautsky 1932), die ausserordentlich nahe Beziehungen zu den rezenten Arten *B. lurida* Sow (Antillen), *B. obliquata* Grey (indischer Ozean) und *B. obtusa* Reev (Japan) hat. Man wird in diesen Fällen geneigt sein, diese Aufspaltung der Stammart als Folge einer geographischen Isolierung zu betrachten (Speciation).

Im Folgenden werden einige Beispiele gegeben, die zeigen, dass die Entstehung mehrerer neuer Arten aus einer Stammart durch einen Zerfall dieser Stammart an Ort und Stelle vor sich gehen kann.

MACROCALLISTA

Macrocallista Meek ist ein Subgenus des Genus *Pitaria* Römer, das in die Familie *Veneridae* gehört. *Macrocallista* Arten leben heute in den wärmeren Meeren. Im Miocaen ist dieses Subgenus in Europa fast ganz auf die französische Westküste und das alte Mittelmeer (Thetys) beschränkt. Nur die *M. chione* wird aus den miocaenen Ablagerungen des Nordseebeckens (Sorgenfrei 1958), aus dem pliocaenen Coral Crag Englands und rezent von den Küsten Süd Irlands und Süd Englands beschrieben. Die Atlantküste Westfrankreichs war auch im Miocaen kühler als das alte Mittelmeer. Es ist daher nicht verwunderlich, dass die *Macrocallista* Arten Westfrankreichs, ebenso wie viele andere wärmeliebende Mollusken kleinwüchsiger waren, als die gleichen, zur selben Zeit im Mittelmeer lebenden Arten (siehe auch pag. 65). Der grössere Teil der hier behandelten *Macrocallista* Arten gehört in die Sectio *Paradione* Dall (Schale glänzend, manchmal mit radialen Streifen, die Grube für den starken vorderen Seitenzahn (Lunularzahn) deutlich begrenzt, rechter hinterer Hauptzahn schmal, Mantelbucht breit, vorne eckig). Ein Teil gehört in die Sectio *Macrocallista* sens. strict. Hier ist die Grube für den Lunularzahn seichter und die sie begrenzenden Seitenzähnchen sind schwach entwickelt. Mindestens 6 rezente Arten aus dem indischen Ocean, dem asiatisch-

australischen Teil des Pazifischen Oceans und dem Mittelmeer mit angrenzender Atlantküste sind aus der Spaltung der oligocaenen *Macrocallista erycinoides* Lamk (Taf. 9 Fig. 3; Taf. 14 Fig. 1) im Miocaen Europas entstanden. Es sind dies: *M. erycina* L aus Neukaledonien, *M. lilacina* Lamk aus Australien und Madagaskar, *M. impar* Lamk aus Australien, die sehr ähnliche *M. spathulata* Sow aus China und Australien, die *M. chinensis* Chemn aus den chinesisch — japanischen Gewässern und *M. chione* L aus dem Mittelmeer und der Atlantküste von den Azoren bis Süd Irland und Süd England. Es gibt mehrere sehr ähnliche rezente *Macrocallista* Arten, die hier nicht berücksichtigt werden können, weil ihre nahe Verwandtschaft mit den miocaenen europäischen Arten nicht so ausgeprägt ist.

M. erycina L (Taf. 8 Fig. 1, 2; Taf. 9 Fig. 1, 2) und die länglichere *M. lilacina* Lamk (Taf. 10 Fig. 2, 3) haben auf den Schalen eine gut ausgebildete Skulptur von Längsrippen, während *M. spathulata* Sow (Taf. 15 Fig. 7, 8), *M. impar* Lamk (Taf. 16 Fig. 1, 2, 3) und die viel längere *M. chinensis* Chemn (Taf. 17 Fig. 1, 2) eine glänzende, glatte Schale haben. Bei ihnen ist nur der Vorderabschnitt der Schale mit tiefen Längsfurchen bedeckt. Die *M. chione* (Taf. 15 Fig. 5, 6) ist vollkommen glatt. Aber nicht nur in der Skulptur und Form der Schale, sondern auch in der Ausbildung des Schlosses finden sich Verschiedenheiten. Das Schloss der *M. erycina, M. lilacina* und *M. chione* hat die typische *Paradione* Ausbildung. Der kräftige, längliche Lunularzahn der linken Klappe passt in eine durch scharfe schmale Seitenzähne oben und unten begrenzte, tiefe, schief gegen vorne ziehende Grube der rechten Klappe. *M. spathulata* und *M. impar* von den Philippinen und Australien haben dagegen in der linken Klappe einen dickeren rundlichen Lunularzahn, der in eine seichte rundliche Grube mit nur undeutlichen Seitenzähnen in der rechten Klappe einpasst. Die langgestreckte *M. chinensis* hat einen breiten, sehr flachen Lunularzahn in der linken Klappe und in der rechten Klappe eine weite, sehr flache Grube, die nur undeutlich von der Schale abgegrenzt ist. Seitenzähne fehlen. Diese drei Arten sind in die Sectio *Macrocallista* sens. strict. zu stellen.

Im Eocaen lebte die *M. suberycinoides* Desh (Cossman et Peyrot 1910), eine länglichere Form mit gut ausgebildeten Längsrippen. Die oligocaene *M. erycinoides* Lamk (Taf. 9 Fig. 3; Taf. 14 Fig. 1) muss wohl als Nachkomme der eocaenen Art betrachtet werden. Die *M. suberycinoides* ist etwas schmäler und der vordere Hauptzahn der rechten Klappe bildet mit dem mittleren Hauptzahn einen spitzen Winkel. Bei *M. erycinoides* liegen aber diese beiden Zähne parallel und steil gegen hinten gerichtet. Sie sind nur durch eine schmale grabenförmige Grube von einander geschieden.

Die lebende *M. erycina* unterscheidet sich nur unbedeutend (Roemer 1869, Cossman u. Peyrot 1910) von der *M. erycinoides,* ihrem oligocaenen und miocaenen Vorfahren. Man kann also die *M. erycinoides* als eine ausserordentlich konservative Form bezeichnen. Im Burdigal Westfrankreichs fängt diese Art an stark zu variieren. Cossman und Peyrot (1910 pag. 392) schreiben, dass in Cestas die Form der Schale ausserordentlich variabel ist. Es kommen neben kurzen Schalen von 57 mm Länge und 42 mm Höhe, lange Schalen von 45

mm Länge und 28 mm Höhe vor. Die Schalenoberfläche der weitaus meisten Exemplare ist ganz gerippt, wie *M. erycina* (Taf. 8 Fig. 2). Aber es treten vereinzelt Formen auf, die glatt und nur am Vorderabschnitt gefurcht sind, wie die rezenten *M. spathulata* (Taf. 15 Fig. 7) und *M. impar* (Taf. 16 Fig. 1), sowie die vom Helvet bis zum Pliocaen vorkommende *M. italica* (Taf. 14 Fig. 3). Schliesslich finden sich ganz glatte Jugendexemplare, die also *M. chione* gleichen. Im Helvet Westfrankreichs treten *M. italica* (Taf. 14 Fig. 3, 4; Taf. 16 Fig. 4) und „*M. chione*" (Taf. 14 Fig. 2; Taf. 15 Fig. 3) auf. Bei

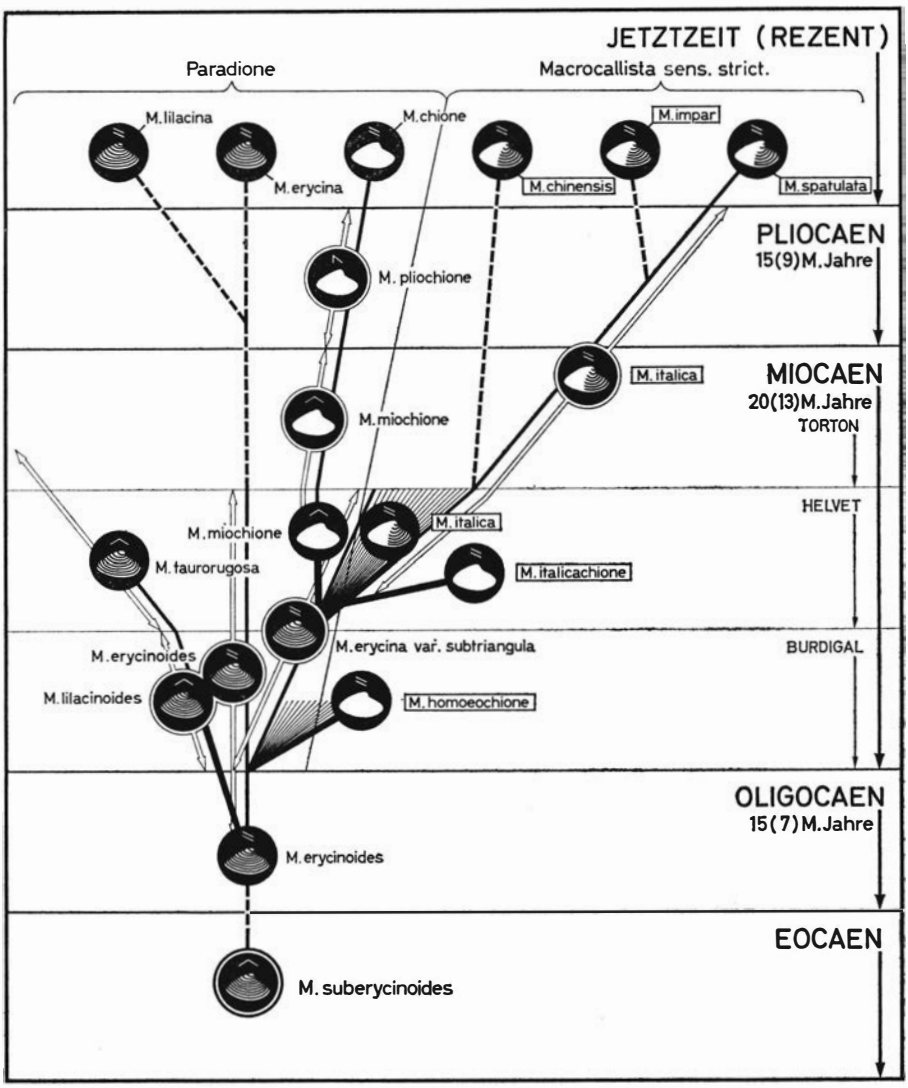


Abb. 3. Die Entwicklung der *Macrocallista erycinoides.*

der Beschreibung der *M. italica* führen dieselben Autoren (1910 pag. 396) an, dass jüngere Exemplare ganz gerippt sein können, wie *M. erycinoides*. Es wird jedoch auch eine ganz glatte Schale beschrieben, die *M. chione* gleicht. Cossman und Peyrot versuchten, die Arten *M. erycinoides, M. italica* und *M. chione* auf Grund der Ausbildung des Schlosses zu unterscheiden.

Die hier besprochenen *Macrocallista* Arten haben in der Ausbildung des Schlosses an zwei Stellen systematisch wichtige Verschiedenheiten: 1) die Lage des vorderen und mittleren Hauptzahnes der rechten Klappe zueinander. Diese liegen parallel oder spitzwinkelig. Das letztere ist ein altertümliches Zeichen. 2) Die Ausbildung der Lunularzahngrube der rechten Klappe. Sie ist entweder tief und von kräftigen Seitenzähnen umgeben (*Paradione* Schloss). Oder die Grube ist seicht und die Seitenzähnchen sind nicht oder nur schwach ausgebildet (*Macrocallista* sens. strict. Schloss).

Im Burdigal Österreichs (Schaffer 1910) trifft man wieder die *M. erycinoides* (= bei Schaffer: Übergang von *M. lilacinoides* zu *M. erycina* var. *subtriangula*) (Taf. 12 Fig. 1, 2), sowie eine kürzere Form, die *M. erycina* var. *subtriangula* Sacco (Taf. 12 Fig. 3, 4). Hier findet sich auch die „*M. chione*" (Taf. 12 Fig. 5; Taf. 15 Fig. 2) in einer Form, die an Grösse weitaus die pliocaenen und jungmiocaenen Exemplare übertrifft, was an und für sich eigentümlich ist. Im Gegensatz zur pliocaenen Form ist die flache Lunularzahngrube der rechten Klappe bei ihr nur durch sehr schwache Zähnchen gegen oben und unten abgegrenzt (wie bei *M. italica*).

Zeichenerklärung:

= Phyletische Evolution

= Typogenese

= Der Zusammenhang zwischen zwei Formen ist nicht durch Fossilien belegt.

= Ganzgerippte Form

= Die Lebensdauer einer Art.

= Glatte Form mit Längsfurchen am Vorderabschnitt der Schale.

= Die zwei Formen variieren stark miteinander.

= Glatte Form

= Vorderer und mittlerer Hauptzahn der rechten Klappe sind parallel.

= Vorderer und mittlerer Hauptzahn der rechten Klappe bilden miteinander einen spitzen Winkel.

= Vorderer und mittlerer Hauptzahn der rechten Klappe bilden miteinander einen noch spitzeren Winkel.

M.impar = Die im Rechteck erwähnte Art besitzt im Gegensatz zu den anderen hier erwähnten *Macrocallista* Arten ein Schloss, bei dem die Lunularzahngrube der rechten Klappe seicht ist und ihre Seitenzähne verschwunden oder sehr schwach ausgebildet sind.

(2) = Die Zahl in Klammer bedeutet Millionen Jahre nach Simpson.

Die häufigste Form im österreichischen Burdigal ist die *M. lilacinoides* Schaffer (1910) (von Hörnes (1870) als *M. erycina* bezeichnet) (Taf. 10 Fig. 1; Taf. 11 Fig. 1, 2, 3). Diese Form ähnelt sehr der *M. erycinoides*. *M. lilacinoides* ist jedoch viel länger mit spitzerer Rundung der längeren Hinterseite der Schale. Hier bildet der Vorderzahn der rechten Klappe mit dem Mittelzahn einen deutlichen spitzen Winkel, ähnlich wie bei der ebenfalls langgestreckten *M. suberycinoides* aus dem Eocaen von Paris. Nach der gebräuchlichen Nomenklatur müssten also die eocaene Art und die burdigale *M. lilacinoides* in eine eigene Sectio gestellt werden. Die *M. taurorugosa* Sacc (Sacco 1900) (Taf. 10 Fig. 4, 5) aus dem Helvet Italiens und Torton Ungarns gehört ebenfalls in diese Sektion. Im Helvet tritt in Westfrankreich, Italien und Österreich die *M. italica* (Taf. 14 Fig. 3, 4; Taf. 16 Fig. 4) mit dem gefurchten Vorderabschnitt der sonst glatten Schale auf. Die *M. erycinoides* setzt ins Helvet Italiens und Westfrankreichs fort. *M. erycinoides* ist in dem kühleren Westfrankreich etwas seltener geworden. Aus Italien bildet Sacco (1900) eine Reihe von Varietäten dieser Form ab.

Die M. chione erscheint im Helvet und Torton Westfrankreichs als Seltenheit, ist aber im Helvet Italiens recht häufig. Sie tritt auch im Miocaen des Nordseebeckens auf (Sorgenfrei 1958). Diese *M. chione* hat (Taf. 14 Fig. 2; Taf. 15 Fig. 3) und Sorgenfrei (1958 Taf. 17 Fig. 52 a, b) ein von der burdigalen österreichischen *M. chione* (Taf. 12 Fig. 5) und von der rezenten *M. chione* (Taf. 15 Fig. 5, 6) abweichend gebautes Schloss. Hier bildet der vordere Hauptzahn der rechten Klappe mit dem mittleren Hauptzahn einen spitzen Winkel, ähnlich wie bei der *M. lilacinoides* (Taf. 10 Fig. 1). Nach Cossman u. Peyrot (1910) sollte das Schloss der helvetischen westfranzösischen *M. chione* gleich dem der rezenten *M. chione* sein. Ich untersuchte ein grosses Material der rezenten *M. chione* von den verschiedensten Fundpunkten des Mittelmeeres und der spanischen Atlantküste in der Invertebratenabteilung des Riksmuseum in Stockholm, konnte aber keine einzige Schale finden, die im Schlossbau der helvetischen westfranzösischen Form gleicht. Alle Exemplare hatten den vorderen und mittleren Hauptzahn der rechten Klappe parallel gestellt, wie es bei *M. erycina* und *M. italica* der Fall ist. Die helvetische *M. chione* ist also verschieden von der rezenten *M. chione*.

Die burdigale *M. chione* in Österreich gleicht durch die parallel gerichteten vorderen Hauptzähne ganz der rezenten Form. Aber sie muss als eine homoeomorphe Form gedeutet werden, die mit der rezenten Art nicht phylogenetisch verwandt ist. Abgesehen von ihrer bedeutenderen Grösse, sind in der rechten Klappe die Seitenzähne, die die flache Lunularzahngrube begrenzen, undeutlich und schwach. Diese Eigenschaft (*Macrocallista* sens. strict. Schloss) weist sonst zum ersten Mal die erst im Helvet erscheinende *M. italica* auf.

Das Schloss der helvetischen *M. chione* mit dem einen spitzen Winkel bildenden vorderen und mittleren Hauptzahn, ist primitiver als das Schloss mit den parallelen Hauptzähnen. Die burdigale und die helvetische Form bilden also keine phyletische Entwicklungsreihe. Die burdigale *M. chione* stammt ohne Zweifel von der *M. erycinoides* oder der *M. erycina* var. *subtriangula* ab,

denn es kommen Übergangsformen vor (Taf. 12 Fig. 6). Die helvetische *M. chione* mit dem atavistischen Schloss muss ebenfalls von der *M. erycinoides* — *erycina* abgeleitet werden.

Die im Pliocaen Italiens auftretende *M. chione* (Sacco 1900) (Taf. 15 Fig. 1, 4) nimmt eine Mittelstellung zwischen der helvetischen und der rezenten *M. chione* ein. Hier bildet der vordere Hauptzahn mit dem mittleren Hauptzahn der rechten Klappe einen spitzen Winkel, der viel spitzer ist als bei der helvetischen Form. Aber die Zähne sind doch nicht parallel wie bei der rezenten Art. Die Entwicklungsreihe: helvetische *M. chione* — pliocaene *M. chione* — rezente *M. chione* ist ein typisches Beispiel einer phyletischen Evolution.

Es spaltet sich von der ganz gerippten *M. erycinoides* im Burdigal eine zur jetzt lebenden *M. chione* homoeomorphe Form ab, deren vorderer und mittlerer Hauptzahn parallel gerichtet sind. Diese Form verschwindet wieder. Sie ist auf das Burdigal Österreichs beschränkt. Im Helvet spaltet sich von der *M. erycinoides* eine glatte Form ab, die aber den altertümlichen Schlossbau des eocaenen Ahnen des ganzen Stammes der *M. suberycinoides* besitzt. Aus dieser Form bildet sich im Pliocaen eine Form mit einander schon mehr genähertem vorderen und mittleren Hauptzahn, aus der die jetzt lebende Form entsteht, die parallel gerichtete Hauptzähne hat. Dabei ist noch zu bemerken, dass bei allen diesen *chione* Formen vom Burdigal bis in die Jetztzeit die Skulptur und Form der Schale gleich sind.

Heute wird die *M. chione* als eine Art bezeichnet, die vom Burdigal bis in die Jetztzeit lebt. Aber die burdigale *M. chione* ist nicht mit der rezenten *M. chione* phyletisch verwandt. Man kann nomenklatorisch die burdigale homoeomorphe Form als *M. homoeochione,* die helvetische *M. chione* als *M. miochione* und die pliocaene als *M. pliochione* unterscheiden. Aus dem Helvet Westfrankreichs beschreiben Cossman und Peyrot (1910) eine ganz glatte Schale, die aber auf Grund des Schlossbaues zur *M. italica* gehört. Es bildet sich also auch aus der *M. italica* eine mit *M. chione* homoeomorphe Form. Man kann sie *M. italicachione* nennen.

Die drei *Macrocallista* Arten im Helvet und Torton Österreichs sind vom Autor (Kautsky 1936) beschrieben worden. Im Helvet Österreichs dominiert der *italica* Typus. Hier variiert diese Form an ein und demselben Fundpunkt ganz ausserordentlich. In den Grunderschichten sind am seltensten ganz glatte Exemplare, häufiger sind ganz gerippte, am häufigsten die am Vorderrande gefurchten. Auch in Bezug auf Länge und Höhe der Schale lassen sich bedeutende Unterschiede feststellen. Hörnes (1870) (Taf. 13 Fig. 1, 2, 3) hat eine Reihe solcher Typen, die alle durch Übergänge verbunden sind, abgebildet. Es kommen aber noch längere und schmälere Exemplare vor und Formen, die in Bezug auf Kürze und Höhe der Schale vollkommen den Exemplaren von Pötzleinsdorf (Taf. 13 Fig. 4) bei Wien (siehe weiter unten) gleichkommen. Gegenüber dem Burdigal ist jedenfalls im Helvet eine bedeutende Grössenzunahme zu verzeichnen. Alle diese verschiedenen Formen können das *M. italica* Schloss haben. Aber in Österreich und Ungarn kommt es oft vor, dass nicht

nur die ganz gerippten Formen sondern auch die nur vorne gerippten Individuen das *Paradione (chione, erycina)* Schloss haben können (Taf. 17 Fig. 3, 4).

Während im Helvet der ausseralpinen Ebene alle diese Variationen in derselben Lokalität auftreten können, sind im Torton des inneralpinen Beckens oft gewisse Typen auf bestimmte Lokalitäten (alle angeführten Lokalitäten liegen südlich und östlich von Wien) beschränkt. So sind die Pötzleinsdorfer Exemplare durch dicke, kurze und hohe Schalen und kräftige Entwicklung des Schlosses gekennzeichnet. Hier finden sich weitaus die grössten Schalen der österreichischen *M. italica* (Taf. 13 Fig. 4). Die Wirbelregion ist glatt, dann kommt eine sehr kurze Zone, die mit über die ganze Schalenlänge verlaufenden Furchen bedeckt ist. Auf der übrigen Schalenoberfläche sind nur auf der Vorderseite Furchen stark ausgebildet, aber auf der Schale ist noch eine schwache Längsrippenskulptur zu erkennen. Die Jugendexemplare bis 10 mm Länge sind aber lang und glatt (wie *M. chione*). Exemplare bis 30 mm sind ebenfalls noch recht länglich, aber doch schon etwas kürzer, der Wirbel ist glatt, der übrige Teil der Schalenoberfläche ist mit scharfen, über die ganze Oberfläche ziehenden Längsfurchen bedeckt, wie es bei *M. erycinoides* der Fall ist. In Enzesfeld hat die Form dieselbe Schalenskulptur wie in Pötzleinsdorf, aber das Schloss ist viel weniger kräftig — wie in Grund (Helvet) — und die Schale ist gegen hinten viel länger ausgezogen, so dass der schmälere Wirbel mehr excentrisch an der Vorderseite liegt. In Gainfarn ist die Form fast glatt. In Speising wird sie nur 62 mm lang. Sie ähnelt in den Umrissen dem Enzesfelder Typus, ist aber etwas kürzer. Die ganze Schalenoberfläche ist mit deutlichen Längsrippen dicht bedeckt, die in gleicher Stärke vom Vorderrand zum Hinterrand ziehen. Ungefähr dieselbe Grösse erreicht die Art in Forchtenau, ist aber hier vollkommen glatt. Diese Formen der *M. italica* sind also homoeomorph mit *M. chione*. In Ritzing finden sich Exemplare vom Pötzleinsdorfer, Enzesfelder und Speisinger Typus, nur erreicht dort die Form nicht die Grösse der Pötzleinsdorfer Individuen. In Ritzing sind sehr schöne Übergänge zwischen der nur auf dem Vorderabschnitt gerippten und der ganz gerippten Form vorhanden, indem bei einigen Exemplaren die Furchen fast bis zum Hinterende reichen, um dort zu verschwinden. In Nieder-Kreuzstetten finden sich kurze gedrungene und flache längliche Exemplare; bei allen sind die Furchen auf den Vorderabschnitt der Schalen beschränkt. Von diesem Fundort liegen auch einige Jugendexemplare vor; sie sind alle, obwohl sie bis 30 mm Grösse erreichen, vollkommen glatt.

Wie aus den obigen Ausführungen über das Verhalten der *M. erycinoides* im Burdigal Westfrankreichs und der *M. italica* im Helvet Österreichs hervorgeht, haben die Jugendformen oft eine vollkommen glatte Schale, oder was dasselbe bedeutet, auf der erwachsenen Schale ist der obere wirbelnähere Teil der Schale glatt. Nachdem die Vorläufer dieser Art, *M. suberycinoides — M. erycinoides,* längsgerippt waren, kann es sich hier nicht um eine Rekapitulation von Ahnenmerkmalen handeln. Die glatte Schale ist eine Neuerscheinung, eine Proterogenese oder Genoidomorphose. Bezeichnend für das Wesen dieser

Proterogenese ist das Verhalten der *M. italica* aus dem Torton von Pötzleinsdorf. Hier ist die Art besonders kurz und hoch ausgebildet. Man sollte da glauben, dass die ganz glatten wirbelnäheren Teile der Schalenoberfläche ebenfalls mehr rund und hoch wären, und dem Bau der erwachsenen Schale ähneln. Dieser glatte Teil ist aber viel länger und niedriger als bei der erwachsenen Schale. Die Jugendform hatte also ganz die Körperform der *M. chione.*

Die oben beschriebene Abspaltung der *M. italica* von der *M. erycinoides* im Helvet des österreichisch-ungarischen Raumes steht in scharfem Gegensatz zu der Umbildung von einer Art in eine neue Art durch die phyletische Evolution. *M. erycinoides* gehört in die Sectio *Paradione;* ihr direkter Nachkomme die *M. italica* gehört aber in die Sectio *Macrocallista.*

Es finden sich meistens vorne gefurchte (wie *M. italica*), recht oft ganz gerippte (wie *M. erycinoides*) und selten glatte (wie *M. chione*) Exemplare. Diese sind meist länglich (wie *M. erycinoides*), aber es kommen auch kurze Individuen vor (wie *M. italica*). Alle diese Formen haben entweder das *Paradione* oder das *Macrocallista* Schloss. Übergänge zwischen diesen Schlosstypen kommen nie vor.

Das *Macrocallista* Schloss ist nur für kurze bauchige Formen wie *M. italica,* das *Paradione* Schloss nur für längliche Typen wie *M. erycinoides* günstig.

Es finden sich also im Helvet Österreichs neben „gut" angepassten Individuen (kurze Typen mit dem *Macrocallista* Schloss und lange Typen mit dem *Paradione* Schloss) zahlreiche mehr oder weniger „schlecht" angepasste Formen (lange Typen mit dem *Macrocallista* Schloss und kurze Typen mit dem *Paradione* Schloss (Taf. 17 Fig. 3, 4).

Im Helvet Westfrankreichs und Italiens treten nur die gut angepassten Typen, also nur die typische *M. italica* mit dem *Macrocallista* Schloss auf. Die in Österreich gleichzeitig lebenden „schlecht" angepassten Formen konnten sich nicht ausbreiten. Sie leben aber in der Regressionsperiode des Torton als kleine lokale Formen in ihrem Ursprungsgebiet fort. Der *italica* Typus erreicht Riesengrösse (Pötzleinsdorf). Nur die Formen mit dem *Macrocallista* Schloss, die kurz sind, breiten sich aus und leben fort. Die schlecht angepassten Formen verschwinden.

Bei der Typogenese der *M. italica* ist also das Auftreten des *Macrocallista* Schlosses das Primäre. Es tritt bei Formen als Neuheit auf, die zwischen langgestreckt und gedrungen variieren. Tritt es bei einem kurzen Individuum auf, so ist dieses gut angepasst, tritt es bei einem länglichen Individuum auf, so ist dieses schlecht angepasst.

Im Gegensatz dazu ändern sich bei einer phyletischen Evolution Schloss und Schalenform harmonisch in kleinen Sprüngen.

Im Pliocaen Italiens ist die *M. erycina* verschwunden. Die flache, glatte *M. pliochione* (Sacco 1900) und die kurze und hohe, bauchige, nur im vorderen Schalenabschnitt gefurchte *M. italica* (Sacco 1900) treten dort als gut und eindeutig unterscheidbare Arten zusammen auf. Heute leben diese Arten oder ihre Abkömmlinge in weit voneinander entfernten Gebieten der Erde (Roemer 1869).

BARBATIA BARBATA

Ein zweites Beispiel für die Aufspaltung von Arten bietet die *Barbatia barbata* L (Taf. 18 Fig. 3, 4; Taf. 19 Fig. 2, 3), die heute im Mittelmeer und im Atlantischen Ocean von der spanischen Westküste bis zu den Azoren lebt. Diese Art erscheint im Oberoligocaen (Aquitan) und kommt durchgehend bis in die Jetztzeit in den süd- und mitteleuropäischen Tertiärablagerungen vor.

Das Genus *Barbatia* gehört in die Familie *Arcidae* und in die Ordnung *Taxodonta*. Das taxodonte Schloss von *Barbatia* ist primitiv und die mehr oder weniger dichte Radialberippung mit unregelmässigen Zuwachsstreifen der Schalenoberfläche ist wenig charakteristisch. Auch die Schalenform der *Barbatia* Arten, die meist in Felsenspalten und mit dem Byssus angeheftet leben, ist starken Variationen unterworfen. Die Schalen der *Barbatia* Arten geben dadurch viel weniger Anhaltspunkte als die verschieden gerippten Schalen der heterodonten *Macrocallista* Arten.

Cossman und Peyrot (1912, pag. 290) bemerken, dass die *Barbatia barbata* von anderen *Barbatia* Arten leicht durch ihre eigentümliche Schalenoberflächenskulptur zu unterscheiden ist. Die Form hat zahlreiche, dicht stehende Radialrippen, von denen jede vierte stärker hervortritt und gegen aussen von einer tieferen, kräftigeren Radialfurche begrenzt ist. Wie man auf den Abbildungen (Taf. 18 Fig. 3, 4; Taf. 19 Fig. 2, 3) erkennen kann, ist diese Skulptur nicht ganz so regelmässig. Die Anzahl der schwächeren Rippchen zwischen den stärkeren variiert oft bedeutend.

Im Indischen Ocean, an der afrikanischen Westküste und in Westindien lebt die grosse *Barbatia candida* Gmel (Taf. 17 Fig. 5). Aus dem Indischen Ocean wurde ausserdem die *Barbatia nivea* Chemn beschrieben. Die Meinungen über die Selbstständigkeit dieser Art sind geteilt. Die *B. nivea* ist wohl als eine Varietät der *B. candida* zu betrachten. Aus dem Pliocaen des Mittelmeergebietes und aus dem Torton und Helvet Westfrankreichs, Italiens und Österreichs wird eine *Barbatia subhelbingi* d'Orb (Taf. 19 Fig. 7) beschrieben, die von Sacco (1898) mit der *B. candida* (Taf. 17 Fig. 5) identifiziert wurde. Ausserdem findet sich im Pliocaen und Helvet Italiens die *B. subhelbingi* var. *idae* Fucc (Sacco 1898) (Taf. 18 Fig. 1, 2), die wahrscheinlich identisch oder äusserst nahe verwandt mit der *B. nivea* Chemn ist. Aus dem Aquitan und Burdigal Westfrankreichs (Cossman u. Peyrot 1912) und dem Burdigal Österreichs (Schaffer 1910) wird die *B. subhelbingi* var. *variabilis* May (Taf. 19 Fig. 4, 5, 6) beschrieben.

Hörnes (1870) ist für das Helvet und Torton Österreichs zur Überzeugung gekommen, dass die *B. barbata* und die *B. subhelbingi* ein und dieselbe Art sind. Ich habe das grosse Untersuchungsmaterial sorgfältig durchgearbeitet und kann nur die Behauptung von Hörnes bestätigen. Die auf Taf. 18 Fig. 5 abgebildete Zeichnung aus Hörnes Arbeit (1870) zeigt deutlich eine solche Zwischenform zwischen der *B. barbata* und der *B. subhelbingi* mit ihren den gröberen Radialrippen zwischengeschalteten dünnen Rippchen. Auch bei der

grössten, in der Form schon ganz der *B. subhelbingi* gleichenden Schale (Taf. 19 Fig. 1) sieht man vereinzelt dünne Rippchen zwischen den gröberen Rippchen auftreten.

Wir müssen zu dem Schluss kommen, dass in dem österreichischen Teile der Thetys (altes Mittelmeer) die Abspaltung der *B. subhelbingi* oder *B. candida* von der *B. barbata* im Helvet vor sich ging.

Nun findet sich aber im Aquitan und Burdigal die *B. subhelbingi* var. *variabilis* (Taf. 19 Fig. 4, 5, 6). Diese Form unterscheidet sich von der *B. subhelbingi* durch ihre vorne weniger verschmälerte und hinten weniger verbreiterte Schale. Sie gleicht dadurch in der Form mehr der *B. barbata*. Ausserdem ist die Skulptur der Schalenoberfläche gröber. Diese Form ist mit der *B. subhelbingi* so nahe verwandt, dass man auch für sie eine Abspaltung vom Stamme der *B. barbata* annehmen muss. Diese Abspaltung ist aber früh- oder voraquitanisch. Hier ist wieder ein Fall von Homoeomorphie vorhanden. *B. subhelbingi* und *B. subhelbingi* var. *variabilis* sind miteinander verwandt. Aber sie stammen n i c h t, wie man es von einer Varietät verlangt, phyletisch voneinander ab. Die westfranzösische *B. subhelbingi* var. *variabilis* ist also keine Varietät der *B. subhelbingi* aus dem Helvet. Sie muss als eigene Art betrachtet werden: *Barbatia variabilis* May. Das Auftreten dieser homoeomorphen Form lässt den Verdacht erwecken, dass es sich hier um eine Artbildung durch Typogenese handelt. Aber wir haben dafür keine direkten Beweise. Proterogenesen und Genoidmorphosen kann man bei Formen mit einer so wenig charakteristischen Schalenskulptur nicht erkennen. Eine Parallele zu dieser Aufspaltung zweier homoeomorpher Formen von einer konservativen Stammform zu verschiedenen Zeiten bietet die konservative *Macrocallista erycina* (vergl. pag. 49). Von dieser Stammform spaltet im Burdigal die *M. homoeochione* und im Helvet die *M. miochione* ab.

GLYCIMERIS

Als drittes Beispiel einer Artzerspaltung kann man zwei heute im Mittelmeer zusammenlebende *Glycimeris* Arten (dem Kreis der *Arcaceae* zugehörig, oft als *Pectunculus* bezeichnet) die *G. pilosa* L und *G. bimaculata* Poli anführen. Die Unterscheidung dieser zwei Arten ist äusserst schwierig. Unter einer grösseren Menge von Individuen trifft man leicht Formen, die sich so stark an die andere Art annähern, dass man zweifeln kann, welcher der beiden Arten sie zugehören. Im Miocaen des südlichen Europa lebte die *G. deshayesi* May, die die Unterschiede, mit Hilfe derer man die beiden rezenten Arten von einander trennt, in sich vereinigt. Die zwei rezenten sich aus der *G. deshayesi* aufspaltenden Arten sind heute noch nicht ganz fertig stabilisierte Arten.

Bei dieser Artzerspaltung entsteht sozusagen nichts Neues. Bei dem einen Nachkommen treten gewisse Eigenschaften der Grundart *(Glycimeris deshayesi)* stärker hervor und andere werden unterdrückt, während bei der anderen Art die unterdrückten Eigenschaften der erstgenannten Form hervortreten und andere Eigenschaften unterdrückt werden. Während ich die früher

genannten Fälle *(Macrocallista erycinoides, Barbatia barbata)* zur Typogenese rechne, betrachte ich dieses Beispiel als typisch für die Speciation. Es zeigt sich, dass auch für diese häufige Artzerspaltung es absolut nicht notwendig ist, geographische oder fazielle Isolierung der Art anzunehmen, obwohl eine solche Isolierung natürlich die Bildung neuer Arten unterstützt, wie dies die auf pag. 44 angeführten *Arcidae* zeigen.

So interessant solche sich aufspaltende Formengruppen vom evolutionistischen Gesichtspunkt sind, so unbequem sind sie dem palaeontologischen Systematiker. Solche Formen sind nomenklatorisch nicht erfassbar. Im allgemeinen werden die Haupttypen als verschiedene Arten beschrieben und die Zwischenformen als Varietäten dieser „Arten" bezeichnet, oder wohl oft überhaupt nicht beschrieben.

VENUS VINDOBONENSIS

Den Beweis dafür, dass sich in einer labilen Art eine ganze Reihe von verschiedene Typen bildenden Genanlagen finden können, bietet meines Erachtens die *Venus vindobonensis* May (Kautsky 1936) (Taf. 20 Fig. 1, 2,3) aus dem Helvet und Torton Österreichs. Diese Form ist in Bezug auf die Oberflächenskulptur ziemlich variabel, was schon von Hörnes (1870) angedeutet wurde. Neben Formen mit dicht stehenden, einfachen Längsrippen finden sich auch solche mit stark dichotom gegabelten Längsrippen. Diese Eigentümlichkeit kann sich bei ausgewachsenen Individuen manchmal über die ganze Schale erstrecken. Es gibt aber viele Individuen, die sowohl einfache als auch gegabelte Rippen führen. Noch grösser werden aber die Skulpturunterschiede, wenn man Jugendexemplare, oder, was auf dasselbe herauskommt, bei ausgewachsenen Formen den oberen wirbelnäheren Teil der Schale betrachtet. Im Helvet ist auf dem Wirbelabschnitt der Schalen die für die Art charakteristische feine Längsskulptur nur sehr selten vorhanden. Es treten da bei dem grössten Teil der Individuen einige wulstartige, entfernt stehende Reifen in der Wirbelregion hervor (Taf. 20 Fig. 2, 3). Bei anderen Individuen ist dieser Teil der Schale mit breiten, flachen, nur durch Furchen geschiedenen Wülsten bedeckt. Bei noch anderen Individuen gabeln sich diese Wülste gegen den Hinterrand in schmale Rippen. Schliesslich kann bei allen oben aufgezählten Variationen noch vorkommen, dass einzelne, entfernt stehende Rippen, am Kamme des Hinterrandes sich über die anderen Rippen hoch lamellenartig erheben (Taf. 20 Fig. 1). Die verschiedenen Individuen der *V. vindobonensis* haben diese Jugendskulpturen verschieden lange beibehalten. Manchmal nehmen sie die halbe Schalenhöhe ein.

Diese Jugendexemplare, oder der mit den Jugendskulpturen bedeckte obere Schalenteil der Erwachsenen, ähneln anderen mit der *V. vindobonensis* verwandten Arten, wie der *V. basteroti* (Kautsky 1936), der *V. cincta* var. *fasciculata* (Kautsky 1936) und der *V. plicata* (Kautsky 1936). Dass aber alle diese so verschiedenen Skulpturen doch zur selben Art gehören, beweist ausser der gleichen Form und dem gleichen Schloss das unvermittelte Auftreten der typischen *V. vindobonensis* Skulptur gegen den Schalenrand zu. Die Grenze

zwischen der Jugendskulptur und der *vindobonensis* Skulptur auf der Schale ist immer scharf und eindeutig. Dies zeigt, dass die Individuen dieser Art in der Jugend eine sehr verschiedene Ausbildung haben können, dass aber von einem gewissen Zeitpunkte an, der allerdings bei verschiedenen Individuen früher oder später eintritt, das Tier seine Schale im *vindobonensis* Muster aufbaut. Dass diese verschiedene Ausbildung der jugendlichen Schalen nicht durch wechselnde Umweltsbedingungen hervorgerufen wurde, geht daraus hervor, dass diese verschieden skulpturierten Schalen in der gleichen Fazies am gleichen Orte gefunden werden.

Im Torton wird diese Form viel seltener und merkwürdigerweise haben sowohl die jugendlichen als auch die erwachsenen Schalen von der Wirbelspitze bis zu den Schalenrändern ausschliesslich die *vindobonensis* Skulptur. Die im Helvet labile *V. vindobonensis* ist im Torton zu einer stabilen Form geworden, ohne sich zu verändern. Nachdem allerdings sehr selten auch im Helvet Individuen der *V. vindobonensis* vorkommen, die stabil sind, das heisst, die von der frühesten Jugend an schon die *V. vindobonensis* Skulptur haben, kann man auch sagen, dass die im Helvet dominierenden labilen Individuen im Torton ausgestorben sind, während die stabile Form fortlebt. Wir kennen keine Nachkommen dieser Art.

Man kann eine Parallele mit dem Verhalten des Trilobitengenus *Strenuella* ziehen. Von den verschiedenen *Strenuella* Arten geht, wie Abb. 1 zeigt, ein Zweig als *Strenuella* (*Str. depressa* Grönw) ins Mittelkambrium, während andere Arten sich in neue Genera umformen oder aussterben. Noch besser aber kann man die *V. vindobonensis* mit der Artenaufspaltung der *Macrocallista erycinoides* vergleichen. Auch hier setzt der konservative Typ *M. erycinoides* — *erycina* weiter fort, während zwei Arten *M. chione* und die *M. italica* sich von der gemeinsamen Wurzel ablösen. Bei der *V. vindobonensis* setzten die konservativen Individuen ins Torton fort. Die Artenumbildung der labilen Formen gibt sich nur im Jugendzustand zu erkennen. Die *V. vindobonensis* stirbt aus, ohne neue Arten zu bilden. Die *V. vindobonensis* hat sowohl im Helvet als auch im Torton eine geringe horizontale Ausbreitung. Sie ist auf die weitere Umgebung Wiens beschränkt. Im Torton verschwand die Meeresverbindung zum westlichen Mittelmeer nördlich der Alpen. Dann begann auch die Meeresverbindung gegen Osten zum östlichen Mittelmeer zu verschwinden. Das Meer wurde brakisch (sarmatische Stufe) und im Zusammenhang damit verschwand eine Unzahl mariner Mollusken. Zu diesen gehörte auch die *Venus vindobonensis*. Sie war infolge ihrer lokalen Verbreitung zum Aussterben verurteilt.

Es ist erstaunlich, wie viele Genanlagen in der labilen *V. vindobonensis* liegen. Die verschiedenen Skulpturen der Jugendzustände enthüllen uns nur die Zustände der Genoidomorphose. Das heisst alle diese Skulpturen sind ausserordentlich ähnlich nahe stehenden *Venus* Arten, die alle wie die *V. vindobonensis* in das Subgenus *Clausinella* sectio *Mioclausinella* oder ins Subgenus *Circomphalus* gehören. Ein Anzeichen, dass *V. vindobonensis* in sich auch Anlagen zu aberranten Arten mitführt, die sich aus dem engeren Verwandt-

schaftskreise herausbrechen, haben wir nicht. Das Verhalten dieser Art gibt den Beweis, dass bei einer sich umbildenden Art der Grossteil der Individuen in sich die Artenumbildung trägt, dass aber mit ihnen zusammen Individuen leben können, die vom Artbildungsprocess vollkommen unberührt bleiben.

Man muss aber auch hier beachten, dass die verschiedenen Individuen der Art zu ganz verschiedenen Zeiten von der Jugendskulptur zur *vindobonensis* Skulptur übergehen. Die jugendlichen Tiere haben die Möglichkeit in verschiedenen Entwicklungsstadien die Skulptur zu wechseln. Ähnliche Verhältnisse wie bei der *V. vindobonensis* hat Spath (1925—26) bei Ammoniten beschrieben. So treten bei den Jugendexemplaren oder auf den ersten Windungen des Ammonitengenus *Gagaticeras* ganz verschiedene Schalenskulpturen auf, während die erwachsenen Formen konstant nur eine Skulptur haben. Man kann auch die Genoidomorphosen der *V. vindobonensis* mit dem Zerfall der *Macrocallista erycinoides* im Helvet vergleichen. Die die *vindobonensis* Skulptur in der Jugend führenden Individuen sind ebenso unberührt von der Typogenese geblieben, wie die *Macrocallista erycinoides — erycina* Individuen im Helvet.

Die Neotenie bei Bivalven

Als Neotenie bezeichnet man den Eintritt der Geschlechtsreife einer Art im Jugendzustand. Diese Eigenschaft kann bei einzelnen Individuen gewisser Arten vorkommen und ist dann nicht erblich. Hier wird im Folgenden als Neotenie nur die erbliche Neotenie behandelt. Es kommt oft vor, dass nur gewisse Organe oder ein gewisses Organ im jugendlichen Zustand verharrt, während alle anderen Merkmale der betreffenden erwachsenen Art anderen erwachsenen Individuen von näher verwandten Arten ähnlich sind. Diese nur auf gewisse Körperteile beschränkte Neotenie wird in der Literatur als Merostase beschrieben.

Unter den Bivalven finden sich zahlreiche Arten und Gattungen aus den verschiedensten Bivalvenkreisen, die als neoten bezeichnet werden müssen. Aber es gibt hier auch ganze Familien und sogar einen ganzen Bivalvenkreis (stirps) der neoten geworden ist — die *Erycinaceae* (Kautsky 1939). Im folgenden wird hauptsächlich dieser Bivalvenkreis behandelt.

Die *Erycina* Arten sind meist kleine 3—6 mm lange Muscheln. Die Grössten werden 17 mm, die Kleinsten 1 mm lang. In ihrer Lebensweise unterscheiden sie sich im allgemeinen grundlegend von den übrigen Muscheln, die meist im Schlamm und Sand eingegraben sind, auf dem härteren Boden liegen, oder an Steine, Felsen etc. mit dem Byssus angeheftet leben. Ein grosser Teil der *Erycinaceae* lebt in Höhlungen und in leeren Muschelschalen. Oft trifft man sie in Löchern kommensal mit Krebsen. Von mehreren lebenden Arten ist bekannt, dass sie an ein Abdominalsegment eines Krebses angeheftet leben. Der untere Schalenrand solcher Arten ist oft konkav eingebuchtet, angepasst an die Rundung des Krebsabdominalsegmentes (vergl. Taf. 20 Fig. 4, 5, 6, 7). Andere Arten sind an die Analstachel von Seeigeln, wieder andere an

Sipunculiden (Röhrenwürmer), Korallen, Kalkalgen und Holothurien angeheftet. Man kennt Arten, die im Ösophagus von Holothurien leben. Eine Art, *Kellya rubra,* ist die terrestrischste Bivalve. Sie lebt an der Hochflutgrenze und ist mit einem kräftigen Schloss ausgestattet. Bei einem grossen Teil der Arten ist die dünne Schale äusserst reduziert und die Tiere kriechen mit ausgebreiteten Schalen auf Tangen. Am extremsten ist da *Ephippodonta* (Thiele 1935), bei der die zwei Schalen in einer Ebene liegen und vom Mantelrand fast ganz umschlossen sind. Der Fuss der bekannten rezenten Formen ist oft als Kriechfuss (wie bei den Gastropoden) ausgebildet. Wenn sie von ihrem Wirte losgelöst sind, bewegen sich die lebhaften Tiere mit grosser Schnelligkeit. Sie können an glatten Gegenständen, z.B. Glas, hinaufkriechen. *Lepton* kriecht wie eine *Limnaea* mit den Schalen nach unten gerichtet auf der Wasseroberfläche. Infolge ihrer Kleinheit und den oft äusserst reduzierten Schalen gehören sowohl die rezenten als auch die fossilen *Erycinaceae* zu den am wenigsten bekannten Muschelkreisen.

Die geologische Geschichte dieses Stirps ist in kurzen Zügen folgende: Die älteste bekannte *Erycina* tritt in der oberen Kreide auf (*Erycina cretacea* Conr). Im Eocaen erscheinen die *Erycinaceae* (Cossman u. Pissaro 1904—1906) in grosser Formenfülle und alle rezenten Familien und Unterfamilien haben schon Vertreter im ältesten Tertiär. Auch ein grosser Teil der rezenten Gattungen tritt schon im Eocaen auf. Im Laufe des Tertiärs erlosch eine Reihe von eocaenen Gattungen und neue Gattungen tauchten auf. Der Anteil der *Erycinaceae* an der eocaenen Bivalvenfauna war ungefähr so gross, wie der Anteil der *Erycinaceae* an der heutigen Bivalvenfauna.

Der Stirps *Erycinaceae* muss ohne Zweifel in die Nähe der *Lucinaceae* gestellt werden. Die *Erycinaceae* werden in zwei Familien gegliedert: die *Erycinidae,* deren Arten jederseits zwei Kiemenblätter besitzen, und die *Montacutidae* mit jederseits nur einem Kiemenblatt. Nach Pelseneer (1911) sind auf Grund dieser anatomischen Befunde die *Erycinidae* mit den *Ungulinidae* (erstes Auftreten in der Kreide), die *Montacutidae* mit den *Lucinidae* (erstes Auftreten im Devon) näher verwandt.

Das Verwandtschaftsverhältnis zwischen den *Lucinaceae* und den *Erycinaceae* drückt sich u.a. in gemeinsamen Eigentümlichkeiten der Schalenskulptur aus. Die Arten beider Kreise sind im allgemeinen nur schwach skulpturiert, meist mehr oder weniger glatt. Aber in beiden Kreisen finden sich Arten, die neben den für Bivalven gewöhnlichen Längs- und Radialrippen auch fiederförmige Radialrippchen besitzen, die auf der Vorder- und Hinterseite der Schale stärker ausgebildet sind als in der Schalenmitte. Manchmal tritt eine sich schief kreuzende Radialgitterskulptur auf. Schliesslich kommt auch eine feine Grübchenskulptur vor, die die ganze Schale, oder oft auch nur ihren Vorder- und Hinterabschnitt bedecken kann.

Die Grübchen und die schief gekreuzte Radialgitterskulptur findet sich unter den *Lucinaceae* nur bei den *Ungulinidae* und ist da ganz auf die sectio (Unterabteilung der Gattung) *Phlyctiderma* der Gattung *Diplodonta* beschränkt. Die fiederförmigen Radialrippen sind unter den *Lucinaceae* nur bei

den *Lucinidae* und da auch nur bei der Gattung *Divaricella* und bei einigen Arten der Gattung *Phacoides* vorhanden (Kautsky 1939). Nach Dall (1903) sind die Skulpturtypen bei den *Lucinaceae* sehr persistent und treten vom Alttertiär bis in die Jetztzeit fast unveränderlich in grossen Entwicklungslinien auf.

Bei den *Erycinaceae* scheinen aber diese Verhältnisse anders zu liegen. Gewiss tritt die Grübchen- und schief gekreuzte Radialgitterskulptur nur bei den *Erycinidae* auf, während sie den *Montacutidae* fehlt, was der Behauptung Pelseneers (1911) von der Abstammung der *Erycinidae* von den *Ungulinidae* als Stütze dienen kann. Aber schon die fiederförmige Skulptur von *Divaricella* können nicht nur die von den *Lucinidae* abstammenden *Montacutidae,* sondern auch die *Erycinidae* haben, die von den *Ungulinidae* abstammen.

Wie oben erwähnt ist die Grübchen- und schief gekreuzte Radialgitterskulptur bei den *Ungulinidae* nur auf die Sectio *Phlyctiderma,* die Fiederskulptur bei den *Lucinidae* nur auf das Genus *Divaricella* und *Phacoides* beschränkt. Bei den *Erycinaceae* ist die erstere Skulptur innerhalb aller drei Unterfamilien der *Erycinidae* bei einzelnen Arten vertreten, während die Fiederskulptur verschiedenen Gattungen sowohl innerhalb der Familien der *Erycinidae* als auch der *Montacutidae* zukommt. Da *Phlyctiderma* erst im Oligocaen erscheint, kann man nicht von einer Abstammung der mit dieser Skulptur versehenen *Erycinaceae,* die ja schon im Eocaen erscheinen, von *Phlyctiderma* sprechen. Diese Skulptur ist eine Eigentümlichkeit, die bei den *Erycinidae* mehr diffus auftritt, aber fast alle Genera erfassen kann. Unter den *Erycinaceae* treten bei *Pseudolepton insigne* Hörn (Kautsky 1939), *Solecardia meieri* Kauts (1939) und *Montacuta caeciliae* Kauts (1939) neben Individuen mit deutlicher fiederförmiger Radialberippung auch ganz glatte Exemplare auf. Hier ist diese Skulptur kein Artmerkmal.

Obwohl die *Ungulinidae* aus der Kreide und die *Lucinidae* schon seit dem Devon bekannt sind, treten diese neuen Skulpturen bei diesen Familien erst im Alttertiär auf — bei den *Ungulinidae* im Oligocaen, bei den *Lucinidae* im Eocaen. Man kann unmöglich das oben geschilderte diffuse Auftreten dieser eigentümlichen Skulpturen bei den *Erycinaceae* durch Vererbung von ihren Vorfahren her erklären. Die Fiederskulptur tritt bei den *Lucinidae* (nur bei *Divaricella* und einigen *Phacoides* Arten) und den *Erycinaceae* (hier diffus bei einzelnen Arten der verschiedensten Unterfamilien und Gattungen) auf. Die bei den *Luciniden* fehlende Gitter- und Grübchenskulptur fehlt auch den von den *Lucinidae* abstammenden *Montacutidae*. Sie tritt aber schon im Eocaen bei vielen Arten verschiedener den *Erycinidae* zugehörigen Unterfamilien und Gattungen auf. Bei der Ahnenfamilie der *Erycinidae,* den *Ungulinidae,* erscheinen aber diese neuen Skulpturen erst im Oligocaen (also ca. 20 Millionen Jahre später als bei den *Erycinidae*) und da nur bei der Sectio *Phlyctiderma* der Gattung *Diplodonta.* Diese neuen Skulpturen setzen bei den *Lucinaceae* auf den Gattungen und Untergattungen, bei denen sie im Alttertiär erschienen, in phyletischen Evolutionsreihen bis in die Jetztzeit fort. Bei den *Erycinaceae* tauchen sie bei Arten der verschiedensten Gattungen auf und

können sogar bei vielen Individuen von mit solchen Skulpturen versehenen Arten fehlen. Diese diffus erscheinenden Skulpturen können nur als Neubildungen betrachtet werden. Die Skulpturen sind identisch mit den Skulpturneubildungen bei den *Lucinidae* und *Ungulinidae*. Nachdem die *Erycinaceae* aus den *Lucinaceae* entstanden sind, handelt es sich hier nicht nur um homologe Neuerscheinungen. Sie haben einen genetischen ursächlichen Zusammenhang; aber dieser ist nicht phylogenetisch bedingt.

In den *Lucinaceae* und *Erycinaceae* liegt die gemeinsame Möglichkeit gleiche Skulpturen zu bilden. Das heisst sie bilden vollkommen gleichartige neue Mutationen. Diese eigentümlichen, phyletisch von einander unabhängigen Erwerbungen gleicher ungewöhnlicher Skulpturen sind ein Gegenstück zu den Genoidomorphosen und den damit zusammenhängenden Homoeomorphien.

Wie konnten sich aus den zwei „normalen" heterodonten Bivalvenfamilien *Lucinidae* und *Ungulinidae* die so aberranten *Montacutidae* und *Erycinidae* bilden? Das Schloss der *Erycinaceae* ist im allgemeinen stark reduziert. Wenn es deutlicher vorhanden ist, so ist es bei den einzelnen Gattungen und Untergattungen oft recht verschieden gebaut (vergl. Taf. 20 Fig. 5, 7, 15, 17, 19, 21). Diese Eigenschaft haben aber auch die *Lucinaceae,* die in Bezug auf Verschiedenartigkeit des Schlossbaues und der Ligamentbildung von keiner Muschelgruppe ausser den *Erycinaceae* auch nur annähernd erreicht werden. Ein auffälliger Zug im Bau der *Erycinaceae* ist der ungewöhnlich grosse, der Schale kappenartig aufgesetzte Prodissoconch, der oft den halben Abstand zwischen Wirbelspitze und Schalenrändern einnimmt. Es ist dies die erste Schalenanlage, die nach Abschluss des planktonischen Larvenstadiums (Trochosphäre) die junge Muschel bildet. Dieser immer glatte Prodissoconch ist bei erwachsenen normalen Muscheln im allgemeinen sehr klein und bildet die Wirbelspitze. Weiters ist bei den *Erycinaceae* immer ein ungewöhnlich starkes inneres Ligament (Resilium) ausgebildet, das hinter den Hauptzähnen in einem tiefen Ausschnitt der Schlossplatte inseriert. Ein Pallealrand fehlt und die Schliessmuskeleindrücke sind äusserst schwach — meist nicht sichtbar. Die meisten Arten sind vollkommen glatt. Ist eine Schalenskulptur vorhanden, so ist sie äusserst schwach und selten für das blosse Auge sichtbar.

Alle diese oben angeführten Merkmale sind für die Jugendformen anderer Bivalven und besonders die der *Lucinaceae* charakteristisch. Der gastropodenartige Kriechfuss, der vielen *Erycinaceae* zukommt, tritt ebenfalls in der Jugend bei Bivalven auf, die im erwachsenen Zustand einen beilartigen oder wurmförmigen Fuss besitzen.

Im Kreis der *Cyamiaceae* finden sich zwei Familien, die neoten sind. Hier kann man besonders bei der Familie *Neoleptonidae* sehen, dass die hier besser als bei den *Erycinaceae* entwickelten Schlosszähne die Seiten- und Hauptzähne noch in Form einer liegenden 7 miteinander verbunden haben. Dieses Merkmal ist sehr altertümlich und man hat allgemein die Vorstellung, dass das Schloss der heterodonten Bivalven aus solchen wie eine liegende 7 geformten Zähnen entstanden ist. Gerade diese Eigenschaft brachte Dall (1900

—1903) auf den Gedanken, dass bei den *Erycinaceae, Neoleptonidae* etc. infolge ihrer eigentümlichen Lebensweise (Commensalismus, Parasitismus) ein Wiederaufleben primitiver Charaktere atavistisch hervorgerufen wurde. Aber gerade solche Eigenschaften, wie der grosse Prodissoconch, das grosse innere Ligament, die schwachen Muskeleindrücke etc. sind nicht altertümlich, sondern für Jugendformen von Bivalven charakteristisch. Der Kriechfuss und die Vereinigung der Hauptzähne mit den Seitenzähnen in Form einer liegenden 7 ist ein altertümlicher Charakter, der aber bei Jugendformen anderer heterodonter Bivalven palaeomorph auftreten kann.

Bemerkenswert ist, dass ich unter hunderten von Schalen des erwachsenen *Loripes dentatus,* einer *Lucina* Art aus dem Torton Österreichs, die sich durch ihre geringe Grösse und das kräftige innere Ligament auszeichnet, zwei Schalen fand, denen, wie dies bei den *Erycinaceae* die Regel ist, die Schlossplatte hinter den Hauptzähnen vollkommen fehlte. Diese Abnormität weist darauf hin, dass auch bei erwachsenen Lucinen *Erycina* Merkmale mitgeführt werden, aber da nur selten als Abnormität auftreten.

Es kann nach dem oben gesagten wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die *Erycinaceae* einen ganzen neotenen Muschelkreis darstellen, der von dem heterodonten Muschelkreis der *Lucinaceae* abstammt.

Wie schon oben erwähnt, gibt es im Bivalvenkreis der *Cyamiaceae* zwei neotene Familien, die *Cyamiidae* und die *Neoleptonidae* (Taf. 20 Fig. 8, 9, 10, 11). Die *Isocardiaceae* haben eine neotene Familie, die *Kellyellidae* (Taf. 20 Fig. 12, 13). In der Familie der *Limopsidae (Arcaceae)* sind die Genera *Cratis, Limopsilla, Lissarcula, Hochstetterina, Adacnarca* und *Philobrya* neoten. Hier hat *Adacnarca* (Thiele 1935) keine Schlosszähne, sondern nur einen quergerieften oberen Schlossrand. Wir kennen keine fossilen *Taxodonta* mit einem quergerieften Schlossrand; die Prodissoconche der *Taxodonta* im jugendlichen Prodissoconchstadium sind jedoch quergerieft. *Adacnarca* hat also die Prodissoconchbezahnung auch nach dem Prodissoconchstadium weiter behalten und das ursprüngliche taxodonte Schloss des unbekannten nicht neotenen Vorfahren vollkommen unterdrückt. Aus der Familie der *Crassatellidae* ist *Bernardina* und aus der Familie der *Carditidae* ist *Benthocardiella* neoten. Die mit einem Mantelsinus versehene *Pauliella* scheint mir eine neotene *Pitaria (Veneridae)* zu sein, also ein Nachkomme einer sehr hochstehenden Bivalvengattung. Man könnte noch viele Genera und Arten anführen, die mehr oder weniger sicher neotenen Ursprungs sind.

Neotene Formen spielen bei den Bivalven eine sehr grosse Rolle und es muss hier die Neotenie als Ursache der Kreis-, Familien-, Gattung- und Artbildung viel mehr beachtet werden, als dies heute geschieht. Das Beispiel der oben erwähnten taxodonten Bivalve *Adacnarca* (Thiele 1935) mit den bewahrten Prodissoconchzähnen gibt einen Hinweis, dass nicht alle neotenen Formen vom selben Jugendstadium ausgehend geschlechtsreif und dadurch erwachsen werden. Die anderen taxodonten neotenen Arten, die man kennt, führen neben dieser Prodissoconchbezahnung auch taxodonte Zähne von jugendlichem Charakter, also sehr schief liegende, dem oberen Schalenrande

mehr parallele Zähne. Andere haben nur solche jugendliche taxodonte Zähne. Die neotenen Bivalven gehen von Jugendstadien verschiedenen Alters aus.

Wenn nach dem Zusammenhang zwischen Lebensweise und Neotenie einer Art gefragt wird, muss zugegeben werden, dass die Lebenweise der meisten Muscheln, besonders aber der immer kleinen neotenen Formen selten bekannt ist. Was man über die *Erycinaceae* weiss, wurde oben erwähnt. Von der Familie der *Kellyellidae* weiss man, dass sie ausschliesslich grössere Meerestiefen bewohnt. Diese Arten sind wohl als Hungerformen aufzufassen.

Die Jugendformen einer im Miocaen der Mittelmeergegend auftretenden taxodonten Art, *Bathyarca polyfaciata* Sism (Kautsky 1939) sind recht verschieden von der erwachsenen Art, aber durch alle Altersübergänge mit einander verbunden. Die Schale ist flacher und dünner, die Schalenskulptur ist viel schwächer, die Schlosszähne liegen horizontal und ihre Anzahl ist geringer, der Schalenunterrand trägt einen Byssusausschnitt. Diese Form lebte in küstennahem sandigen Milieu. Die *Bathyarca polyfasciata* ist ausgestorben. Aber es lebte im Miocaen Norddeutschlands (Kautsky 1925 a), im Pliocaen Englands und Italiens und heute in den grösseren Tiefen des Mittelmeeres die viel kleinere *Bathyarca pectunculoides* Scacchi, die im erwachsenen Zustand den Jugendexemplaren der miocaenen *Bathyarca polyfasciata* so gut wie vollkommen gleicht. Die rezenten Individuen haben nur eine etwas längere Schale. Die *Bathyarca pectunculoides* entstand schon im Miocaen des Nordseebeckens aus der *B. polyfasciata.* Während diese Stammform ausstarb, lebt der neotene Nachkomme noch heute weiter.

Die Neotenie ermöglichte es für die *Erycinaceae* und andere neotene Bivalven eine für Bivalven sonst unmögliche Lebensweise zu führen. In Zusammenhang mit dem oft auftretenden Kommensalismus und Parasitismus sind viele Arten Zwitter geworden und haben die Brutpflege innerhalb der Schalen. Sie sind sozusagen vivipar. Die jungen Muscheln befinden sich daher schon, wenn sie die Mutterschale verlassen, in der Nähe des Wirtes.

Das Wachstumstempo von Tieren im Jugendzustand und der Eintritt der Geschlechtsreife sind in der Tierwelt erheblichen Schwankungen unterworfen, die sowohl individuell als auch artlich sind. Durch die direkte Einwirkung von Wachstumsgenen bei den Invertebraten und von Genen auf die Hormonproduktion bei Vertebraten kann die ontogenetische Entwicklung eines Tieres oder gewisser Teile desselben beschleunigt oder verlangsamt werden, was für die Entwicklung der Organe von ausserordentlicher Bedeutung ist. De Beer (1951, Kap. 3) hat dies Heterochronie genannt. Teilweise wird die Heterochronie durch den Einfluss der Umwelt, wie die Temperatur, den Mangel oder Überfluss an Nahrung und zahlreiche andere Faktoren ausgelöst.

Die neotenen *Erycinaceae* müssen von *Lucinaceae* abstammen, die im Jugendzustand geschlechtsreif geworden sind. Als Ausgangspunkt für die Entstehung vieler *Erycina* Arten kann man eine Lebensweise betrachten, wie sie die Gattung *Ungulina (Lucinaceae)* führt. Diese recht kleinen Muscheln leben in Hohlräumen von Korallenriffen und in Felsenlöchern. So katastrophal es für eine solche Art wäre zu wachsen und grösser zu werden, wenn sie nicht

im Stande ist sich an eine andere Lebenweise anzupassen, so vorteilhaft ist es für sie, klein zu bleiben. Die natürliche Auslese bevorzugt in einem solchen Fall Kümmerformen, die vorzeitig geschlechtsreif werden.

Die zahlreichen neotenen Bivalven (Genera und Arten), die nicht in die Kreise der *Erycinaceae* und *Cyamiaceae* gehören und die sich aus den verschiedensten Bivalvenkreisen rekrutieren, leben zum grossen Teil in grösseren Meerestiefen oder auf nahrungsarmen Schlammböden. Für diese gilt, dass in diesem nahrungsarmen Milieu nur Hungerformen Existenzberechtigung haben und in diesen Fällen ist eine neotene Erbanlage von grossem Vorteil. Die vorzeitige Geschlechtsreife ist wohl das einzige Mittel ein fortpflanzungsfähiges Tier nicht nur zu verhindern grösser zu werden, sondern es sogar kleiner werden zu lassen.

Bei den *Erycinaceae* sieht man ganz deutlich, dass mit dem neotenen Zustand nicht nur eine Grössenabnahme erreicht wird; es treten bei den neotenen Arten eine ganze Anzahl von Eigenheiten auf, die nur für den Jugendzustand der nicht neotenen Vorfahren charakteristisch sind. Diese können caenogenetischen oder palaeomorphen Ursprungs sein. Es ist typisch, dass die neotenen Formen gleichzeitig jugendlich unfertig und altertümlich atavistisch aussehen. Die Chansen, die eine solche Neotenie bietet, haben die *Erycinaceae* und *Cyamiaceae* reichlich ausgenützt und sie haben, wie eingangs erwähnt, Lebensgebiete erobert, die für eine „normale" Muschel vollkommen fremd sind.

Das Wort Anpassung wird oft in stark übertriebenen Sinne gebraucht. Es gibt viele mehr oder weniger ideale zweckmässige Anpassungen in der Tierwelt und solche werden meist zitiert, wenn man von Anpassung spricht. Aber es gibt Anpassungsverhältnisse, die alles andere als ideal sind. Es seien hier bei den *Erycinidae* zwei solche nicht ideale Anpassungen erwähnt.

Eine rezente Art *Pythina rugifera* Cpr aus Alaska (Familie *Erycinidae,* Subfamilie *Galeommatinae)* lebt auf dem Krebs *Gebia pugetensis.* Ich konnte einen solchen Krebs mit angehefteter Muschel im Naturhistorischen Museum in Wien betrachten. *Pythina rugifera* ist verhältnissmässig gross (ca. 17 mm lang) und hat einen dreieckigen Umriss. Die Unterseite der beiden Klappen ist schwach sinusartig eingebuchtet. Die Muschel ist an ein Abdominalsegment des Krebses hinter dem After mittelst des Byssus so angeheftet, dass sie mit dem eingebuchteten Unterrand gegen den Unterteil des Abdominalsegmentes liegt. Der Krebs hat ungefähr die Grösse eines Flusskrebses, ist aber bedeutend schmäler. Die Muschel ragt zu beiden Seiten des schmalen Krebsschwanzes hervor. Sie ist sozusagen viel zu gross für ihren Wirt und bei der Fortbewegung des Krebses bildet sie ein bedeutendes Hindernis. Die Grösse der Muschel ist hier sehr unangenehm sowohl für die Muschel als auch ihren Wirt.

Dass solche Missverhältnisse noch viel unangenehmere Folgen haben können, kann man an einem fossilen Beispiel ersehen. Im Helvet und Torton Österreichs findet sich die sehr extrem geformte, längliche 3 3/4 mm lange *Erycina letochai* Hörn (Kautsky 1939) (Taf. 20 Fig. 4, 5, 6, 7). Die flach gewölbte linke Klappe ist hier in die besonders am Hinterabschnitt stark gewölbte rechte Klappe deckelartig eingefügt. Der ganze untere Mittelteil mit dem Unterrand ist stark eingebuchtet. In der linken Klappe ist diese Einbuchtung viel geringer, oft überhaupt nicht sichtbar. Diese Form ist sehr ähnlich dem Genus *Hindsiella* aus dem Kreise der *Cyamiaceae.* An dem recht grossen Material, das zur Verfügung stand, konnte ich feststellen, dass beinahe alle rechten Klappen von erwachsenen Individuen eine Verletzung aufweisen, die vom Wirbel gegen den Hinterrand der Schale zieht (Taf. 20 Fig. 6). Dass diese Verletzung zu Lebzeiten

des Tieres erfolgte, kann man daraus ersehen, dass das Tier mit Kalkausscheidungen diese Verletzung notdürftig zu reparieren versuchte, im allgemeinen jedoch nur mit geringem Erfolg. In Analogie mit der *Pythina rugifera* müssen wir wohl annehmen, dass diese Art an einem Krebsschwanz angeheftet war und zwar mit der Einbuchtung der Schale am Körper des Wirtes. Der stärker hervortretende bauchigere Hinterabschnitt der rechten Muschelklappe war deutlich einer anhaltenden starken Abscheuerung bei der Fortbewegung des Wirtes ausgesetzt. Diese Abscheuerung war so allgemein, dass man sie fast als ein Artmerkmal bezeichnen kann. Trotz dieser schlechten Anpassung gehört *Erycina letochai* zu den häufigeren *Erycinidae* Österreichs und ist aus einem Zeitraum von ca. 6 Millionen Jahren bekannt.

Die Merostase

Die Neotenie ist ein wichtiger Faktor in der Evolution der Tiere. Das Zurückbleiben einzelner Organe bei sonst normal vorsichgehender Entwicklung der Individuen, die Merostase, spielt nach Störmer (1942) ebenfalls eine bedeutende Rolle in der Evolution der Tierwelt.

Als Beispiel einer Merostase kann hier der Brachiopode *Botsfordia thorslundi* Kauts (Kautsky 1945) aus dem obersten Unterkambrium vom Aistjakk angeführt werden. Alle bisher bekannten *Botsfordia* Arten haben Schalen, die von der Wirbelspitze zum Vorderrand flach liegen. Bei *Botsfordia thorslundi* ist aber die ganze Unterseite sowohl der Ventral- als auch der Dorsalklappe mit den Wirbeln stark abgebogen. Eine solche Abbiegung der ganzen Wirbelregion haben Jugendexemplare der *B. caelata* Hall (Walcott 1912), während die erwachsenen Individuen dieser Art flach sind. *B. caelata* ist mit *B. thorslundi* nahe verwandt und findet sich ausser im Unterkambrium Nord Amerikas auch in Norwegen in den Schichten mit *Strenuella linnarssoni* Kiaer (1917). Sie ist also gleichaltrig mit *B. thorslundi.* Diese stark abgebogene zapfenartige Hinterregion der sonst flachen Schale scheint mir in einem losen Medium (Kalkschlamm) bei starker Wasserbewegung als ausgezeichnete Verankerung des Tieres zu dienen. Bei *B. thorslundi* tritt also eine Eigenschaft, die bei einer verwandten, gleichzeitig lebenden Form nur im Jugendstadium vorkommt, in allen Stadien auf und ist zu einem Artmerkmal geworden.

Die Merostase ist darauf zurückzuführen, dass den Tieren im Jugendstadium eine ausserordentliche Plastizität innewohnt. Die Entwicklung der Organe und auch der Eigenschaften geht aber nicht gleichmässig vor sich. Oft kommt es in gewissen Perioden zu einem Stillestand für das Wachstum einzelner Organe, um dann wieder durch eine schnellere Entwicklung derselben abgelöst zu werden (Heterochronie).

Die früher besprochenen Larvenstadien der Trilobiten geben zahlreiche Beispiele für diese unstabilen Eigenschaften der in der Jugendentwicklung begriffenen Individuen. Ist eine Eigenschaft vorteilhaft, so sorgt die Selektion dafür, dass sie stabilisiert und zum erwachsenen Tier weitergeführt wird. Erst mit der Geschlechtreife tritt ein Tier in das Stadium einer mehr ruhigen gleichmässigen Entwicklung ein.

Aber es gibt auch Fälle der Merostase, die inadaptiv und daher der Selec-

tion nicht unterworfen sind. Unter „Die Umbildung der Gattung *Strenuella*" (pag. 28) wurde erwähnt, dass bei vielen Individuen der erwachsenen *Strenuella gripi* zwei schwache Einkerbungen an den Seiten des Frontallobus der Glabella auftreten (Taf. 5 Fig. 6). Diese Einkerbungen sind die letzten Reste des zweiblasigen larvalen Frontallobus. Sie treten auch auf vielen Individuen der *Str. linnarssoni* auf und finden sich auf vielen mittel- und oberkambrischen opisthoparen Trilobiten. Diese Einkerbungen erscheinen nie auf allen Individuen einer Art und sind deshalb kein Artmerkmal. Es ist eigentümlich, dass ein solcher unbedeutender Rest eines typisch larvalen Merkmales auf den Erwachsenen übergehen konnte und durch 40 Millionen Jahre immer wieder diffus auftritt.

Bei den mittel- und oberkambrischen Trilobiten ist der zweiblasige larvale Frontallobus verschwunden — mit Ausnahme von *Paradoxides* und *Olenopsis*. An seine Stelle ist die „tapering ridge" getreten. Die Einkerbungen, die ursprünglich der letzte Rest des zweiblasigen Frontallobus bei *Str. gripi* sind, erscheinen *vor* der Rekapitulation des Blasenstadiums (Heterochronie).

De Beer (1951 pag. 76) beschreibt im Kapitel: „Vestigal structures due to Retardation" die Fälle, wo durch Neotenie Charaktere beim Erwachsenen auftreten, die beim Vorfahren larval waren. De Beer meint, dass der ursprünglich erwachsene Charakter sich vom Ende der Ontogenese an nicht mehr weiterentwickelt. Als Beispiel führt De Beer an, dass der bei den meisten urodelen Amphibien gut entwickelte Maxillarknochen bei den neotenen Urodelen nicht ausgebildet ist. Hier handelt es sich meines Erachtens nach um Bauanlagen des Erwachsenen, die durch das Neotenwerden nicht fertig gebildet wurden.

Der Rest des larvalen Frontallobus auf der Glabella der oben erwähnten Trilobiten stammt von einem typisch larvalen Organ. Dieser Rest ging auf den Erwachsenen ohne Nutzen für das Tier über. Dies sieht man u.a. daraus, dass nur bei einer beschränkten Anzahl erwachsener Individuen der betreffenden Trilobitenarten diese Einkerbungen auftreten.

Neotenie und Merostase müssen nicht die gleiche Ursache haben. Weder *Strenuella* noch die anderen Trilobiten mit den rudimentären larvalen Einkerbungen sind neoten. Man kann also in diesem Fall keine Wachstumshemmung, aber auch nicht vorzeitige Geschlechtsreife für diese Eigentümlichkeit verantwortlich machen. Das Vorhandensein von larvalen Resten auf den erwachsenen Individuen kann offenbar auf sehr verschiedene Weise zustande kommen.

Für die Entstehung der Neotenie wurden oben heterochrone Veränderungen in Individuen einer Tierart verantwortlich gemacht, die infolge der günstigeren Lebensbedingungen für die wachstumsgenetisch abweichenden Individuen, durch Selektion zur Entstehung einer neotenen Art führen.

Die Grössenzunahme bei Bivalven

De Beer (1951) führt die allbekannte Grössenzunahme vieler Tierarten auf eine Heterochronie zurück, die er Hypermorphose nennt. Die Grössenzunahme entsteht nach De Beer durch eine Verlängerung des Erwachsen-werden über den erwachsenen Zustand des Vorfahrens hinaus.

Zahlreiche Bivalvenarten haben sich im Laufe der letzten 50 Millionen Jahre überhaupt nicht verändert. *Aequipecten opercularis* L. und *Aloidis gibba* Olivi (Kautsky 1925 a) (früher *Corbula* genannt) sind Beispiele für solche häufig vorkommende langlebige Arten, die ihre Grösse nicht verändert haben. Bei grösser werdenden Arten muss man zwei Ursachen unterscheiden, die dasselbe Phänomen erzeugen: 1) günstige Umweltsbedingungen und 2) die Hypermorphose.

Im Miocaen Österreichs, Italiens und Westfrankreichs lebten gleichzeitig eine Reihe von *Veneridae*. Sie sind in Österreich und Italien viel grösser als die sonst vollkommen gleichgebauten Individuen in der Aquitaine und noch stärker betont in der nördlich davon liegenden Touraine in Westfrankreich. Aus der Faunenvergesellschaftung ersieht man, dass im Miocaen das Mittelmeergebiet (Österreich, Italien) viel wärmer war als Westfrankreich. Solche wärmeliebende Arten sind der Formenkreis der *Macrocallista erycina* (pag. 44) und der *Barbatia barbata* (pag. 52), *Venus ambigua, V. clathrata, V. tauroverrucosa, V. haidingeri, V. burdigalensis, V. circularis, Gomphomarcia abeli* (Kautsky 1929 a) (Taf. 21 Fig. 9, 10, 11, 12), *Venerupis basteroti* (Kautsky 1936).

Eine andere solche Grössenzunahme, die aber nicht klimatisch bedingt ist, zeigt der *Irus gregarius* Partsch (Kautsky 1929 a) (früher *Tapes*) des Wiener Beckens. Im Helvet und Torton ist diese Form eine grosse Seltenheit und kommt nur in sehr kleinen Exemplaren vor. Es kam dann im Wiener Becken zu einer Abschliessung vom Weltmeere und ein riesiges brakisches Binnenmeer erstreckte sich vom Wiener Becken über die Gegend des Schwarzen Meeres gegen Osten. In diesen sarmatischen Ablagerungen ist der grösste Teil der rein marinen Faunen verschwunden und nur eine beschränkte Anzahl von Arten retteten sich ins Brackwasser hinüber. Einige im Torton häufige Mollusken führten zu dieser Zeit ein sehr bescheidenes Dasein, andere aber blühten auf und bildeten wie die Cardien, Cerithien, etc. neue Arten. *Irus gregarius* wurde im Sarmat sehr häufig und erreichte eine Grösse, die diejenige seiner Artgenossen im marinen Torton um mehr als das zehnfache übertrifft. *Irus gregarius* fing gleichzeitig an stark zu variieren, ohne jedoch Arten zu bilden. Das sarmatische Meer süsste durch die fortschreitende Abschliessung vom Weltmeere mehr und mehr aus. Durch diese fortschreitende Aussüssung wurden die Lebensbedingungen immer schlechter und die Art bildete im oberen Sarmat kleine Kümmerformen um dann schliesslich auszusterben. Das Brackwasser im Sarmat hat dieser Art optimale Lebensbedingungen geboten. An den Beispielen sieht man, dass diese Art von Grössenzunahme oder Grössenabnahme nicht erblich verankert ist.

Es gibt aber Arten, die, unabhängig von den Veränderungen in der Umwelt, im Laufe einer langen Entwicklung sich vollkommen gleich geblieben sind und nur an Grösse zugenommen haben. Bei diesen ist die Grössenzunahme erblich verankert. Zum Beispiel: *Venus plicata* (Burdigal — Rezent), *Venus multilamella* (Burdigal — Pliocaen), *Venus amidei* (Helvet — Pliocaen), *Venus ovata* (Helvet — Rezent), *Irus irus* (Aquitan — Rezent), *Nucula nucleus* (Aquitan — rezent), *Nucula sulcata* (Helvet-rezent), *Arca noae* (Aquitan — rezent), *Arca diluvii* (Helvet — rezent), *Barbatia barbata* (Aquitan — rezent) (Taf. 18 Fig. 3; Taf. 19 Fig. 2).

Gleichzeitig mit dem Grösserwerden können auch Form- und Skulpturveränderungen eintreten, die aber so bescheiden sind, dass man sofort erkennt, dass diese verschiedenen Arten von einander abstammen. Als Beispiel kann da angeführt werden: *Venus aglaurae* (Oligocaen) — *Venus haueri* (Burdigal) — *Venus miocaenica* (Helvet und Torton); *Venus tauroverrucosa* (Miocaen) — *Venus verrucosa* (Pliocaen, rezent); *Myrsopsis miogrundensis* (Helvet) — *Myrsopsis pernarum* (Pliocaen) (Kautsky 1936).

Sehr merkwürdig verhält sich in Bezug auf das Grosswerden eine zu den *Veneridae* gehörende Bivalve: *Dosinia exoleta* L (Kautsky 1936), (Taf. 22 Fig. 1). Diese Art ist seit dem Oberoligocaen (Westfrankreich) bekannt. Man trifft sie in allen Abteilungen des europäischen Jungtertiärs und sie lebt heute noch im Mittelmeer und dem Atlantischen Ozean — sie existiert also bisher ca. 40 Millionen Jahre. Während dieser ganzen Zeit hat sie weder ihre Gestalt noch ihre Grösse verändert. Im Burdigal und Helvet Österreichs und im Helvet der Touraine treten aber neben der normalen *D. exoleta* ohne Zwischenglieder Riesenformen auf. In den folgenden Zeiten sind diese Riesenformen verschwunden. Erst ca. 20 Millionen Jahre später finden sich im Ober Pliocaen (Astiano) Italiens neben der normalen *D. exoleta* wieder Riesenformen (Kautsky 1936), die noch viel grösser als die miocaenen Riesen werden. Heute fehlen diese grossen Muscheln wieder vollständig. Die Riesenformen aus dem Astiano Italiens wurden als eigene Art *Dosinia orbicularis* Ag (Kautsky 1936) (Taf. 22 Fig. 2), beschrieben. Aber sowohl Schaffer (1910) für die burdigalischen Individuen, als auch Sacco (1900) für die aus dem Pliocaen Italiens, halten *D. orbicularis* für Riesenexemplare der *D. exoleta.* Nachdem sowohl im Burdigal — Helvet als auch im Ober Pliocaen diese grossen Individuen im selben Lebensraum zusammen mit normalen *D. exoleta* Individuen vorkommen und durch keine Grössenübergänge miteinander verbunden sind, muss man annehmen, dass das Riesenwachstum bei diesen Individuen erblich verankert war und dass grosse und kleine Individuen zusammen keine Nachkommen erzeugen konnten.

Bei der Gruppe der Veneriden, die eine ganze Menge von sehr grossen Arten geliefert haben, sieht man ganz deutlich, dass hier die Grössenzunahme oft mit einer Veränderung der Lebensweise Hand in Hand geht. Es handelt sich hier um die Umbildung von länglichen, mehr schmalen, sich im Boden eingrabenden Muscheln zu solchen, die frei auf dem Boden liegen. Das Idealbild einer solchen Muschel ist eine mehr oder weniger symmetrisch runde, bauchige

Form mit kräftiger Schale und dicht schliessendem, kräftigen Schlossapparat. Die Art der Umbildung des Schlossapparates wird im nächsten Kapitel besprochen. Eine Vergrösserung der Schale ist natürlich für eine solche mehr exponierte Lebensweise ausserordentlich vorteilhaft. In diesem Fall sind es, gerade im Gegensatz zu den neoten werdenden Erycinen, die grosswüchsigen Formen, die bei der Selektion begünstigt werden.

Dieses Grösserwerden geht jedoch nur bis zu einem gewissen Optimum, das bei verschiedenen Arten sehr verschieden ist. Gerade bei den Schalen der Gastropoden und Bivalven kann man oft gut beobachten, welche Folgen ein Überschreiten des Optimum hat. Sowohl bei besonders grossen Individuen einer Art, als auch bei ausgewachsenen Individuen besonders grosswüchsiger Arten kann man beobachten, dass die Jugendexemplare, oder, was auf dasselbe herauskommt, bei den erwachsenen Bivalven die wirbelnahen Schalenteile und bei den Gastropoden die oberen Umgänge eine sehr regelmässige Form und Skulptur haben. Diese wird aber bei den grossen Individuen auf den dem Unterrand der Bivalven nahen Schalenteilen oder auf den letzten Umgängen und der Mundöffnung der Gastropoden schwach und unregelmässig. Es kommt oft zu artlich nicht bedingten unregelmässigen wulst- und balkenförmigen Kalkausscheidungen um die Festigkeit der Schale zu erhöhen. Wir haben hier das Bild einer beginnenden Unordnung und Degeneration vor uns. Es ist da nicht verwunderlich, dass solche Arten leicht aussterben, besonders wenn dieses Grössenwachstum mit einer verlangsamten Geschlechtsreife verbunden ist. Es scheint sich so zu verhalten, dass eine Art, wenn sie grösser wird ohne sich artlich zu verändern, von einem gewissen Optimum an zum Aussterben verurteilt ist. Bildet aber eine grössere Art sich zu einer neuen noch grösseren Art um, so geschieht diese Umbildung organisch auf eine Weise, dass die Art eine lebensfähige, neue organische Einheit ohne Degenerationsmerkmale werden kann. Ein solcher Fall kann bei der Speciation eintreten. Vergleiche die Ausführungen über die *Cordiopsis gigas* (pag. 133 ff).

Über geradlinige erbliche Veränderungen

Sowohl Simpson (1944) (phyletic evolution) als auch Schindewolf (1950) (Typostase) und De Beer (1951) (Deviation) messen einer geradlinigen Entwicklung von Arten und Gattungen in einer sozusagen mehr bestimmten Richtung bei der Frage nach der Evolution der Tierwelt eine grosse Bedeutung bei.

Bei der zuerst in der Kreide erscheinenden, wohl am meisten specialisierten Muschelfamilie den *Veneridae* beginnt im Miocaen sich bei zahlreichen Arten eine gewisse Tendenz bemerkbar zu machen das schützende Medium des Bodens zu verlassen, um schliesslich frei auf dem Boden liegen zu können. Für das sich im Boden mit dem Vorderende eingrabende Tier ist eine langgestreckte, keilförmige, also nicht zu bauchige Schale mit kürzerem Vorderrand und längerem Hinterrand am günstigsten. Für eine frei am Meeresboden lie-

gende Form ist eine mehr symmetrische, bauchigere, kreisrunde, dicke Schale mit kräftigem Scharnier vorteilhafter. Das technische Problem liegt also hier bei einem Übergang von der im Boden eingegrabenen zur auf dem Boden frei liegenden Form hauptsächlich darin, die Schale zu verkürzen. Aber der Schlossapparat darf dabei nicht nur nicht schwächer werden, sondern er muss verstärkt werden.

Durch die Verkürzung der Schalen wird das Schloss auf einen engeren Raum zusammengedrängt. Bei den *Meretricinae* (Subfamilie der *Veneridae*) wird die Schlossplatte dick und wölbt sich konvex gegen das Schaleninnere vor, so dass die Schlosszähne trotz des Raummangels in horizontaler Richtung sich gegen unten entwickeln können. Hier tritt neben den drei Kardinalzähnen in der linken Klappe noch ein Lunularzahn auf, dem eine von zwei schmalen Seitenzähnen begrenzte Grube in der rechten Klappe entspricht. Dieser Lunularzahn liegt vor dem linken vorderen Hauptzahn und die ihm entsprechende Grube liegt vor dem rechten, vorderen Hauptzahn. Der Lunularzahn liegt bei den länglichen *Pitaria*-Formen ungefähr parallel zum Lunularand und ist gut ausgebildet. Bei den *Pitaria (Macrocallista)* Arten, die wie die *Pitaria lamarcki* (Cossman u. Peyrot 1910) eine höhere und kürzere Schale haben, wird dieser Zahn rundlich und zapfenförmig. Er bleibt aber gross. Bei dem Subgenus *Cordiopsis,* welches durch seine kurze, hohe Form äusserlich sehr *Venus* ähnelt, ist der Lunularzahn schon funktionslos geworden. Bei mehreren Arten ist er als kleines Zäpfchen erhalten. Bei *Pitaria (Cordiopsis) gigas* (Taf. 24 Fig. 2) ist dieser Zahn ganz verschwunden.

Auch bei den *Venerinae* treten Formen auf, die in der linken Klappe einen kleinen Lunularzahn haben. Dieser hat aber eine ganz andere Lage als bei den *Meretricinae*. Er passt zusammen mit dem linken vorderen Hauptzahn in eine Grube der rechten Klappe, die zwischen dem rechten vorderen Hauptzahn und dem Mittelzahn liegt. Dieser Lunularzahn hat nie dieselbe Stärke wie bei den *Meretricinae*. Am kräftigsten ist er innerhalb der Gattung *Venus* bei *Ventricola* und *Antigona* ausgebildet. Bei *Venus* sens. strict., *Periglypta* und *Circomphalus* ist er sehr klein und warzenförmig. Bei *Mercenaria, Chione* und *Clausinella* fehlt er ganz. Aber bei den miocaenen Vorfahren (*Mioclausinella* (Kautsky 1936)) der heutigen Vertreter des Subgenus *Clausinella* ist ein solches vorderes Zähnchen in der linken Klappe, obwohl nur äusserst schwach, teilweise als Protuberanz am vorderen Ende des vorderen Hauptzahnes ausgebildet.

Es macht sich also bei vielen Formen sowohl der *Meretricinae,* als auch der *Venerinae* das Bestreben geltend, den bei beiden Gruppen ursprünglich vorhandenen vorderen Lunularzahn zu atrophieren. Das Verschwinden dieses Zähnchens wird aber bei den beiden Unterfamilien auf ganz verschiedene Weise bewerkstelligt. Während bei *Pitaria (Cordiopsis)* das Lunularzähnchen immer von dem hinter ihm liegenden vorderen Hauptzahn geschieden ist, tritt bei den Unterabteilungen von *Venus* das reduzierte Zähnchen an den Vorderzahn heran, der bei diesen Formen viel schiefer nach vorne gerichtet ist als bei *Pitaria,* so dass er oft wie ein Höckerchen am äussersten Rande des Vorder-

zahnes aussieht. Diese teilweise Verschmelzung wirkt da wie eine Verlängerung des linken Vorderzahnes, dem in der rechten Klappe eine Grube entspricht, in die der linke Vorderzahn zusammen mit dem Rest des Lunularzahns einpasst. Die Reduktion des Lunularzahns bei *Pitaria* und *Venus* geht also auf verschiedene Weise vor sich.

Nun können durch die Verkürzung der Schale bei verschiedenen Veneriden Reduktionen auch an den Kardinalzähnen auftreten. Es sind drei Kardinalzähne vorhanden. Entsprechend dem Ineinandergreifen der Zähne (vorderer Zahn der rechten Klappe greift in die Grube vor dem Vorderzahn der linken Klappe, Mittelzahn der rechten Klappe in die Grube zwischen vorderem und mittlerem Zahn der linken Klappe und Hinterzahn der rechten Klappe in die Grube zwischen mittlerem und hinterem Zahn der linken Klappe) wird der vordere Zahn der rechten und der hintere Zahn der linken Klappe am leichtesten von der Reduktion ergriffen. Die Reduktion des langen hinteren Zahnes der linken Klappe geschieht bei allen Formen regelmässig dadurch, dass er schmal wird und sich vollkommen an den unteren Teil der Bandnymphe anlegt. In der Art der Reduktion des vorderen rechten Zahnes besteht aber ein starker Unterschied zwischen den *Venerinae* und *Tapetinae* einerseits und den *Meretricinae* andererseits. Wie oben erwähnt, verschmilzt bei vielen *Venus* Arten das Lunularzähnchen mit dem Vorderzahn und bildet funktionell einen Zahn, dem die vordere Grube der rechten Klappe entspricht. Auch bei *Ventricola* mit ihrem kräftigen Lunularzähnchen passt sich der linke Vorderzahn zusammen mit dem Lunularzähnchen in die Grube der rechten Klappe ein. Kommt es nun zu einer Reduktion des rechten Vorderzahns, so legt er sich ganz an die Unterseite der Lunula an und wird mehr oder weniger stark atrophiert. Ein grosser Teil der tertiären *Venus* Arten besitzt einen solchen reduzierten rechten Vorderzahn. Auch bei *Tapes,* der nie einen Lunularzahn besitzt, verschmilzt der rechte Vorderzahn oft mit der Lunula, z.B. bei *Paphia sallomacensis* (Taf. 28 Fig. 1), *Gomphomarcia abeli* (Taf. 21 Fig. 9), *Irus (Paphirus) gregarius* (Kautsky 1929 a). Bei den *Meretricinae,* bei denen für den Lunularzahn immer eine eigene Grube in der rechten Klappe besteht, ist bei einer Reduktion des Lunularzahns oder einem Verschwinden desselben, wie bei *Cordiopsis,* der Vorderzahn der rechten Klappe nicht imstande sich an die Lunula zu legen; er lässt zwischen sich und der Lunula immer einen Platz für die Lunularzahngrube frei, auch wenn diese wie bei *Pitaria gigas* (Taf. 24 Fig. 2) fehlt; der Vorderzahn wird nur kurz und schmal. Die *Meretricinae* einerseits und die *Venerinae* und *Tapetinae* andererseits verhalten sich in der Art der Reduktion des rechten Vorderzahns vollkommen verschieden. *Dosinia* verhält sich wie *Meretrix.*

In der Familie der Cardien und Lucinen, die auch zu den hochentwickelten Bivalven gehören, findet sich oft bei vielen mehr gleichseitig ausgebildeten Arten zur Verstärkung des Schlosses neben den Kardinalzähnen ein vorderer und ein hinterer Lateralzahn. Bei den *Veneridae* kommt es nur in der Unterfamilie der *Gemminae* und einer Gruppe von Dosinien zur Ausbildung eines hinteren Lateralzahns. Bei gewissen *Meretricinae,* wie z.B. bei *Grateloupia irregularis*

(Kautsky 1936), die nur wenig ungleichseitig ist, ist der Lunularzahn etwas weiter nach vorne gerückt und wirkt so als Lateralzahn.

Als Ersatz für Lateralzähne tritt bei vielen *Venerinae* sowohl am vorderen, wie am hinteren Oberrand der Schale eine Scharnierbildung auf, die von den Schalenrändern selbst gebildet wird. Besonders häufig ist die Scharnierbildung des hinteren Oberrandes. Sie geschieht in der Weise, dass der scharfe Rand der Area der linken Klappe in eine Rinne unterhalb der Area der rechten Klappe eingepasst ist und zwar dort, wo das Ligament sein hinteres Ende erreicht. Ist diese Scharnierbildung stark ausgeprägt, wie bei manchen *Tapetinae,* besonders aber bei vielen *Venus* Arten, so wird infolge der verschiedenen Funktion der beiden Arearänder auch die Form der Area in beiden Klappen verschieden (alle *Clausinella-* und *Venus* Formen des Wiener Beckens, *Gomphomarcia* (Taf. 21 Fig. 9, 10, 11, 12), und *Paphia sallomacensis* (Taf. 28 Fig. 1). Die Area der linken Klappe, deren Rand in die Rinne der rechten Klappe eingreift, ist viel breiter und gewöhnlich glatt, während über die schmälere Area der rechten Klappe die der betreffenden Form eigentümliche Schalenskulptur, wenn auch schwächer, fortsetzt. Bei der *V. amidei* var. *tauratava* (Kautsky 1936) ist der Unterschied in der Grösse der Area in beiden Klappen so gross, dass dies sich auch in dem Umriss der Schale auswirkt. Der Übergang des Hinterrandes in den Unterrand ist bei der mit der breiten Area versehenen linken Klappe winkelig; bei der rechten Klappe mit kleiner Area gerundet.

Nicht so häufig tritt eine Scharnierbildung des Lunularandes auf, die immer dadurch zustande kommt, dass der Lunularand der rechten Klappe sich in eine Furche der linken Klappe einpasst. Besonders deutlich ist dies bei *Gomphomarcia* (Kautsky 1929 a) (Taf. 21 Fig. 9, 10, 11, 12) und einigen *Clausinella* Arten zu sehen. Oft wird da die Lunula der rechten Klappe breiter als die der linken Klappe. Es handelt sich um ein konstantes Artmerkmal. Bei der *Venus plicata* oder der *Venus vindobonensis* trifft man wohl in grosser Zahl Individuen mit breiterer rechter Lunula; bei der Mehrzahl der Exemplare ist aber in beiden Klappen die Lunula gleich breit. Die Verbreiterung der rechten Lunula ist also hier kein artliches Merkmal. Es scheint jedoch die Tendenz vorhanden zu sein, dieses Merkmal zu erwerben. Eine eingehendere Beschreibung der Scharnierbildung durch Arearand und Lunularand habe ich in einer Arbeit (Kautsky 1929 b) gegeben.

Eine weitere Verstärkung des Zusammenhaltens der Schalen wird durch eine Zähnelung oder Körnelung der Innenseite des Aussenrandes der Klappen erzielt. Eine solche Körnelung tritt in der Familie der *Veneridae* nur bei den *Venerinae* auf. Bei *Venus* sens. strict. und *Clausinella* ist der Ventralrand fast immer deutlich gezähnelt, auch der Vorderrand und selbst die Lunularkante können mit Körnchen geziert sein, nicht dagegen der Hinterrand der Schale, da ja sonst die Scharnierbildung durch die Areakante unmöglich wäre. Bei *Timoclea* aber, wo ein solches Areascharnier nicht vorkommt, ist der ganze Hinterrand bis zum Ligament gezähnelt.

Eine eigentümliche, den *Veneridae* sonst durchaus fremde Art der Schloss-

verstärkung tritt bei *Grateloupia* auf. Hier finden sich in beiden Klappen hinter den Kardinalzähnen mehrere schief nach hinten gerichtete, schmale, leistenartige Zähnchen; es ist dies ein Fall von sekundärer Taxodontie.

Während ein grosser Teil der österreichischen *Meretricinae* und *Venerinae,* sowie unter den *Tapetinae* die Genera *Gomphomarcia* (Taf. 21 Fig. 9, 10, 11, 12), *Paphirus* und *Paphia sallomacensis* (Taf. 28 Fig. 1) durch die oben angeführten Verstärkungen der Schale und des Scharniers zu einer grösseren Unabhängigkeit von dem sie umgebenden Medium gelangen, gehen einige *Tapetinae* einen vollkommen anderen Weg. Bei ihnen wird durch Erleichterung des Schlossapparates ein Einsinken im weichen Schlammboden verhindert.

Vergleicht man die *Paphia waldmanni* (Taf. 28 Fig. 4) mit den drei anderen im Wiener Becken vorkommenden *Paphia* Arten, so sieht man hier Veränderungen, die eine Erleichterung der Schale bewirken. Die Schale ist dünn und zerbrechlich, die Schlossplatte ist schmal, die Zähne sind dünn und tief gefurcht. Eine Zerschlitzung und Furchung der Zähne darf nicht als eine Verstärkung des Schlosses aufgefasst werden, da den Furchen des Zahnes keine entsprechenden Zapfen oder Leisten in der anderen Klappe entsprechen. Der gefurchte Zahn hat also dieselbe Funktion wie ein nicht gefurchter Zahn. Er wird wohl etwas schwächer, dafür aber auch bedeutend leichter. Die *Paphia waldmanni* lebte auf einem sehr losen Schlammboden, in dem ein tieferes Einsinken vermieden werden muss.

Man sieht, dass bei den *Meretricinae* und den *Venerinae* die Verkürzung des Schlosses in erster Linie durch die Reduktion des Lunularzahnes geschieht. Aber die beiden Unterfamilien führen diese Reduktion auf vollkommen verschiedene Weise durch. Die gleichzeitige Verstärkung der Scharnierbildung wird bei den *Meretricinae* durch eine starke Ausweitung der Schlossplatte und einer Vergrösserung der Hauptzähne und ihrer Verlängerung gegen unten zustande gebracht. Bei den *Venerinae* wird aber diese Verstärkung neben einer viel mässigeren Ausweitung der Schlossplatte durch die Verwendung der Arearänder und teilweise der Lunularänder erreicht. Bei noch weitergehender Verkürzung des Schlosses wird der vordere Zahn der rechten Klappe bei den *Meretricinae* kurz und schmal, ändert aber nicht seine Lage. Bei den *Venerinae* und *Tapetinae* legt er sich aber an den Lunularand und wird schwächer. Bei allen *Venerinae* geht, wie oben erwähnt, die Reduktion des Lunularzahnes auf andere Art vor sich als bei den *Meretricinae,* aber alle *Venerinae* reduzieren auf ein und dieselbe Art und Weise. Bei den einzelnen Gattungen der *Venerinae* geschieht diese Reduktion zu verschiedenen Zeiten und in ganz verschiedenem Tempo.

Unter den österreichischen miocaenen *Venerinae* (Kautsky 1936), hat *Periglypta* das rudimentäre Lunularzähnchen vom Oligocaen vollkommen gleichbleibend bis in die Jetztzeit bewahrt. *Ventricola* (Kautsky 1936) hat sein kräftigeres Zähnchen ebenfalls noch heute. Dasselbe gilt von *Circomphalus* (Kautsky 1936). Dagegen ist bei der rezenten *Clausinella* (Kautsky 1936) das rudimentäre Zähnchen der miocaenen Vorfahren *(Mioclausinella)* (Kautsky 1936) verschwunden. Es ist in einem solchen Fall nicht richtig von einer fortschrei-

tenden Reduktion des Lunularzahnes zu sprechen. Die Reduktion des Lunularzahnes geschieht in Sprüngen. Bei *Ventricola* ist der kräftigere rudimentäre Lunularzahn vom Miocaen bis rezent sich gleich geblieben. Bei *Periglypta* und *Circomphalus* ist der viel schwächere rudimentäre Zahn vom Oligocaen bis jetzt sich ebenfalls gleich geblieben. Bei *Mioclausinella* findet ein kleiner Sprung am Ende des Miocaen statt, bei dem das kleine Lunularzähnchen von *Mioclausinella* bei allen Arten verschwindet.

Den *Tapetinae* (Kautsky 1936) fehlt ein Lunularzahn, obwohl der grösste Teil dieser Arten mit ihrer langgestreckten Form typische Bodengräber sind. Unter den im Miocaen des Wiener Beckens vorkommenden Arten findet sich die *Paphia sallomacensis* Fisch (Kautsky 1936) (Taf. 28 Fig. 1), die durch die kürzere, bauchigere, dicke Schale sich in derselben Richtung wie ein Grossteil der *Veneridae* zu einer am Meeresboden mehr frei liegenden Lebensweise entwickelte. Hier trifft man dieselben Anpassungen im Schlossbau, wie er für die *Venerinae* eigentümlich ist (das Anliegen des vorderen Hauptzahns der rechten Klappe an den Lunularand und die Scharnierbildung des Area- und Lunularandes). Die *Tapetinae* sind also zweifellos näher mit den *Venerinae* als mit den *Meretricinae* verwandt. Man sieht bei *Paphia,* wie sich innerhalb eines wohl definierten Genus aus gleichen ursprünglichen Anlagen, auf der einen Seite Formen wie die *Paphia waldmanni* Kauts (Taf. 28 Fig. 4) mit ihren tief gefurchten, kleinen Schlosszähnen und der dünneren, langgestreckten Schale; auf der anderen Seite die *Paphia sallomacensis* Fisch (Taf. 28 Fig. 1) mit ihrem starken Schlossbau und der dicken, bauchigen, mehr rundlichen Schale bilden können.

Im folgenden gebe ich einige Entwicklungsreihen von marinen Gastropoden und Bivalven aus dem norddeutschen Tertiär (Kautsky 1925 a).

Terebra plicosa Beyr (Unt., Mittel Oligocaen) — *Terebra beyrichi* v. Koen (Ob. Olig.) — *Terebra hörnesi* Beyr (Unt., Mitt. Miocaen).

Peratotoma peracuta v. Koen (Unt. Mitt. Ob. Oligocaen) — *Peratotoma hosiusi* v. Koen (Mittel Miocaen).

Surcula volgeri Phil (Mitt. Ober Oligocaen) — *S. corneti* v. Koen (Mitt. Miocaen).

Scaphella siemsseni Boll (Mittel, Ober Oligocaen) — *Sc. bolli* Koch (Unt. Mitt. Ober Miocaen).

Scaphella longissima Giebel (Unt. Oligocaen) — *Sc. miolongissima* Kauts (Mitt. Miocaen).

Acirsa plicatula v. Koen (Unt. Oligocaen) — *A. mioplicatula* Kauts (Mitt. Miocaen).

Pliciscala pusilla Phil (Unt. Mitt. Ober Oligocaen) — *Pl. miopusilla* Kauts (Mitt. Miocaen).

Pyrgulina cimbrica Kauts (Mitt. Miocaen) — *Py. pellucida* Adams (Pliocaen und rezent in Grossbritannien).

Odontostomia fraternum Semp (Ober Oligocaen, Unt. Mitt. Miocaen) — *O. conoidea* Br (Unt. Mitt. Ob. Miocaen, Pliocaen, Rezent).

Natica hantoniensis Pilk (Unt. Mitt. Oligocaen) — *N. submamillaris* D'Orb (Mitt. Miocaen).

Natica miopusilla Kauts (Mittel Miocaen) — *N. pusilla* Say (Pliocaen).

Natica praeclausa Kauts (Mitt. Miocaen) — *N. clausa* Wood (Pliocaen, Rezent).

Natica nysti D'Orb (Mitt. Ob. Olig.) — *N. catena* da Costa (Miocaen, Pliocaen und Rezent in ganz Europa).

Solarium bimoniliferum Sandb (Mittel, Ober Oligocaen) — *S. obtusum* Bronn (Mittel Miocaen; Pliocaen Italiens).

Adeorbis carinatus Phil (Ober Oligocaen Unt. Mittel Miocaen) — *A. planorbillus* Dujard (Mittel Miocaen) — *A. supranitidus* Wood (Pliocaen).

Liotia suturalis Phil (Ober Oligocaen) — *L. miosuturalis* Kauts (Mitt. Miocaen).

Calliostoma elegantulus Phil (Ober Oligocaen) — *C. mülleri* v. Koen (Unter, Mittel Miocaen).

Aloidis rugulosa v. Koen (Ober Oligocaen) — *A. basteroti* Hörn (Unt. Mittel Miocaen).

Lentidium donaciformis Nyst (Ober Oligocaen, Miocaen) — L. *complanatum* Sow (Pliocaen).

Pholadomya puschi Goldf (Oligocaen) — *Ph. alpina* Math (Mitt Miocaen) — *Ph. hesterna* Sow (Pliocaen).

Panopaea menardi Desh (Oligocaen Südeuropas, Miocaen in ganz Europa) — *P. faujasi* Men (Pliocaen, Rezent).

Abra bosqueti Semp (Mitt. Ober Oligocaen) — *A. prismatica* Mont (Unt. Mitt. Miocaen, Pliocaen und Rezent).

Solecurtus philippi Speyer (Ob. Oligocaen) — *S. candidus* Ren (Miocaen, Pliocaen und Rezent in ganz Europa).

Tellina praepostera v. Koen (Unt. Olig.) — *T. postera* Beyr (Mittel, Ober Oligocaen, Mittel Miocaen).

Tellina decipiens v. Koen (Unt. Olig.) — *T. fallax* Beyr (Unt. Mitt. Ob. Miocaen) — *T. benedenii* Wood (Pliocaen).

Lucina praecedens v. Koen (Mitt. Ob. Oligocaen) — *L. borealis* L (Miocaen, Pliocaen und Rezent in ganz Europa).

Thyasira obtusata Beyr (Mittel Olig.) *Th. hanseata* Kauts (Mitt. Miocaen).

Pteromeris kickii Nyst (Ober Oligocaen) — *Pt. chamaeformis* Sow (Mitt. Miocaen, Pliocaen).

Astarte koeneni Speyer (Ober Oligocaen) — *A. beyschlagi* Kauts (Mittel, Ober Miocaen) .

Leda gracilis Desh (Mitt. Ob. Oligocaen) — *L. westendorpi* Nyst (Unt. Mitt. Ob. Miocaen).

Leda emarginata Lamk (Miocaen ganz Europa) — *L. pella* L (Pliocaen und Rezent).

Nucula subglobosa Phil (Ob. Oligocaen) — *N. hanseata* Kauts (Mitt. Miocaen).

Nucula peregrina Desh (Oligocaen) — *N. laevigata* Sow (Miocaen, Pliocaen).

Limopsis goldfussi Nyst (Ober Oligocaen) — *L. aurita* Brocchi (Miocaen und Pliocaen in ganz Europa).

Arcoperna micans Bronn (Mitt. Ob. Oligocaen) — *A. sericea* Bronn (Miocaen, Pliocaen).

Es gibt oft Lücken in der Aufeinanderfolge der Formen. Dies beruht meist darauf, dass z.B. das norddeutsche Unter- und Obermiocaen palaeontologisch weniger bearbeitet ist, als das Mittelmiocaen. Auf Grund der Wasserspiegelschwankungen (Transgressionen und Regressionen) des Meeres entstehen ebenfalls Lücken, die oft recht langen Zeiträumen entsprechen können. Aber trotz dieser Fehlerquellen kann einiges auf Grund des vorliegenden Materiales von Entwicklungsreihen ausgesagt werden.

Haben wir eine Entwicklungsreihe von mehr als zwei Arten, so sieht man, dass die zeitlich zwischen zwei Arten auftretende Art in ihrem Bau eine Mittelstellung zwischen der darunter- und der darüberliegenden Art einnimmt. Die Entwicklung ist also progressiv. Die Entwicklung ist weiters wie schon früher erwähnt sprunghaft. Eine mehr oder weniger lange Zeit ist die Art konstant, um dann plötzlich die Form der neuen Art anzunehmen. Die neue Art bleibt wieder lange Zeit konstant, um sich dann plötzlich wieder zu verändern. Anzeichen von einer beginnenden Variabilität einer Art in der Richtung zu der später entstehenden Art scheinen meist zu fehlen. Ebenso fehlen alle Anzeichen von proterogenetischen oder genoidomorphen Erscheinungen bei den sich auf Grund der phyletischen Evolution entwickelnden Arten. Bei der schon bei der Behandlung der Grössenzunahme der Arten genannten (pag. 66) Entwicklungsreihe: *Venus tauroverrucosa* Sacc (Miocaen) Kautsky 1936 — *Venus verrucosa* L (Pliocaen, Rezent) unterscheiden sich die erwachsenen Individuen von *V. tauroverrucosa* von der *V. verrucosa* durch die viel geringere Grösse; weiters durch die durch bedeutend geringere Zwischenräume von einander getrennten Längslamellen, die gegen vorne gerne unregelmässig zusammenlaufen, was bei der *V. verrucosa* nie vorkommt; sowie dadurch, dass eine schwach ausgebildete Knötchenskulptur am Hinterrande der Schale auftritt. Bei *V. verrucosa* tritt diese viel stärkere Knötchenskulptur sowohl am Vorder- als auch am Hinterrande, am Vorderrande aber immer viel schwächer auf. Die Jugendexemplare der jetzt lebenden *V. verrucosa* kann man von der *V. tauroverrucosa* überhaupt nicht unterscheiden. Die *V. verrucosa* rekapituliert die Ahnenskulptur in ihrem Jugendstadium.

Es kommt manchmal zur Spaltung der Arten, wie das oben angeführte Beispiel der *Odontostomia fraternum* Semp (Kautsky 1925 a) zeigt, die im Ober Oligocaen, Unter- und Mittel Miocaen des Nordseebeckens lebte. Von dieser Form hat sich zwischen dem Ober Oligocaen und dem Unter Miocaen die *O. conoidea* Br (Kautsky 1925 a) abgespalten, die vom Unter Miocaen bis heute lebt. Im Unter- und Mittelmiocaen aber leben im selben Lebensraume beide Arten nebeneinander, ohne Zwischenformen zu bilden. Ähnlich verhält sich *Adeorbis carinatus — A. planorbillus.*

Zwischen der im Anfang des Kapitels erwähnten phyletischen Evolution bei den *Veneridae* und den oben erwähnten Beispielen aus dem Tertiär des Nordseebeckens ist ein ganz bedeutender Unterschied vorhanden. Bei den *Veneridae* sieht man, dass die Schlossreduktionen in Zusammenhang mit der Gestaltveränderung das Tier befähigen eine andere Lebensweise zu führen. Die Gestalt und Skulpturveränderungen auf den Hartgebilden der oben aufgezählten Mollusken des Nordseebeckens sind aber derartig, dass man keinen Vorteil für die betreffende Art finden kann. Wir müssen annehmen, dass ein Grossteil dieser Artveränderungen nicht der Selektion unterworfen war. Die Tiere konnten ebenso gut in der alten wie in der neuen Form leben, während im Falle der Schlossreduktionen bei den Veneriden die Selektion die entwicklungsrichtende Rolle spielte. Aber auch da sieht man, dass, wie auf pag. 71 erwähnt, *Ventricola* und *Circomphalus* ihr kräftigeres rudimentäres Lunularzähnchen und *Periglypta* ihr schwächeres rudimentäres Zähnchen vom Miocaen bis in die Jetztzeit unverändert bewahrt haben, während *Mioclausinella* ihr rudimentäres Zähnchen an der Grenze Miocaen — Pliocaen plötzlich verlor (*Clausinella*). Der endgültige Verlust des Zähnchens bei *Mioclausinella* kann wohl da nicht durch Selektion erklärt werden, denn *Ventricola, Circomphalus* und *Periglypta* haben dieses Zähnchen unverändert bewahrt und das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein des Lunularzähnchens spielt von dem Augenblick an, wo es zu einem funktionslosen Höckerchen reduziert ist, für die Umbildung des Schlosses keine Rolle mehr. Es ist von Interesse, dass diese sprunghaften Reduktionen des Lunularzähnchens zu verschiedenen Zeiten bei verschiedenen Subgenera, bei allen Arten eines Subgenus aber geologisch gleichzeitig auftreten.

Unter den oben angeführten Entwicklungsreihen finden sich einige, bei denen sowohl die Vorfahren, als auch die Nachkommen im nördlichen und im südlichen Europa gleichzeitig lebten, wie *Leda emarginata — L. pella; Panopaea menardi — P. faujasi; Pholadomya puschi — Ph. alpina — Ph. hesterna.* Die Lebensverhältnisse in Süd- und Nordeuropa waren immer sehr verschieden, wie dies auch die sehr verschiedenen Faunenvergesellschaftungen erkennen lassen. Aber es vollzieht sich doch bei den oben erwähnten Formen in allen Meeresräumen der gleiche Entwicklungsgang. Die Individuen einer Art, die gleichzeitig an verschiedenen Lokalen unter oft sehr verschiedenen Umweltsbedingungen leben, haben also die Tendenz gleichzeitig und gleichartig zu mutieren. Eine Voraussetzung dafür ist, dass die phyletischen Veränderungen weder nützlich noch schädlich für das Lebewesen sind. Sie dürfen also nicht der Selektion unterworfen sein (Gleichgerichtete Mutationen).

Entwicklungsreihen von dem Charakter der phyletischen Evolution scheinen sich sowohl auf adaptiver als auch auf nicht adaptiver Grundlage bilden zu können. Jedenfalls unterscheidet sich diese Umbildung der Tierformen scharf von dem Zerfall der Arten oder Genera also der Typogenese durch die sich wohl nicht gleichmässig umbildenden aber doch nur in kleineren Sprüngen umbildenden Arten. Zwischen jeweiligen sprunghaften Formveränderungen verfliessen bei den angeführten Beispielen oft lange Zeiträume, die eine Million Jahre weit überschreiten können. Unter diesen Zeiträumen ist die Art kon-

stant. Die Veränderungen in der Erbmasse treten nie, wie dies bei der Typogenese meist der Fall ist, in den Jugendzuständen als Proterogenese oder Genoidomorphose in Erscheinung.

Es gibt aber auch Berührungspunkte zwischen der phyletischen Evolution und der Typogenese. Es wurde hier gezeigt, wie auf dem Wege der phyletischen Evolution bei einer Verkürzung der Schale bei den *Veneridae* Reduktionen an den Schlosszähnen erreicht werden. Aber eine gleiche Reduktion geschah bei *Pitaria (Macrocallista) erycinoides* (Taf. 9 Fig 3) — *M. italica* auf typogenetischem Wege. Auch hier steht scheinbar die Schlossumwandlung in Relation zur Verkürzung der Schale bei *M. italica* (Taf. 16 Fig. 4). Aber auch die langgestreckten *italica* Formen haben während der Typogenese im Helvet den breiteren, kürzeren Lunularzahn und die ihm entsprechende weitere Grube mit den obsoleten Seitenzähnchen. Dagegen zeigt der durch phyletische Evolution entstandene Abkömmling, die rezente, langgestreckte *M. chinensis* (Taf. 17 Fig. 2), ausgezeichnet, wie sich durch Deformation das *Macrocallista* sens. strict. (= *italica*) Schloss in die langgestreckte Form einfügt. Bei der homoeomorphen Form der *M. chione (M. homoeochione)* aus dem Burdigal Österreichs (Taf. 15 Fig. 2) erscheint plötzlich durch die Abschwächung der Seitenzähne der Lunularzahngrube die Andeutung des *Macrocallista* sens. strict. Schlosses mehrere Millionen Jahre bevor dieses Schloss fertig bei *M. italica* (Taf. 16 Fig. 4) im Helvet auftritt und heute bei der *M. spathulata* (Taf. 15 Fig. 8) und der *M. impar* (Taf. 16 Fig. 2) vollkommen gleichartig weiter besteht. Hier gibt es keine progressive Entwicklung in kleinen Sprüngen wie bei der phyletischen Evolution. Zwischen *M. erycinoides* und *M. italica* geschieht ein bedeutender Sprung, der zwei Sektio voneinander scheidet. Während also bei *Macrocallista chinensis* eine Anpassung des kurzen *Macrocallista* Schlosses durch die phyletische Evolution erreicht wird, ist das Auftreten dieses Schlosses bei *M. italica* durch Typogenese praeadaptiv. Die langgestreckten Individuen der *M. italica* im Helvet haben oft das kurze *italica* Schloss und sind daher schlecht angepasst.

Die Variabilität des Erwachsenen

Bei den Beispielen von *Strenuella, Aquilofusus* und *Macrocallista erycinoides* wurden Veränderungen im Jugendzustand des Tieres (Typogenese) als ausschlaggebend für die Artbildung betrachtet. Auch für die Artbildung durch progressive Veränderungen wurden Beispiele gebracht. Diese phyletische Evolution ist unabhängig von der Variabilität der betreffenden Art und die Veränderungen gehen meist langsam vor sich. Im folgenden wird ein Beispiel von artlichen Veränderungen einer im erwachsenen Zustand ausserordentlich stark variablen Art gegeben.

Die *Pitaria (Cordiopsis) incrassata* Sow (Taf. 23, Fig 1; Taf. 27, Fig. 1, 2) (früher *Cytherea incrassata* oder *Meretrix incrassata* genannt) ist eine solche äusserst variable häufige Art, die in den Meeren Europas im Eocaen, Oligocaen und Miocaen lebte. Cossman und Peyrot (1910) bezeichnen sie als eine

polymorphe Art. *C. incrassata* ist der einzige eocaene und oligocaene Vertreter des Subgenus *Cordiopsis*. Die Art dürfte von einer eocaenen *Pitaria* Form (wahrscheinlich aus der Gruppe der *Pitaria globulosa* Desh aus dem Pariser Eocaen) abstammen. *Cordiopsis* ist ein extremer Zweig der *Meretricinae*.

Durch die mehr herzförmige rundliche Schale und die vollständige, oder fast vollständige Reduktion des Lunularzahnes nähert sich dieses Subgenus äusserlich stark der Unterfamilie der *Venerinae*. Die *Cordiopsis* Arten besonders des Jungtertiärs sind auch oft in das Genus *Venus* gestellt worden. Es ist bezeichnend, dass trotz des Individuenreichtums und der äusserst starken Variabilität die *C. incrassata* keine neuen Arten, ja nicht einmal gut definierbare Varietäten im Unter- und Mitteloligocaen bildete. Es ist in dieser Zeit auch keine allgemeine Grössenzunahme zu beobachten. Im Aquitan wird die Art bedeutend seltener und nimmt gleichzeitig an Grösse stark zu. Im Aquitan Westfrankreichs tauchte eine *Cordiopsis* Art, die *C. intercalaris* Cossm u. Peyr (1910) (Taf. 25 Fig. 1, 2) auf. Sie lebte im Burdigal Westfrankreichs fort. Eine andere nahestehende Art, die *C. schafferi* Kauts (Taf. 23 Fig. 2; Tafel 24 Fig. 1), ist auf das Burdigal Österreichs beschränkt. Diese beiden Arten leben zusammen mit der nun viel selteneren *C. incrassata*. Die *C. incrassata* (Sorgenfrei 1958) ist im Helvet ganz auf das Nordseebecken beschränkt. Im Helvet Europas erscheinen drei neue Cordiopsisformen, die *C. gigas* Lamk (Taf. 24 Fig. 2), *C. islandicoides* Lamk (Taf. 27 Fig. 3, 4, 5) und die *C. incrassata* var. *flexicostulata* Kauts (Kautsky 1925 a) (Taf. 26 Fig. 3). Es ist am besten die letztere Art als *C. flexicostulata* Kauts zu bezeichnen. Die *C. flexicostulata* ist sehr extrem ausgebildet und variiert nicht. Von diesen drei Arten kommen *C. gigas* und *C. islandicoides* im ganzen südlicheren Europa vor. Man trifft sie in gleicher Ausbildung bis ins Oberpliocaen. *C. flexicostulata* dagegen ist ganz auf das Helvet des Nordseebeckens beschränkt. Diese Abkömmlinge der *C. incrassata* unterscheiden sich von der Stammform durch ihre bedeutendere Grösse und die weniger stark gewölbte Schale, mit Ausnahme der *C. islandicoides*. Auch sind sie im Verhältnis zur Grösse der Schale nicht so dickschalig wie die *C. incrassata*. Nur *C. schafferi* weist eine ebenso dicke Schale auf.

Es erhebt sich nun die Frage, in welchem phyletischen Verhältnis die helvetische *C. gigas, C. islandicoides* und *C. flexicostulata* zur *C. incrassata* und den aquitanisch-burdigalischen Arten *C. intercalaris* und *C. schafferi* stehen. Die auf das österreichische Burdigal beschränkte *C. schafferi* kann da sofort ausgeschaltet werden. Diese mehr langgestreckte, sehr dickschalige, grosse Form mit den äusserst weit vorne liegenden Wirbeln ist ein extremer Seitenzweig der *C. incrassata,* der keine Nachkommen hinterliess.

Die *C. intercalaris* halten, wie dies schon der Name besagt, Cossman und Peyrot für ein Zwischenglied zwischen der *C. incrassata* und der *C. gigas*. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschliessen. Die *C. intercalaris* ist viel dünnschaliger und flacher gewölbt als die *C. incrassata*. Sie ist aber auch dünnschaliger und flacher gewölbt als *C. gigas,* deren Vorfahre sie sein sollte. *C. gigas* steht also in dieser Beziehung viel näher der *C. incrassata* und muss direkt von ihr abstammen. Man könnte annehmen, dass *C. intercalaris* der Vorfahre der

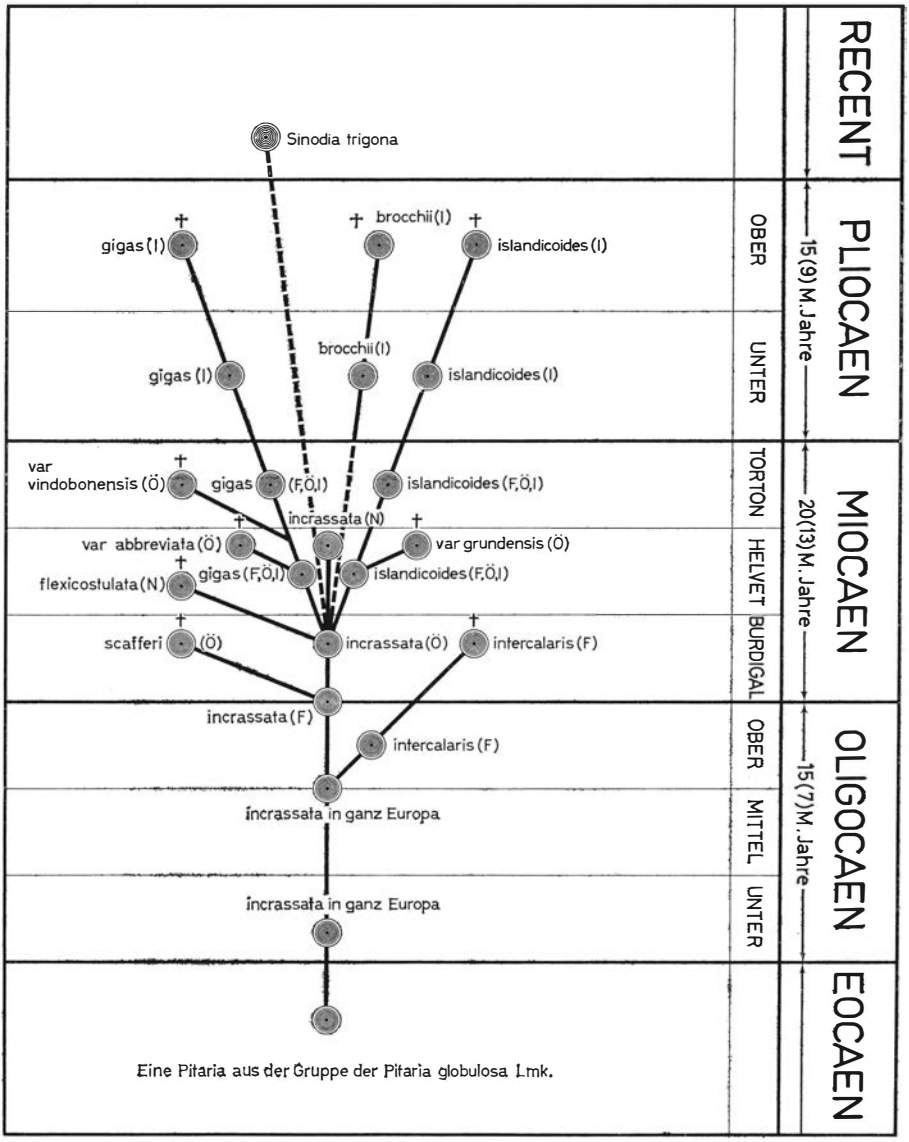


Abb. 4. Die Entwicklung des Subgenus *Cordiopsis.*

Zeichenerklärung:

– – – – = Der Zusammenhang der betreffenden Endform mit der Stammform ist hypothetisch.

F = Westfrankreich, Ö = Österreich, I = Italien, N = Norddeutschland.

(2) = Die Ziffer in Klammer gibt die Anzahl der Jahrmillionen nach Simpson wieder.

† = Ausgestorben.

Die italienischen Varietäten der Arten *C. gigas*, *C. brocchii* und *C. islandicoides* sind auf der Stammtafel nicht aufgezeichnet. Der Subgenusname *Cordiopsis* ist überall weggelassen worden.

C. islandicoides sei. Die *C. intercalaris* aus Westfrankreich wurde früher als *C. islandicoides* bezeichnet. Die Wirbel sind bei beiden Formen nicht soweit gegen vorne gerückt wie bei den anderen Arten und beide Arten sind nicht so dickschalig wie diese. Aber *C. islandicoides* hat eine viel stärker gewölbte Schale als *C. intercalaris.* Ausserdem hat sie von den Abkömmlingen der *C. incrassata* den Lunularzahn und die diesem entsprechende Grube der rechten Klappe, sogar mit Spuren der diese Grube begrenzenden Seitenzähnchen deutlich bewahrt. Das ist ein altertümliches Zeichen. Deswegen muss auch *C. islandicoides* direkt von der *C. incrassata* hergeleitet werden.

Aus dem Helvet und Torton von Österreich und Italien wurden einige Lokalvarietäten der *C. gigas* und der *C. islandicoides* beschrieben. Die helvetische *C. flexicostulata* ist wie die *C. incrassata* eine extrem hohe Form mit sehr weit vorne liegenden, kleinen Wirbeln, die tiefer liegen als der ausserordentlich stark gekrümmte lange Hinterrand, der mit einem kleinen aber deutlichen Knick in den kurzen, flachgekrümmten Unterrand übergeht. Sie muss direkt von der *C. incrassata* hergeleitet werden. Bei der Entwicklung der *C. incrassata* gibt es also keine phyletischen Reihen. Jede Art (mit Ausnahme der *C. brocchii* (Taf. 26 Fig. 1, 2)) stammt direkt von der *C. incrassata* ab. Von allen diesen Formen ist die *C. islandicoides* die konservativste Art. Bei *C. intercalaris* und *C. schafferi* ist das Lunularzähnchen mit Grube vorhanden, aber deutlich atrophiert. Bei *C. gigas* und *C. flexicostulata* ist sowohl das Lunularzähnchen als auch die entsprechende Grube vollkommen verschwunden. Während die burdigalen Arten *C. intercalaris* aus dem Bordelais und *C. schafferi* aus Österreich Lokalformen waren, breiteten sich die helvetischen Arten *C. gigas* und *C. islandicoides* in der ganzen Thetys und der atlantischen Küste aus. Diese verschiedene Art der Ausbreitung möchte ich auf die Regression der europäischen Meere im Burdigal und auf die grosse Transgression im Helvet zurückführen.

Die pliocaene italienische *Cordiopsis brocchii* Desh (Sacco 1900) (Taf. 26 Fig. 1, 2) wird gerne in die Nähe der gleichzeitig lebenden *C. islandicoides* gestellt. *C. brocchii* ist viel flacher gewölbt, das Lunularzähnchen und eine ihm entsprechende Grube fehlt vollkommen und der stark gewölbte Oberrand der Schale überragt die kleinen Wirbel. Ich halte es für ausgeschlossen, dass die *C. brocchii* von der *C. islandicoides* herstammen kann. Gerade diese letztere Form hat die ursprünglichen Eigenschaften (starke Wölbung der Schale, deutlich ausgeprägtes Lunularzähnchen) bewahrt. Auch eine Abstammung der *C. brocchii* von der gleichzeitig lebenden *C. gigas* erscheint recht unwahrscheinlich, obwohl beide Formen in der Schalenform, der Wölbung der Schalenoberfläche und durch das vollkommene Fehlen des Lunularzähnchen einander gleichen. Aber *C. gigas* ist viel grösser und dickschaliger als *C. brocchii.* Die *C. flexicostulata* aus dem Helvet des Nordseebeckens hat die eigentümliche starke Wölbung des Oberrandes der Schale mit den tiefer liegenden Wirbeln und das Fehlen des Lunularzähnchens mit der *C. brocchii* gemeinsam. Aber die Lage des Wirbels ist bei der norddeutschen Form viel weiter gegen vorne gerückt und der Hinterrand bildet mit dem ausserordentlich kurzen Unterrand einen deut-

lichen Winkel. Eine Abstammung der *C. brocchii* von dieser Form ist deswegen unwahrscheinlich. Man möchte am liebsten auch die *C. brocchii* ebenso wie die anderen Formen direkt von der variablen *C. incrassata* herleiten. Aber da liegt zwischen dem letzten Erscheinen der *C. incrassata* im Helvet Norddeutschlands und dem ersten Erscheinen der *C. brocchii* im Unterpliocaen der Zeitraum des Torton. Die Abstammung der *C. brocchii* muss deswegen als unsicher betrachtet werden.

Wenn man von dem allgemeinen Grösserwerden der Formen absieht, so liegen zum grössten Teil die Artunterschiede zwischen den verschiedenen Abkömmlingen der *C. incrassata* innerhalb der Variabilitätsgrenze der oligocaenen *C. incrassata* (Vergleiche Taf. 23 Fig. 1 und Taf. 27 Fig. 2 mit Taf. 27 Fig. 1). Es sind also die variablen Schalenteile des Ahnen bei den Nachkommen stabil und dadurch zu artlichen Unterscheidungsmerkmalen geworden. Im Unter- und Mitteloligocaen ist die *C. incrassata* ausserordentlich variabel (polymorph), sie wird aber nicht grösser. Im Aquitan und Burdigal wächst die Art rasch und sie wird seltener. Erst da beginnt diese variable Form Arten zu bilden. Es ist naheliegend einen Kausalzusammenhang zwischen dem Grösserwerden (Hypermorphose) der variablen Form und dem Beginn der Artbildung zu vermuten.

Der Unterschied zwischen der Artbildung bei *Aquilofusus elegantulus* und der *Macrocallista erycinoides* einerseits und der *Cordiopsis incrassata* andererseits ist sehr auffällig. Es fehlen hier alle Anzeichen von Proterogenesen oder Genoidomorphosen bei den Jugendexemplaren. Im Gegenteil weisen Cossman und Peyrot (1910) ausdrücklich darauf hin, dass z.B. die Jugendexemplare der *C. intercalaris* von den Jugendexemplaren der *C. gigas* nicht unterscheidbar sind, weil bei der extremer gebauten *C. gigas* die Jugendexemplare (oder die wirbelnahen Schalenteile der Erwachsenen) länglicher sind und die Wirbel weniger weit vorne liegen als bei der erwachsenen Schale. Hier rekapituliert also die Jugendform die Form des Ahnen, der allerdings nicht die *C. intercalaris*, sondern die *C. incrassata* ist.

Der Adaptionsdimorphismus

Manchmal tritt der eigentümliche Fall auf, dass eine Art befähigt ist, im selben Lebensraum und zu gleicher Zeit zwei total verschiedene Lebensweisen zu führen. Ich habe diese Eigentümlichkeit Adaptionsdimorphismus (Kautsky 1936) genannt. Wenn sie nicht durch Zwischenglieder miteinander verbunden sind, ist es bei fossilen Formen unmöglich zu beweisen, dass zwei verschieden gestaltete Tierformen, die im gleichen geologischen Horizont gefunden werden, nicht zwei verschiedene, wenn auch einander ausserordentlich nahe stehende Arten sind. Dies ist aber beim Adaptionsdimorphismus nie der Fall. Auf der anderen Seite muss man es als sehr unwahrscheinlich ansehen, dass zwei verschiedene Formen, die aber die gleiche oft ungewöhnliche Skulptur und den gleichen Zahnbau haben, neben einander als verschiedene Arten leben sollten. Es gibt eine rezente Form, bei der man beweisen kann, dass solche Fälle von Adaptionsdimorphismus existieren.

Im Mittelmeer und im atlantischen Ozean lebt der Tapetide *Venerupis geographica* Gmel (Kautsky 1936) (Taf. 21 Fig. 1, 2), eine gut bekannte und häufige Art auf Sandböden. Sandri beschrieb eine Tapesform, die in Felslöcher eingebohrt lebt, als *Venus saxicola* (Weinkauff 1867—1868) (Taf. 21 Fig. 3, 4). Weinkauff erkannte, dass die *V. saxicola* identisch mit der *Venerupis geographica* ist und betrachtet erstere Form als Abnormität.

Vergleicht man die *Venerupis saxicola* mit der *Venerupis geographica,* so sieht man, dass beide Formen in Bezug auf Schlossbau, Schalenskulptur und Farbenzeichnung auf der Schale vollkommen identisch sind. Die bohrende Form ist aber kleiner, der Unterrand der Schale ist gerade und nicht konvex gekrümmt, der Hinterrand ist steiler abgestutzt und schwach aufgebogen, der Übergang vom Hinter- in den Unterrand ist mehr winkelig. Die Schalenoberfläche ist vom Wirbel gegen den Unterrand viel stärker gekrümmt und der Unterrand ist stark eingekrümmt, so dass die Form ein walzenförmiges Aussehen hat. So gross auch die Unterschiede in der Form sind, so ist nicht daran zu zweifeln, dass wir es hier mit ein und derselben Art zu tun haben. Diese Unterschiede lassen sich nicht als Varietäten deuten, da alle Formunterschiede nur durch die Bohrtätigkeit zu erklären sind. Es gibt natürlich in der Form zwischen einer bohrenden und einer im Sand lebenden *Venerupis geographica* keine Übergänge, obwohl beide Formen vom selben Muttertier stammen können. Weinkauff bezeichnet die *Venerupis saxicola* als eine Abnormität. Dieser Ausdruck ist für diese Form wohl nicht gut angebracht, weil es sich hier nicht um eine abnormale, verbildete Form, sondern um eine der Lebensweise des Tieres entsprechende, zweckmässige Gestaltänderung handelt. Die *Venerupis geographica* lebt meist im Sande vergraben, manchmal aber auch im Gestein bohrend und tritt dementsprechend in zwei verschiedenen Gestalten auf.

Im Helvet Österreichs lebte die *Catelysia miogrundensis* Sacc (Kautsky 1936) (Taf. 21 Fig. 7, 8) und die *Catelysia trauthi* Kauts (Kautsky 1936) (Taf. 21 Fig. 5, 6) zusammen. Beide Formen haben dieselbe charakteristische Schalenskulptur von gegen die Aussenränder zu wulstartigen Längsschuppen, auf denen am Hinterabschnitt die feinen Radialrippchen erhabene kleine Leisten bilden. Dies ist eine für die *Veneraceae* ganz ungewöhnliche Skulptur. Auch das Schloss ist gleich. Aber *C. miogrundensis* ist gerundet quadratisch und *C. trauthi* lang walzenförmig, hinten höher wie vorne. *C. miogrundensis* baute wahrscheinlich wie *Lima* sich ein Nest mittelst des Byssus, während *C. trauthi* wohl im Gestein bohrte. *C. trauthi* ist kleiner als *C. miogrundensis.* Der Gestaltunterschied ist bei den beiden *Catelysia*-Formen viel krasser als bei den beiden *Venerupis*-Formen. Der Unterschied in der Gestalt ist aber bei einem länglichen Sandbewohner und einem Bohrer viel geringer als der zwischen einem rundlichen Nestbauer und einem Bohrer.

Es mag eigentümlich erscheinen, dass ein und dieselbe Art Steinbohrer und Sandgräber oder Nestbauer zugleich sein kann, zumal man wohl geneigt ist, die steinbohrenden Bivalven als einen besonders extremen Anpassungstypus zu betrachten. Für diese Frage ist eine Arbeit von W. Kühnelt (Kühnelt 1930) von Interesse. Kühnelt kommt auf Grund seiner sorgfältigen und interessanten Stu-

dien speziell über die Bohrtätigkeit von *Lithodomus* zu der Schlussfolgerung, dass bei den chemisch arbeitenden Bohrmuscheln (Ätzmuscheln) und um solche handelt es sich nur bei den Bohrern aus der Familie der *Veneridae* und *Petricolidae,* der Mantelrand den Kalk resorbiert, ebenso wie er im Stande ist den eigenen Schalenkalk aufzulösen. Daher können auch alle Ätzmuscheln nur in kalkigen Gesteinen bohren. Diese Bohrtätigkeit ist nach Kühnelt ein „Spezialfall der bei den Mollusken weit verbreiteten Schalenresorptionsvorgänge". Wenn auch auf diese Weise viele Muscheln die Möglichkeit haben mittelst ihres Mantelrandes fremden Kalk zu resorbieren, so können doch nur solche Formen Steinbohrer werden, die auch in ihrer sonstigen Organisation dazu geeignet sind. Diese Voraussetzungen treffen aber gerade bei den oben erwähnten Tapetiden und bei den Petricoliden zu. Diese Formen besitzen meist eine Byssusdrüse. Sie haben infolge ihrer sessilen, geschützten (Cavicol, mittels des Byssus angeheftet, im Sand vergraben, Nestbauer) Lebensweise ihren Fuss weitgehend reduziert, ebenso wie den Schlossapparat und die Schale. Siedeln sich solche Formen auf einem kalkigen Untergrund an (Kalkfelsen, Austernschalen, Korallenstöcke), so werden sie zu Bohrern.

Auch unter den *Erycinaceae* findet sich eine Reihe von Formen, die starke Unterschiede im Umriss und Wölbung der Schale zeigen. Sie haben aber in den Zahnelementen, wenn auch die Zähne verschieden lang und verschieden kräftig sind, die gleiche Anordnung und sie haben dieselbe Skulptur. Sie müssen als verschiedene palaeontologische Arten beschrieben werden. Man kann aber den Verdacht haben, dass es sich hier um Fälle von Adaptionsdimorphismus handelt. Ich führe hier an (Kautsky 1939): *Erycina backlundi* Kauts (Taf. 20 Fig. 18, 19) — *E. piai* Kauts (Taf. 20 Fig. 20, 21); *Montacuta waldmanni* Kauts — *M. trauthi* Kauts; *Mysella bidentata* Mont (Taf. 20 Fig. 14, 15) — *M. modioliformis* Kauts (Taf. 20 Fig 16, 17).

Im Kapitel „Die Neotenie bei Bivalven" wurde näher auf die Lebensweise der *Erycinaceae* eingegangen. Eine *Erycina* Art kann zwei ganz verschiedene Lebensweisen führen, von denen die eine Lebensweise z.B. eine niedrige bauchige Form, die andere Lebensweise eine hohe schmale Form, oder in einem Fall kurze Form, im anderen eine lange Form fordert. Die Hauptsache ist, dass die betreffende Art die Fähigkeit hat in zwei Formen aufzutreten.

Die Gestalt der Schale ist bei diesen Formen eine individuelle, nicht erbliche Anpassung. Aber infolge der verschiedenen Lebensweise muss auch die Selektion auf verschiedene Weise auf die zwei Adaptionsformen wirken. Sollte es noch zu einer mehr oder weniger vollständigen sexuellen Trennung zwischen den beiden Gruppen kommen, so wäre ja eine Artbildung auf diese Weise möglich. Wie oben erwähnt, sind die beiden Steinbohrer *Venerupis saxicola* (früher *Tapes*) und *Catelysia trauthi* immer kleiner als die im Sand grabende *Venerupis geographica* und die nestbauende *Catelysia miogrundensis.*

De Beer (1951) hat auf eine grosse Reihe von Fällen von Adaptionsdimorphismus bei Larven verschiedener Tierarten hingewiesen. Es können zwei sehr verschieden gebaute Larvenformen zu Erwachsenen werden, die vollkommen oder nahezu vollkommen identisch sind. Dieser larvale Adaptionsdimorphismus

ist erblich verankert. Durch die histogenetische Plastizität der Larve geschieht dieses Erblichwerden viel leichter als bei den Erwachsenen mit stark herabgesetzter histogenetischer Plastizität.

Die Lebensdauer von tertiären Molluskenarten und ihr Verhalten in leeren Besiedlungsräumen

Im Folgenden werden einige Data über die Lebensdauer von jungtertiären Gastropoden und Bivalven gegeben.

Die mittelmiocaene Fauna von Hemmoor und Basbeck-Osten (Kautsky 1925 a) in Nordhannover ist ca. 22 Millionen Jahre alt. Sie besteht aus 300 Molluskenspecies, die in drei dicht beieinander liegenden Fazies eines Schelfmeeres lebten. 16 % der Arten leben noch heute fort und finden sich in den europäischen Meeren.

Hier folgt eine Tabelle der Lebensdauer der in Hemmoor vorkommenden Molluskenarten. Es finden sich 210 prosobranche Gastropodenarten, 13 opisthobranche Gastropodenarten und 76 Bivalvenarten. In dieser Statistik sind Arten mit ihren Varianten zusammengefasst. Sehr nahe verwandte Arten und geographische Arten sind jedoch unterschieden worden.

		Unter 7 Millionen Jahre	Millionen Jahre 7—27	28—50
Gastropoden	Prosobranchia	25%	57%	18%
	Opisthobranchia	0%	61%	39%
Bivalven		29%	28%	43%

Die Tabelle zeigt wie verschieden sich verschiedene Molluskenklassen in Bezug auf Lebensdauer verhalten. Nicht weniger als 43 % der Hemmoorer Bivalven haben in einem Zeitraum von 28—50 Millionen Jahren ihr Aussehen unverändert bewahrt, während dies nur bei 18 % der prosobranchen Gastropoden der Fall ist. Diese Klasse hat ihr Optimum der Unveränderlichkeit zwischen 7—27 Millionen Jahren. Die übrigen Formen sind ausgestorben oder haben sich zu neuen Arten weiterentwickelt. Jedenfalls ist für die Gastropoden und Bivalven die Konstanz der Art durch Jahrmillionen hindurch weitaus das häufigste und daher das charakteristische. Allerdings kann man erkennen, dass durch den allgemeinen Temperaturfall im Tertiär gegen die Eiszeit zu eine Wanderung von vielen Arten gegen Süden zu bemerken ist. Viele Arten, die im Oligocaen und Miocaen im Nordseebecken lebten, sind im Pliocaen und heute auf die Meere des südlicheren Europa beschränkt.

Die Hemmoorer Fauna ist auf drei nahe beieinander liegende Faziesbezirke verteilt. Eine eingehende Darstellung dieser Faziesbezirke findet sich bei Kautsky (1925 a). Hier soll nur hervorgehoben werden, dass diese drei Faziesbezirke absolut keine extremen Bezirke (wie tiefes Meer, Brandungszone etc.) sind. Lithologisch sind sich die 3 Bezirke recht ähnlich. Sie gehören wohl 1) der tieferen

Seichtwasserzone (abgerollte Fossilien und Lumachellen fehlen) 2) der Laminarien + dem oberen Teil der Corallinenzone 3) dem tieferen Teil der Corallinenzone an. — Trotz der mehr bescheidenen Faziesunterschiede ist die Faunenzusammensetzung jedes dieser Bezirke von den anderen grundverschieden. Obwohl die Meeresräume den äusseren atmosphärischen Einflüssen viel weniger ausgesetzt sind als die Landräume, reagierte ein Grossteil der bodenbewohnenden Mollusken stark auf geringere Faziesunterschiede.

Auf pag. 65 wurde beschrieben, wie das Wiener Becken im Ober Miocaen (Oberes Torton) zu einem Teil des grossen brakischen sarmatischen Meeres wurde. Wir dürfen wohl die Zeitspanne, in der das sarmatische Meer bestand, mit ca. 2 Millionen Jahren veranschlagen. Durch das Brakischwerden des Wassers verschwanden alle stenohyalinen Formen. Alle Seeigel, Korallen und Bryozoen, sowie die meisten Bivalven und Gastropoden und ein Grossteil der Foraminiferen starben aus. Die wenigen überlebenden Arten verbreiteten sich in leeren Meeresräumen und vermehrten sich ganz ausserordentlich. Sie zeichnen sich gewöhnlich durch eine sehr starke Variabilität aus. Die Brandungszone des sarmatischen Meeres konnte überhaupt nicht von Hartschalen tragenden Tieren besiedelt werden. Die sarmatischen Brandungskonglomerate und Schotter sind fossilleer, während die darunterliegenden, also vor ihnen abgelagerten tortonen Brandungsschotter reich an Fossilresten sind.

Wie oben erwähnt, sind die Gastropoden und Bivalven in normalen Meeresräumen zum Grossteil für die Änderung der Fazies ausserordentlich empfindlich. Im sarmatischen Meer ist das Gegenteil der Fall. Es sind meist die gleichen Arten, welche nur in den Strandbildungen grösser und dickschaliger sind, während sie in den Tonmergeln kleiner sind und dünne Schalen haben. Gewisse Formen sind allerdings in einem bestimmten Sediment besonders häufig zu finden, wie z.B. *Cerithium* in Sanden und *Rissoa* und *Modiola* in Tonmergeln. Jedoch kommen diese Gattungen auch in den anderen Ablagerungen vor (Janoschek 1943). Die sarmatischen Mollusken verhalten sich also für Faziesänderungen ausgesprochen unempfindlich.

Ein Teil der wenigen tortonen Arten, die ins Sarmat übergehen, haben sich überhaupt nicht verändert, andere sind zu neuen Arten geworden, deren marine Vorfahren man aber gewöhnlich leicht erkennen kann. Meines Erachtens ist die Artbildung hier grösstenteils durch Speciation und phyletische Evolution im Sinne Simpsons vor sich gegangen. Die Variabilität der individuenreichen Arten ist gross und übertrifft weitaus die Variabilität der gleichen Arten oder der Vorfahren der sarmatischen Arten im tortonen Meere mit seinem normalen Salzgehalt. Die starke Variabilität der Arten und ihre Faziesunempfindlichkeit dürfte wohl mit den leeren Meeresräumen zusammenhängen, die es auch weniger gut angepassten Formen gestatten zu existieren und sich zu vermehren. Nach Simpsons (1944) und Clouds (1948) Ansicht sollte da eine ideale Gelegenheit zum Auftreten von Typogenesen (Quantum evolution) gegeben sein. Dies war aber nicht der Fall.

Schlussfolgerungen

Die Typogenese

Ein grosser Teil des hier vorgelegten Materials lässt sich zwanglos in die drei Abteilungen Simpsons: Speciation, phyletic evolution und quantum evolution einfügen. Allerdings sind bei einer phyletischen Umbildung oft mehrere dieser Wege aktiv, wie dies Simpson und De Beer ausdrücklich hervorheben. Die Rolle der Speciation oder adult variation (nach De Beer) bei der phyletischen Umbildung ist sowohl von Schindewolf als auch De Beer unterschätzt worden. Die Speciation bildet nicht nur Varianten. Ein Teil der sogenannten geographischen Arten und der Artveränderungen, die in deutlichem Zusammenhang mit Veränderungen des Milieus stehen, gehören zur Speciation. Aber die Speciation kann nicht, wie Simpson, Schindewolf und De Beer einstimmig hervorheben, zu grösseren phyletischen Umbildungen führen. Die grössten phyletischen Resultate gibt die quantum evolution Simpsons = Typogenese bei Schindewolf = Archallaxis (Deviation pars) + Neoteny pars bei De Beer = Paedomorphosis (intercalation und displacement) bei Cloud.

Das vorliegende Material bietet mehrere Beispiele von Typogenesen, die zur Bildung von Arten, Gattungen und Familien führen können. Die Typogenesen lassen aber zum Unterschied von der Speciation und der Phyletischen Evolution nicht nur die phyletischen Veränderungen beim Erwachsenen erkennen, sondern werden auch von eigentümlichen Veränderungen in der ontogenetischen Entwicklung begleitet. Die Typogenese ist viel seltener als die Speciation und die Phyletische Evolution.

Das Auftreten von Merkmalskomplexen auf zeitigen Jugendformen einer Art, die das künftige Aussehen ihres erwachsenen Nachfolgers abbilden, hat wohl zum ersten Male Schindewolf (1950) erkannt und als Proterogenese beschrieben. Seine Beispiele nimmt Schindewolf hauptsächlich von den Cephalopoden, Korallen und Foraminiferen. Diese Tiergruppen haben dieselbe Eigenschaft wie die Bivalven und ein Grossteil der Gastropoden, nämlich dass sehr oft vom Anfang der Schalenbildung an durch alle Jugendstadien hindurch bis zum erwachsenen Tier die auftretenden Änderungen im Schalenbau während der Entwicklung des Tieres auf der Schale des Erwachsenen sichtbar erhalten sind (Paedoconservation). Da die Schale eines Mollusken die Organisation des Tieres viel weniger detailliert abbildet, als die Hartgebilde der Trilobitenlarven dies tun, können oft organische Veränderungen während der individuellen Entwicklung eines Mollusken viel weniger deutlich zum Ausdruck kommen, als dies bei den Trilobiten der Fall ist. Oft kann man sie wohl überhaupt nicht erkennen. Schindewolf hat die Vorstellung, dass bei einer Typogenese unvermittelt in einem frühen Jugendzustand einer Art ein neuer Typus auftritt, der nicht nur einem Sprung einer Art zu einer anderen Art entspricht. Der Sprung kann in

ein neues Genus, Familie, Ordnung und höhere Einheiten reichen. Bei den Riesensprüngen beginnt das neue Tier schon in einem sehr frühen Jugendzustand als neuer Typ. Bei weniger revolutionären Umformungen kann es zum Auftreten der Proterogenese kommen. Der neue Typus erscheint da bei einer Art zuerst nur in ihrem Jugendstadium, um dann später über ein oder mehrere Zwischenglieder zu der Gattung zu werden, deren Bild bei der Ursprungsart in der Jugend auftauchte. Schindewolf stellt fest: „Bei der praktischen stammesgeschichtlichen Arbeit muss stets die Möglichkeit der proterogenetischen Entwicklung berücksichtigt werden, wenn etwaige schwere Fehldeutungen vermieden werden sollen. Diese Gefahr verringert sich allerdings dadurch, dass die Proterogenese anscheinend niemals den Gesamtorganismus, sondern immer nur, wie ganz allgemein bei der frühontogenetischen Typenumgestaltung, gewisse Einzelorgane oder Merkmalsgruppen betrifft. Im Falle unserer Clymenien beispielsweise erfährt die Lobenlinie eine normale, geradlinig fortschreitende Ausgestaltung. Da es aber vielfach gerade die besonders augenfälligen morphologischen Eigenschaften sind, die der proterogenetischen Entfaltung unterliegen, kann die Auffindung der tatsächlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge dadurch zum mindesten sehr erschwert werden."

DAS AUFTRETEN VON TYPEN BEI ERBLICHEN VERÄNDERUNGEN

Die ontogenetische Entwicklung eines Lebewesens ist nicht nur durch die Vererbung (der interne Faktor) bedingt. Auf jede Veränderung der Umweltsbedingungen (die externen Faktoren) reagiert der Körper als Ganzes. Die ontogenetische Entwicklung kann da in andere Bahnen gelenkt werden. Diese „Anpassungen" des Körpers sind, soweit bekannt, nicht erblich. Eine Veränderung eines internen Faktors bewirkt ebenfalls eine Anpassung des Organismus durch einen oft weitgehenden Umbau. Dadurch kommen die harmonischen Anordnungen der Körperteile zueinander, die jedes Lebewesen aufweist, zustande. Auf eine lokale körperliche Veränderung, die durch eine Neubildung durch Mutation oder durch eine Heterochronie hervorgerufen werden kann, wird also, soweit es notwendig ist, der Körper reagieren. Es entsteht da ein neuer Typus.

Es erhebt sich nun die Frage, ob diese durch einen internen Faktor bewirkten Veränderungen des Körpers erblich werden können oder nicht. Solange der neue interne Faktor vorhanden ist, bleibt der Umbau des Körpers erhalten. Was geschieht aber, wenn diese Ursache für den Umbau verloren geht? Eine Beobachtung an dem vorliegenden Material scheint mir in diesem Zusammenhang wichtig zu sein.

Die Frühprotaspis von *Strenuella gripi* (Taf. 3 Fig. 9) hat eine glatte, durch parallele Seitenfurchen begrenzte Glabella (*Ellipsocephalus* Proterogenese). Auf der Glabella der Spätprotaspis (Taf. 3 Fig. 10) treten undeutliche Anzeichen einer Segmentation auf. *Strenuella* sens. strict. besitzt immer eine segmentierte Glabella. Bei der Frühmeraspis Stadium 1 und 2 ist diese Segmentation etwas deutlicher ausgebildet. Bei der Spätprotaspis (Taf. 3 Fig. 10) ist der sich gegen hinten verschmälernde Hinterrand der Glabella etwas aufgerich-

tet. Bei der Frühmeraspis Stad. 1 (Taf. 3 Fig. 11, 12) und 2 (Taf. 4 Fig. 1) ist die Glabella nicht mehr parallel mit dem Unterrande des Cranidium. Sie steigt schief gegen hinten oben an. Der massige Occipitallobus überragt weit den Hinterrand des Cranidium und läuft gegen hinten oft mehr oder weniger spitz zu. Diese eigentümliche Ausbildung der Glabella ist ohne Zweifel eine Rekapitulation eines Ahnenmerkmales. Später, vom Meraspisstadium 3 an bis zum Erwachsenen, ist die Glabella wieder parallel mit dem Unterrande des Cranidium. Die Grösse des Occipitallobus ist wieder stark reduziert.

Mehrere *Strenuella* Arten besitzen einen kräftigen, schief gegen hinten gerichteten Stachel am Hinterende der Glabella. Ein Vorfahre der *Str. gripi* muss einen solchen Occipitalstachel besessen haben. Der ganze Bau der Glabella der Frühmeraspis und ihrer Occipitalregion kann nur durch die Existenz eines solchen Stachels bei dem Vorfahren erklärt werden. Nur bei den einen solchen Stachel tragenden *Strenuella* Arten und anderen Trilobiten (z.B. der Olenellide *Holmia ljungneri* (Kautsky 1945)) trifft man diesen Bau der Glabellaregion. Der Occipitalstachel ist ein Kennzeichen des erwachsenen Tieres. Bei der erwachsenen *Str. gripi* und ihrer Larve fehlt jedes Anzeichen eines Occipitalstachels. Das Auftreten des vorragenden kräftigen Occipitallobus im Zusammenhang mit der Aufrichtung der Glabella gegen hinten im Larvenstadium der *Str. gripi* muss als eine Rekapitulation im Haeckelschen Sinne (Palingenese) betrachtet werden. Beim Vorfahren trat ein Occipitalstachel auf. Die Umbildung des Occipitallobus und die Schiefstellung der Glabella war eine natürliche Reaktion des Körpers auf das Erscheinen des Stachels. Bei den Larven von *Str. gripi* wird aber nur die Unterlage des Stachels — der vergrösserte Occipitallobus und die Schiefstellung der Glabella, also die Folgeerscheinungen des Auftretens des Stachels, aber nicht der Stachel selbst rekapituliert. Hier wird also eine durch die Stachelbildung erworbene Eigenschaft erblich verankert. Es wird nicht nur das durch die Mutation entstandene Neue, sondern auch die Einwirkung, die das Neue auf den Körper ausübt, erblich. Dasselbe gilt wohl für die Typenveränderungen, die durch Variationen in der Anzahl der Wachstumsgene beziehungsweise der Hormonquantitäten und durch das heterochrone Auftreten derselben entstehen. Nachdem durch die histogenetische Plastizität die Reaktionsfähigkeit in den Jugendzuständen eines Tieres am Grössten ist, kommen bei der Typogenese die stärksten Typenumwandlungen vor.

DIE TYPOGENESE BEI STRENUELLA GRIPI (SIEHE ABB. 1)

Das Auftreten der Proterogenese bei *Strenuella gripi* ist auf pag. 22 ff. ausführlich besprochen. Die Frühprotaspis von *Strenuella gripi* (Taf. 3 Fig. 9) hat durch ihre segmentlose von parallelen Seitenfurchen begrenzte Glabella und durch das Fehlen von Augenloben ein typisches *Ellipsocephalus* Gepräge, das in dieser reinen Form im erwachsenen Zustand erst bei ihrem mittelkambrischen Nachfolger, dem *Ellipsocephalus polytomus* (Taf. 2 Fig. 1) auftritt.

Bei der Untersuchung der Larven der *Str. gripi* stellte es sich heraus, dass auf die Proterogenese in der Frühprotaspis, unterbrochen durch eine Rekapitulation alter *Strenuella* Merkmale in der Spätprotaspis und in der Frühmeraspis Stufe 1 und 2, die Larven in den Meraspisstufen 3, 4, 5 und 6 (Taf. 4 Fig. 2—6) eine mehr und mehr segmentierte, gegen vorne konvergent zulaufende Glabella bekommen. Der Gedanke liegt nahe dieses Auftreten einer stärker segmentierten Glabella so zu deuten, wie Schindewolf es bei den Cephalopoden tut. Nach dieser Deutung wären sie das Wiedereinsetzen der normalen alten *Strenuella*merkmale, die rekapituliert werden. Diese sollten beim Nachkommen verschwinden und von der Protaspis an sollten dann durch alle Larvenstadien die *Ellipsocephalus* Merkmale auf das erwachsene Tier übergehen. Aus *Strenuella* ist ein *Ellipsocephalus* geworden.

Aber die Tatsache, dass *Ell. polytomus* ebenfalls im Meraspisstadium eine segmentierte Larve besitzt (Taf. 4 Fig. 7, 8, 9), zeigt, dass diese Kombination nicht richtig ist. Wie auf pag. 24 ff. beschrieben, haben die Meraspislarven von *Strenuella gripi* im Stadium 3 und 4 (Taf. 4 Fig. 2, 3; Taf. 3 Fig. 4) das Aussehen eines *Protolenus* (Taf. 3 Fig. 1, 2, 3) und im Stadium 5 und 6 (Taf. 4 Fig. 4, 5, 6) das Aussehen von *Anomocare* (Taf. 2 Fig. 10, 11). Vom *Ell. polytomus* kennt man nur Meraspislarven, die dem Stadium 5 und 6 (Taf. 4 Fig. 7, 8, 9) entsprechen. Sie haben ebenfalls das Aussehen von *Anomocare,* aber mit schmalen *Protolenus* artigen Wangen. Es hat sich also bei der Übergangsform *Str. gripi* nicht nur die extreme *Ellipsocephalus* Genanlage gebildet, die proterogenetisch erscheint, sondern es erscheint nach der Proterogenese im Meraspisstadium 3 und 4 das Bild von *Protolenus* und dann (Spätmeraspis 5 und 6) das Bild von *Anomocare*. Beide Bilder sind der Larve aufgeprägt. Ich habe diese Eigenschaft, die beim Erwachsenen wieder vollkommen verschwindet, Genoidomorphose genannt. Die Genoidomorphosen können leicht mit palaeomorphen Rekapitulationen verwechselt werden (in diesem Fall Rekapitulation der alten *Strenuella* Merkmale). Ebensowenig wie die Proterogenese stören diese beiden Genoidomorphosen das übrige Aussehen der sich ruhig entwickelnden *Str. gripi* Larve. Der zweiblasige larvale Frontallobus wird da zur tapering ridge und im Stadium 6 (Taf. 4 Fig. 6) ist der definitive Frontallobus gebildet.

Proterogenese und Genoidomorphose sind erscheinungsgemäss einander ausserordentlich ähnlich.

DIE TYPOGENESE BEI AQUILOFUSUS (SIEHE ABB. 2)

Die Entstehung des Genus *Aquilofusus* (siehe pag. 32 ff.) kommt durch eine Typogenese zustande. Die Fortentwicklung geschieht teilweise durch die phyletische Evolution oder Speciation, teilweise aber durch weitere Typogenesen. Die mit Typogenesen oft zusammenhängenden bei der Ontogenese erscheinenden Merkwürdigkeiten wie die Proterogenesen und Genoidomorphosen sind aus schon vorher erörterten Gründen bei den Mollusken weniger detailliert zu beobachten als bei den Trilobitenlarven. Es ist hauptsächlich die Form des flachen Embryonalgewindes (Protoconch) und die Skulptur der anschliessen-

den Übergangswindungen, die es erlaubt die ausserordentlich verschieden skulpturierten *Aquilofusus* Arten in ein Genus zu vereinigen.

Dieses Genus ist aus einem Zeitraum von ca. 40 Millionen Jahre bekannt. Die verschiedenen Arten weisen für ein Gastropodengenus ungewöhnlich starke Verschiedenheiten in der Schalenform und der Skulptur auf. Trotzdem tritt ausnahmslos bei allen Formen in dem frühesten dem Palaeontologen zugänglichen Jugendstadium, also dem Stadium, in dem die ursprünglich freischwimmende Larve Bodenbewohner wurde und die ersten Schalenanlagen bildete (Protoconch und Übergangswindungen), eine kurze Zeit lang dieselbe *elegantulus* Skulptur auf, um sich dann rasch in die verschiedenen Arten zu differenzieren. Der *A. elegantulus* (Taf. 5 Fig. 9, 10; Taf. 6 Fig. 1, 2) ist die älteste Art. Bei ihr setzt Form und Skulptur dieser Embryonalwindungen organisch in die Skulptur des erwachsenen Tieres fort.

Der mitteloligocaene *A. waeli* (Taf. 6 Fig. 4), der wahrscheinlich aus *A. elegantulus* im Mitteloligocaen typogenetisch entstand, hat wohl die Embryonalwindungen des *A. elegantulus,* aber dann setzt unvermittelt eine *Streptochetus* (Taf. 5 Fig. 8) Skulptur mit Längswülsten und darüber laufenden Spiralrippen ein, wie sie wohl der Vorfahre des *A. elegantulus* gehabt haben könnte. Von *A. waeli* zweigen im Mitteloligocaen und Mittelmiocaen ähnlich gebaute Formen ab. Man könnte diese Arten als konservative Formen bezeichnen, wenn sie nicht das *Aquilofusus (= elegantulus)* Embryonalgewinde hätten. Hinsch (1952) fasst diese phyletisch zusammengehörigen Formen als *α Aquilofusus* Typen zusammen.

Im Oberoligocaen beginnt der *A. elegantulus* stärker zu variieren und im Untermiocaen ist *A. elegantulus* var. *cancellata* Boll. (Taf. 6 Fig. 3) häufiger als die ursprüngliche Form. Die var. *cancellata* tendiert zu einer mehr ursprünglichen *Streptochetus* Skulptur mit Längswülsten und dichteren Spiralen, gleichzeitig aber auch zu einer Abschwächung der Skulpturen, so dass die letzten Umgänge oft nur eine schwache undeutlichere Skulptur besitzen. Im Untermiocaen erscheint der schraubenförmige *ε Aquilofusus gürichi* Gripp (Taf. 7 Fig. 11, 12, 13). Aus dem Mittelmiocaen ist der *A. elegantulus* nicht bekannt. Im unteren Mittelmiocaen treten die zu glatten Schalen tendierenden *δ Aquilofusus* Arten *A. beyrichi* (Taf. 7 Fig. 5, 6), *A. siebsi* (Taf. 7 Fig. 7) und der extrem glatte *A. oppenheimi* (Taf. 7 Fig. 9, 10), im oberen Mittelmiocaen der treppenförmig abgesetzte *ε Aquilofusus festivus* (Taf. 7 Fig. 14, 15) auf. Im Obermiocaen erscheint wieder eine phyletisch zusammengehörige Reihe — die *β Aquilofusus* Arten. Eine Variante des ältesten Vertreters dieser Arten, die mit dem typogenetisch entstandenen *A. lüneburgensis* (Taf. 6 Fig. 6, 7, 8) beginnt, wurde von Beyrich (1856) als eigene Art *A. tricinctus* (Taf. 6 Fig. 9) beschrieben. Sie ähnelt ganz ausserordentlich dem *A. elegantulus* (Homoeomorphie). Der Hauptunterschied zwischen den beiden Formen liegt darin, dass *A. tricinctus* drei starke Spiralreifen auf den Umgängen hat, während bei *A. elegantulus* nur zwei solche Spiralreifen auftreten. Aber es finden sich vereinzelt Exemplare mit zwei Spiralreifen bei *A. tricinctus* und solche mit drei Reifen beim *A. elegantulus*. Schliesslich ist noch der

A. glabriculus (Taf. 7 Fig. 8) aus dem Obermiocaen zu nennen, den Hinsch in die δ Gruppe stellt, obwohl diese Form in der Skulptur Anklänge an die β Gruppe hat. Der ebenfalls im Obermiocaen erscheinende ε *A. lategradatus* (Taf. 7 Fig. 16) hat Umgänge, die einer Wendeltreppe gleichen.

Die β *Aquilofusus* Arten — γ darf wohl nur als ein Seitenzweig von β betrachtet werden — treten in phyletischer Reihe auf. Die α Arten bilden nur Seitenzweige des α *A. waeli* (Taf. 6 Fig. 4). Die δ und ε Arten erscheinen spontan zu verschiedenen Zeiten, ohne dass es möglich ist, eine zeitliche Aufeinanderfolge dieser Arten zu erkennen. Weder die δ noch die ε Gruppe bilden eine phyletische Einheit. Der *A. elegantulus* tritt zur selben Zeit, in welcher der ε *Aquilofusus gürichi* erscheint, also im Untermiocaen in zwei Formen auf — der Typus *A. elegantulus* und die var. *cancellata,* die sich von der Stammform durch die Abschwächung der Skulpturen und das Auftreten von *Streptochetus* artigen Längs- und Spiralreifen von einander unterscheidet. Sowohl bei den δ als auch den ε *Aquilofusus* Arten tritt die Längsskulptur mehr oder weniger stark zurück. Die δ *Aquilofusus* Arten haben eine deutliche Tendenz ganz glatt zu werden, wie der *A. elegantulus* var. *cancellata* (Taf. 6 Fig. 3). Bei den ε *Aquilofusus* Arten erscheint dagegen die *elegantulus* Spiralreifenskulptur extrem verstärkt. Hinsch hat auch *A. elegantulus* zur ε *Aquilofusus* Gruppe gerechnet.

Wir erkennen nur bei dem extrem glatten δ *Aquilofusus oppenheimi* (Taf. 7 Fig. 9, 10) zwei Genoidomorphosen. Hier folgt auf das *Aquilofusus (= elegantulus)* Embryonalgewinde eine Skulptur von dichter stehenden Spiralen. Sie gleicht der Spiralskulptur von *Streptochetus* — aber auch *A. elegantulus* var. *cancellata* hat eine *Streptochetus* ähnliche Spiralskulptur, die allerdings nicht so deutlich und gut entwickelt ist wie auf den Anfangswindungen des *A. oppenheimi.* Diese Spiralskulptur kann daher nicht als eine Palaeomorphose nach dem eventuellen Vorfahren *A. elegantulus* var. *cancellata* betrachtet werden. Der ebenfalls im tonigen Sand von Hemmoor vorkommende δ *Aquilofusus beyrichi* (Taf. 7 Fig. 5, 6) hat im erwachsenen Zustand eine ähnliche Spiralskulptur wie der *A. oppenheimi* (Taf. 7 Fig. 9, 10) auf den oberen Windungen.

Die zweite Genoidomorphose entsteht auf der vierten Windung des *A. oppenheimi* durch ein Verfliessen der Mittelspiralen zu einem glatten Band, während sowohl am Vorderrand als auch am Hinterrand der Windung die dichten Spiralen fortsetzen. Ein gleiches glattes Mittelband hat der erwachsene obermiocaene *A. glabriculus* (Taf. 7 Fig. 8). Bei *A. beyrichi* (Taf. 7 Fig. 5, 6) tritt die dichte *Streptochetus* artige Spiralskulptur auch auf den letzten Windungen auf. Bei dieser Form besteht die Längsskulptur aus kurzen wulstartigen Rippen.

Verglichen mit der Typogenese bei *Strenuella* weist die Entwicklung der *Aquilofusus* Arten recht bedeutende Verschiedenheiten auf. Bei *Strenuella* entstanden zu verschiedenen Zeiten aus verschiedenen *Strenuella* Arten *Ellipsocephalus* Arten. Bei der Reihe *Strenuella gripi* — *Ellipsocephalus polytomus* kann man sehen, dass diese Umbildung auf typogenetischem Wege mit Bil-

dung einer Proterogenese und von Genoidomorphosen vor sich geht. Andere *Strenuella* Arten entwickeln sich zu *Protolenus, Micmacca,* und *Anomocare.* Eine *Strenuella* Form lebt konservativ weiter.

Nach dem vorliegenden Material scheint bei dem Genus *Aquilofusus* im Unteroligocaen aus einer unbekannten *Streptochetus* Art der *Aquilofusus elegantulus* entstanden zu sein. Diese Form hat schon vom Protoconch angefangen bis zur Mundöffnung die Skulptur, die alle anderen *Aquilofusus* Arten auf dem Embryonalgewinde haben. Hier fehlen Proterogenese und Genoidomorphosen. Sie muss deshalb zur extremen Typogenese (Displacement) gerechnet werden. Die Beibehaltung derselben Embryonalschalenskulptur bei allen *Aquilofusus* Arten bis ins Unterpliocaen, trotz den ausserordentlichen Skulpturverschiedenheiten der erwachsenen Exemplare, muss wohl als eine Folge dieser stärksten Umwandlung betrachtet werden. Aber man darf nicht vergessen, dass, trotzdem der *A. elegantulus* vom Unteroligocaen bis ins Oberoligocaen nicht nennenswert variierte, sich im Mitteloligocaen der *A. waeli* (Taf. 6 Fig. 4) mit einem totalen Rückschlag in die alte vortypogenetische *Streptochetus* Skulptur auf den Umgängen des Erwachsenen abspaltete.

Die Entwicklung des Genus *Aquilofusus* geschieht auf verschiedene Weise. Zuerst entsteht *A. elegantulus* aus einem unbekannten Vorfahren durch eine Typogenese (displacement, Archallaxis). Es erscheint dann *A. waeli* mit einem Rückschlag der Skulptur des Erwachsenen in die Ahnenform (Atavismus). Von *A. waeli* zweigen wohl durch Speciation drei sehr ähnliche Arten zu verschiedenen Zeiten ab. Durch ca. 10 Millionen Jahre lebt *A. elegantulus* ohne stärker zu variieren. Im Ober Oligocaen und am stärksten im Untermiocaen beginnt *A. elegantulus* in einer Richtung (var. *cancellata*) stark zu variieren und es entstehen durch Typogenesen (intercalation) eine Reihe von extrem gebauten Arten. Im Obermiocaen beginnt eine phyletische Evolutionsreihe mit dem Ausgangspunkt vom typogenetisch entstandenen *A. lüneburgensis* (Taf. 6 Fig. 6, 7) — *A. tricinctus* (Taf. 6 Fig. 9).

Die Frage, ob die Typogenese (Displacement) im Unteroligocaen, welcher der *A. elegantulus* sein Entstehen verdankt, und die später auftretenden Typogenesen (Intercalation) in einem Kausalzusammenhang stehen, kann nicht beantwortet werden. Bei den Typogenesen im Miocaen wurden nur bei *A. oppenheimi* Genoidomorphosen gefunden. Bei den übrigen Arten konnten keine beobachtet werden. Auch bei den Intercalation Typogenesen kommen Formen vor, die in ihrer Ontogenese keine sichtbaren Proterogenesen oder Genoidomorphosen erkennen lassen.

Obwohl die *elegantulus* Typogenese im Unteroligocaen ihrem Auftreten nach zur grossen Typogenese im Sinne Schindewolfs (Archallaxis, displacement) gehört, so hat sie doch eine Eigenschaft, die allen Beispielen Schindewolfs und De Beers fehlt. Alle *Aquilofusus* Arten haben das *A. elegantulus* Embryonalgewinde; aber bei allen α *Aquilofusus* Arten tritt beim Erwachsenwerden wieder die alte *Streptochetus* Skulptur auf. Bei den β *Aquilofusus* Arten erscheint neben der *A. elegantulus* Skulptur auch oft die alte *Streptochetus* Skulptur, jedoch meist in Mischung mit der *elegantulus* Skulptur. Der im Untermiocaen

auftretende *A. elegantulus* var. *cancellata* (Taf. 6 Fig. 3) ist ebenfalls als ein teilweiser Rückfall in die alte *Streptochetus* Skulptur zu bewerten. Aber auch bei den im Miocaen typogenetisch entstandenen Arten trifft man Formen, wo diese *Streptochetus* Skulptur mehr oder weniger bescheiden erscheint — am stärksten bei *A. beyrichi* mit seinen dichten Spiralen. Schindewolf und De Beer fordern von der Typogenese einen radikalen Umbau des Tieres, bei dem eine ganze Reihe von alten Strukturelementen für immer verschwinden, um neuen Strukturelementen Platz zu machen. Bis zu einem gewissen Grad geschieht dies auch bei *Aquilofusus*. Alle Arten haben in einem gewissen Jugendzustand (wenn sich der Protoconch und die Embryonalumgänge bilden) dasselbe Aussehen, das vollkommen neu für die Familie der *Fasciolariidae* ist. Aber die alten *Streptochetus* Skulpturen sind hier nicht für immer verschwunden, sondern tauchen immer wieder mehr oder weniger stark (bei den *α Aquilofusus* Arten hundertprocentig) nach dem erwähnten Jugendzustand auf. Es gibt also Typogenesen, bei denen die alten, bei der vorhergehenden Typogenese (displacement) verloren gegangenen Strukturen wieder auftauchen können, um in Kombination mit den neuen Strukturen aufzutreten. Manchmal können auch, wie bei den *α Aquilofusus* Arten, im erwachsenen Zustand die alten Strukturen wieder ganz dominieren. Dadurch nähert sich die Displacementtypogenese bei *A. elegantulus* den Intercalationstypogenesen. Die oligocaene *elegantulus* Displacement Typogenese unterscheidet sich von den Intercalationstypogenesen im Miocaen wesentlich dadurch, dass die *elegantulus* Typogenese nur eine neue Art, die gleichzeitig einer neuen Gattung angehört, betrifft. Die miocaenen Intercalationstypogenesen geben aber das Bild einer explosiven Evolution.

Wenn in einem Lebensraum plötzlich neue, stark aberrante Formen auftreten, ist man meist geneigt, diese als Einwanderer aus einem anderen Lebensgebiet zu betrachten. Die *Aquilofusus* Arten lebten nur im Nordseebecken, also in einem sehr begrenzten Lebensraum. Man kann jedenfalls feststellen, dass sie weder aus dem Mittelmeer, Westeuropa oder der nordamerikanischen Ostküste herstammen können. In allen diesen Lebensräumen fehlt *Aquilofusus* mit Ausnahme des *A. haueri* (R. Hörnes 1875) aus dem Schlier Oberösterreichs, obwohl sonst besonders die mittelmiocaene Fauna des Nordseebeckens (helvetische Transgression) sehr starke Beziehungen zu allen drei oben genannten Lebensräumen hat (Kautsky 1925 b). Aber auch als typogenetisch entstandene Seitenzweige des *A. elegantulus* kann man diese Formen nicht deuten. *A. elegantulus* lebte, meist da als var. *cancellata,* noch im Untermiocaen, fehlt aber in dem gut bekannten Mittelmiocaen. Im untersten Obermiocaen tritt der mit sichelförmigen Längsrippen versehene *A. lüneburgensis* (Taf. 6 Fig. 6, 7) plötzlich auf. Dieses Auftreten ist sicherlich eine Typogenese. Eine Varietät dieses *A. lüneburgensis,* der „*Fusus tricinctus*" (Taf. 6 Fig. 9) bei Beyrich, ähnelt ganz ausserordentlich dem *A. elegantulus* (Homoeomorphie). Aber *A. elegantulus* ist schon am Ende des Untermiocaen verschwunden und der *Fusus tricinctus* ist nur eine seltene Abart des *A. lüneburgensis,* der in seiner gewöhnlichen Form gar nicht dem *A. elegantulus* gleicht.

Man kann unmöglich für die δ und ε *Aquilofusus* Arten Entwicklungsreihen annehmen. Sie erscheinen, jede Art für sich, mit dem Aussehen von stark differenzierten Endprodukten. Sie müssen aber doch auseinander entstanden sein. Es liegt nahe hier grössere phyletische Sprünge zu vermuten. Spath (1924, 1925—26, 1938) ist bei seinen äusserst genauen Studien über die Ammoniten des englischen Lias auf sehr ähnliche Probleme gestossen, wie sie hier für *Aquilofusus* dargestellt sind.

Der praeadaptive Charakter der Neuerscheinungen bei den verschiedenen typogenetisch entstandenen *Aquilofusus* Arten lässt sich gut erkennen. Nur zwei Arten sind langlebig, der *A. elegantulus* und der *A. waeli.* Eine Art, der obermiocaene *A. lüneburgensis,* setzt in phyletischer Reihe ins Unterpliocaen fort. Die δ und ε *Aquilofusus* Arten stehen jede Art für sich allein. Man kann weder Vorfahren noch Nachkommen erkennen. Alle diese Arten sind kurzlebig — keine — mit Ausnahme der gemeinsamen Ausgangsart dem *A. elegantulus* und dem *A. waeli* überdauert eine Stufe. Alle sind auf kleine Lebensbezirke beschränkt und sie sind mit Ausnahme des *A. beyrichi* und des *A. festivus* sehr selten. Nur der β *A. lüneburgensis* und die aus dieser Form in phyletischer Evolution entstandenen Arten *A. semiglaber, A. eximius* und *A. puggaardi* sind häufige Arten, die in der Fauna des miocaenen Nordseebeckens eine Rolle spielten. Die δ und ε *Aquilofusus* Arten (mit Ausnahme des *A. elegantulus*) muss man infolge ihrer Seltenheit, ihrer Kurzlebigkeit und ihrer Unfähigkeit sich auszubreiten zu den schlechter angepassten Formen rechnen.

DIE TYPOGENESE BEI MACROCALLISTA ERYCINOIDES (SIEHE ABB. 3), BARBATIA BARBATA UND VENUS VINDOBONENSIS

Recht gut lässt sich eine typogenetische Entwicklung im Detail bei der *Macrocallista erycinoides — erycina* vom Oligocaen bis in die Jetztzeit verfolgen. Heute leben *M. erycina* und ihre näheren Verwandten hauptsächlich im Indischen Ozean, an der pazifischen Westküste von Japan bis Australien, im Mittelmeer und in den anschliessenden Teilen des Atlantischen Ozean. Diese Arten gehören unter den grösseren Bivalven zu den schönsten dieser Tiergruppe und sind daher besonders eifrig gesammelt und beschrieben worden. Dasselbe gilt für die tertiären Vorfahren. *Macrocallista* gehört dadurch zu den besonders gut beschriebenen Bivalven. Infolge ihrer verschiedenen Schalenform und Skulptur und dem hochentwickelten Schloss geben sie auch viele Anhaltspunkte für phylogenetische Untersuchungen. In Abb. 3 wurde versucht einen Stammbaum der *M. erycina* mit ihren Abkömmlingen zu zeichnen. Eine eingehende Analyse wurde auf pag. 44 ff. gegeben.

Die längsgerippte *M. erycinoides* (Taf. 9 Fig. 3; Taf. 12 Fig. 1; Taf. 14 Fig. 1) tritt im Aquitan und Burdigal Westfrankreichs und im Burdigal Österreichs und Italiens auf. Als Vorläufer dieser Form muss die ebenfalls längsgerippte *M. suberycinoides* aus dem Pariser Eocaen betrachtet werden. Die Unterschiede in Gestalt und Schloss sind recht gering. Hervorzuheben ist, dass

bei der eocaenen Form in der rechten Klappe der vordere Hauptzahn mit dem mittleren Hauptzahn einen spitzen Winkel bildet. Bei der *M. erycinoides — erycina* sind diese beiden Zähne parallel und steil schief gegen hinten gerichtet. Die Unterschiede zwischen der *M. erycinoides* und der rezenten *M. erycina* sind recht unbedeutend. Jedenfalls ist *M. erycinoides — erycina* eine sehr konservative Form. Im Burdigal Österreichs und Italiens erscheint die *M. erycina* var. *subtriangula* (Taf. 12 Fig. 2, 3, 4). Im Aquitan und Burdigal Westfrankreichs variiert die *M. erycinoides* stark in Bezug auf Länge und Form der Schale, aber es erscheinen auch Individuen, bei denen die Längsrippen nicht wie gewöhnlich über die ganze Schale laufen, sondern schon vor dem Hinterrande der Schale verschwinden. Die Jugendexemplare sind oft ganz glatt. Hier tritt also eine Proterogenese auf (*chione* Proterogenese). Die Schale des Vorfahren *(M. suberycinoides)* ist ganz gerippt und die glatte Schale kann keine Palaeomorphose sein.

Im Burdigal Österreichs erscheint eine der *M. erycinoides* sehr ähnliche Form, die *M. lilacinoides* (Taf. 10 Fig. 1; Taf. 11 Fig. 1, 2, 3). Diese Art ist länglicher und der vordere und mittlere Hauptzahn der rechten Klappe bildet, ganz wie bei der eocaenen *M. suberycinoides,* einen spitzen Winkel. Die *M. lilacinoides* gleicht in Form und Skulptur der Schale sehr der rezenten *M. lilacina* (Taf. 10 Fig. 2, 3). Aber bei der rezenten Form sind vorderer und mittlerer Hauptzahn der rechten Klappe parallel wie bei der *M. erycina.* Die rezente *M. lilacina* und *M. erycina* (vergleiche Taf. 10 Fig. 2, 3 mit Taf. 9 Fig. 1, 2) sind einander nicht nur im Schlossbau, sondern auch in der Berippung und Farbenzeichnung sehr ähnlich. Roemer (1869) meint, dass es sich hier wahrscheinlich nur um Varietäten handelt. Die rezente *M. lilacina* stammt nicht von *M. lilacinoides* aus dem Burdigal Österreichs ab. *M. lilacinoides* darf nur als eine mit *M. lilacina* homoeomorphe Form betrachtet werden. Man könnte versucht sein *M. lilacinoides* wegen der spitzwinkeligen vorderen Hauptzähne für einen Nachkommen der *M. suberycinoides* zu halten. Dagegen spricht aber, dass *M. lilacinoides* nur im Burdigal Niederösterreichs aufzutreten scheint und als lokale Form zu betrachten ist. Ihr Nachkomme, die *M. taurorugosa* (Taf. 10 Fig. 4, 5), erscheint im Torton Ungarns (Csepreghy — Meznerics 1954) und im Helvet Italiens (Sacco 1900). *M. lilacinoides* hat sich wahrscheinlich im Burdigal lokal von der *M. erycinoides* abgespalten. Eine zweite Art, die Schaffer (1910) als *M. chione* (Taf. 12 Fig. 5; Taf. 15 Fig. 2) beschreibt, ist ebenfalls nur auf das Burdigal Niederösterreichs beschränkt. Sie ähnelt in der Form der vollkommen glatten Schale und auch in dem Bau des Schlosses fast ganz der rezenten *M. chione* (Taf. 15 Fig. 5, 6). Aber die burdigale Form ist grösser als die rezente Art und die die seichtere Lunulazahngrube begrenzenden Seitenzähne in der rechten Klappe sind schwach ausgebildet, während sie bei der rezenten Art sehr kräftig sind (Vergleiche Taf. 15 Fig. 2 mit Taf. 15 Fig. 5). Die *M. chione* aus dem Burdigal ist eine homoeomorphe Art und ist mit der rezenten *M. chione* nicht phylogenetisch verwandt. Es finden sich Zwischenformen (Taf. 12 Fig. 6) zwischen der burdigalen *M. chione* (man kann sie *M. homoeochione* nennen) und der mit ihr zusammen

lebenden *M. erycina* var. *triangula* oder ? *M. erycinoides,* die oft, wie früher erwähnt, in der Jugend glatt ist (Proterogenese). Die glatte *M. homoeochione* stammt also direkt von einer dieser ganz gerippten Formen ab.

Der Höhepunkt der typogenetischen Entwicklung wird im Helvet Österreichs erreicht. Hier finden sich bezüglich Form und Skulptur der Schale alle Übergänge zwischen der *M. erycinoides* — *erycina* und dem da neu auftauchenden Typ der *M. italica* (Taf. 13 Fig. 4; Taf. 14 Fig. 3, 4; Taf. 16 Fig. 4). Diese Form ist gross und kurz. Die Schalenoberfläche ist glatt. Nur am Vorderabschnitt der Schale sind tiefe Längsfurchen eingeritzt. Im Schloss ist in der rechten Klappe die Lunularzahngrube rundlich und seicht und die sie begrenzenden Seitenzähnchen sind nur undeutlich und schwach ausgebildet. Wie oben erwähnt, erscheinen schon im Burdigal Westfrankreichs einzelne Exemplare der *M. erycinoides,* bei denen die Längsfurchen verschwinden, bevor sie den Hinterrand erreichen. Im Burdigal Österreichs hat *M. homoeochione* (Taf. 15 Fig. 2) eine Lunularzahngrube mit atrophierten Seitenzähnchen wie die *M. italica.* Es treten also schon im Burdigal vereinzelt Formen auf, die Anklänge an den *italica* Typus aufweisen. Im Helvet Österreichs treten langgestreckte ganzgerippte (wie *M. erycina*), halbgerippte (wie *M. italica*), glatte (wie *M. chione*) und kurze (wie *italica*) Individuen auf, die ebenfalls die verschiedenen Skulpturen aufweisen können. Die ganzgerippten Formen können das *erycinoides* — oder das *italica* Schloss haben. Die halbgerippten Individuen haben meist das *italica* Schloss. Aber in Österreich und Ungarn (Csepreghy — Meznerics 1954) kommen halbgerippte Individuen mit dem *erycina* Schloss vor (Taf. 17 Fig. 3, 4). Die glatten Exemplare haben das *italica* Schloss *(M. italicachione)* oder ein Schloss mit dem vorderen und mittleren Hauptzahn der rechten Klappe in spitzem Winkel. Dies ist ein altertümlicher Zug, der bei dem Ahnen der *M. erycinoides,* der eocaenen *M. suberycinoides,* auftritt und bei der burdigalen *M. lilacinoides* und ihrem helvetischen Nachkommen, der *M. taurorugosa,* wieder erscheint. Ich nenne diese Form *M. miochione* (Taf. 14 Fig. 2; Taf. 15 Fig. 3). Im Torton verschwindet die *M. erycina* aus Europa, die *M. italica* variiert stark, aber die Variationen sind an verschiedenen Orten mehr konstant. Die *M. miochione* lebt weiter. Im Pliocaen ist *M. italica* eine gut definierte stabilere Art geworden. Die *M. miochione* aber entwickelt sich in phyletischer Evolution. Vorderer und mittlerer Hauptzahn bilden bei dieser *M. pliochione* (Taf. 15 Fig. 1, 4) einen viel spitzeren Winkel als bei der miocaenen Form, sind aber deutlich nicht parallel. Heute leben die Abkömmlinge der *M. erycinoides* als gut definierte stabile Arten.

Ähnlich wie bei der Entwicklung der Gattung *Strenuella,* aber hier in dem kleineren Rahmen der Artbildung, lebt die *M. erycinoides* — *erycina* als konservative Form vom Aquitan bis in die Jetztzeit. Von ihr spaltet sich im Burdigal die *M. lilacinoides* mit einem atavistischen Rückschlag in den Schlossbau des eocaenen Vorfahrens ab. Gleichzeitig entsteht lokal eine ganz glatte Form (*M. homoeochione* Taf. 12 Fig. 5; Taf. 15 Fig. 2) mit einem Schloss, das Anklänge an das Schloss der erst im Helvet entstehenden *M. italica* (Taf. 16

Fig. 4) zeigt. Im Helvet spaltet sich mit starker Variabilität der erwachsenen Individuen *M. italica* mit nur vorne gefurchter Schalenoberfläche und einem veränderten Schlossbau ab. Aber es finden sich auch Individuen mit der Form und Skulptur der *M. italica,* die das *Paradione (erycina)* Schloss (Taf. 17 Fig. 3, 4) haben. Gleichzeitig entstehen glatte Formen, die entweder das *italica* Schloss *(M. italicachione)* oder aber das atavistische Schloss der *M. suberycinoides* haben. Die letztere Form, *M. miochione* (Taf. 15 Fig. 3), entwickelt sich in phyletischer Evolution über die *M. pliochione* (Taf. 15 Fig. 4) zur rezenten *M. chione* (Taf. 15 Fig. 5) mit den parallelen Schlosszähnen. Das atavistische Schloss der *M. miochione* wird auf diese Weise bei der *M. chione* wieder zum Schloss der Ausgangsart *M. erycinoides.* Die rezente *M. chione* ist homoeomorph mit der burdigalen *M. homoeochione* und der helvetischen *M. italicachione.*

Die kleinen Typogenesen *(M. erycinoides — lilacinoides, M. erycina — homoeochione, M. erycina — M. italica, M. italica — M. italicachione, M. erycina — M. miochione)* geben ein merkwürdig zusammengesetztes Bild von Neuerscheinungen, Homoeomorphien und Atavismus. Sowohl bei *M. erycinoides-erycina* als auch bei der *M. italica* können Proterogenesen in Form von glatten Jugendexemplaren oder dem glatten wirbelnahen Teil der erwachsenen Schale (z.B. Taf. 14 Fig. 1 und Fig. 3, 4) auftreten. Es sind dies Proterogenesen, die im Burdigal bei *M. erycinoides-erycina* zu *M. homoeochione,* im Helvet zu *M. miochione* werden. Bei *M. italica* wird diese glatte Jugendform nur selten zur Proterogenese, die in den selteneren glatten Individuen mit dem *italica* Schloss verwirklicht werden *(M. italicachione).* Bei *M. italica* ist dieser sehr häufig auftretende, obere, glatte Schalenteil meist eine Genoidomorphose. Bei den pliocaenen und rezenten Abkömmlingen der *M. erycinoides* fehlen alle Anzeichen von Proterogenesen und Genoidomorphosen.

Auch die Entwicklung der *Barbatia barbata* (siehe pag. 52 ff.) muss wohl als eine typogenetische Entwicklung betrachtet werden, obwohl sowohl Form als auch Skulptur und Schloss bei der Formengruppe *Barbatia* einander so ähnlich sind, dass Proterogenesen oder Genoidomorphosen, auch wenn sie vorhanden sind, nicht oder nur schwer erkennbar sind.

Hier spaltet sich von der konservativen *Barbatia barbata* (Taf. 18 Fig. 3, 4; Taf. 19 Fig. 2, 3), die vom Oligocaen bis in die Jetztzeit lebt, im Aquitan und Burdigal Westfrankreichs und Österreichs ohne Zwischenformen zu bilden die *Barbatia variabilis* (Taf. 19 Fig. 4, 5, 6) ab. Im Helvet Österreichs spaltet sich von der *B. barbata* die *B. subhelbingi* (Taf. 19 Fig. 7) ab. Cossman und Peyrot (1912) halten die *B. variabilis* nur für eine ältere Mutation der *B. subhelbingi.* Diese zwei Formen sind auch einander ausserordentlich ähnlich. Aber die *B. barbata* im Helvet Österreichs ist durch alle Übergänge (Taf. 18 Fig. 5; Taf. 19 Fig. 1) mit der *B. subhelbingi* verbunden. Die *B. subhelbingi* (Taf. 19 Fig. 7) kann sich daher erst im Helvet von der *B. barbata* abgespalten haben. Trotz der ausserordentlichen Ähnlichkeit dürfen *B. variabilis* und *B. subhelbingi* nur als homoeomorphe Formen betrachtet werden. Die im Pliocaen und Rezent auftretende *B. candida* (Taf. 17 Fig. 5) ist enge mit der

miocaenen *B. subhelbingi* verwandt und stammt ohne Zweifel von der miocaenen Form ab. Auch die im Aquitan und Burdigal lebende *B. variabilis* ähnelt ausserordentlich der *B. candida.* Trotzdem sind *B. subhelbingi* und *B. variabilis* nicht phyletisch verwandt. Beide Formen sind zu verschiedenen Zeiten aus der *B. barbata* entstanden.

Die *Venus vindobonensis* (Taf. 20 Fig. 1, 2, 3) (siehe pag. 54) scheint ein gutes Beispiel einer Art zu sein, die sich im ersten Stadium einer Typogenese (Intercalation) befindet. Im Helvet treten neben den sehr seltenen „normalen" Individuen in grossen Mengen Formen auf, die auf der dem Prodissoconch folgenden jugendlichen Schale eine von der Schale der erwachsenen Individuen vollkommen verschiedene Skulptur aufweisen. Es konnten im bearbeiteten Material vier verschiedene Skulpturtypen — jede an verschiedenen Exemplaren — unterschieden werden. Diese eigentümlichen, fremdartigen Skulpturen halten mehr oder weniger lange auf der Schale an, um plötzlich durch die erwachsene *vindobonensis* Skulptur ersetzt zu werden. Die Skulpturen des oberen Schalenteils gleichen den Schalenskulpturen anderer verwandter erwachsener Formen und ich sehe sie als Genoidomorphosen an. Sehr ähnliche Beobachtungen hat Spath an Ammoniten gemacht.

Spath (1926 pag. 137 ff.) macht auf die eigentümlichen Form- und Skulpturverschiedenheiten bei dem Echioceratiden (Ammonit) *Gagaticeras* aus dem Lias Englands aufmerksam. Diese Verschiedenheiten sind bei *Gagaticeras* generisch, bei *Venus vindobonensis* artlich und subgenerisch. Während die erwachsenen Umgänge bei *Gagaticeras* einander gleichen, treten bei den verschiedenen jugendlichen Individuen und auf den jugendlichen Windungen der Erwachsenen wie bei der *Venus vindobonensis* verschiedene Skulpturen auf, die den Skulpturen einiger verwandter Ammonitenformen gleichen. Die Skulptur mancher Individuen (Spath 1926 pag. 46) im Jugendzustand gleicht der Skulptur des erwachsenen Nachkommen *Echioceras* und wird von Spath als Proterogenese (er nennt dies Caenogenese) gedeutet. Aber andere Skulpturen auf anderen Individuen möchte Spath (1926 pag. 138) durch die Reaktion der empfindlichen Jugendform auf die verschiedene Natur des Wassers (Tiefe, Temperatur, Nahrungsinhalt etc.) entstanden denken. Man sollte da erwarten, dass nicht nur die Jugendformen vom *Gagaticeras* diese Eigentümlichkeit aufweisen. Soweit mir bekannt, sind bisher nur bei *Venus vindobonensis* und *Gagaticeras* solche eigentümliche Skulpturveränderungen im Jugendzustand beschrieben worden. Andere mit diesen Formen gleichzeitig lebende Jugendexemplare von Ammoniten und Bivalven müssten für das abnormale Wasser vollkommen unempfindlich gewesen sein. Ausserdem sind es Skulpturen anderer, verwandter erwachsener Formen, die erscheinen und keine abnormalen Skulpturen. De Beer (1951 pag. 39) hält diese Skulpturvariationen des jungen *Gagaticeras* für caenogenetisch und entstanden durch die grössere histogenetische Plastizität der Larven. Aber sowohl die Gastropoden als auch die Bivalven erwerben nach dem meist freischwebenden Jugendstadium (Veliger, Trochosphäre) im Protoconch beziehungsweise Prodissochonchstadium eine glatte Schale. Bei skulpturierten Mollusken beginnen nach diesem glatten Stadium die Skulpturen zuerst

schwach, um dann auf dem Gehäuse oder der Schale, die meist der des Erwachsenen weitgehend gleicht, immer stärker zu werden. Die Skulptur einer Molluskenschale muss wohl als ein Kennzeichen des erwachsenen Tieres und nicht seiner Larve betrachtet werden. Dass sie schon vor der Geschlechtsreife auftritt ist ganz natürlich — sie tritt eben gleichzeitig mit der Ausbildung der Gastropodenumgänge und der Muschelschale auf, die schon vom Prodissoconch angefangen, zusammen mit der Skulptur, zuerst mehr undeutlich und dann immer prägnanter zur Form und Skulptur der erwachsenen Schale werden. Die auf dem oberen Teil der meisten *Venus vindobonensis* Exemplare auftretenden fremden Skulpturen gleichen auch den Skulpturen verwandter erwachsener Formen. Dies beweist, dass sie keine caenogenetischen Merkmale sind.

Die im Helvet häufige *Venus vindobonensis* wird im Torton sehr selten. Auf den tortonen Exemplaren tritt nach dem glatten Prodissoconch immer gleich die *vindobonensis* Skulptur auf. Genoidomorphosen fehlen hier. Nachdem schon im Helvet — allerdings da recht selten — solche „konservative" Exemplare vorkommen, muss man annehmen, dass diese im Torton weiterlebten, während die Formen mit Genoidomorphosen ausstarben.

DIE EXPLOSIVE EVOLUTION UND DER ZUSAMMENHANG ZWISCHEN TYPOGENESE UND UMWELTSBEDINGUNGEN

Während Simpson und Cloud sich bei ihren Betrachtungen über die sprunghafte Evolution (quantum evolution, Paedomorphosis) mit *einer* Tierform beschäftigen, deren Nachkomme eine andere Tierform ist, die infolge der Typogenese in ein anderes Genus oder Familie oder noch höhere systematische Einheit gestellt werden muss, geben die in dieser Arbeit angeführten Beispiele gleichzeitig das Bild der Aufspaltung eines Genus in mehrere Genera oder einer Art in mehrere Arten. Dadurch kommen diese Beispiele in das Gebiet eines Evolutionsgeschehens, das Simpson (1944) explosive evolution, Cloud (1948) eruptive evolution nennt. Schindewolf (1950) beinhaltet in seinem Begriff der Typogenese die Aufspaltung einer Form in mehrere Formen. Aber nach ihm ist diese Aufspaltung eine parallelgerichtete Aufspaltung; das heisst, wenn eine Form typogenetisch eine neue Familie bildet, so gehören alle die aus dieser Form aufgespalteten Formen in diese Familie und werden nur zu verschiedenen Gattungen. Auch Simpson und Cloud erkennen einen Zusammenhang zwischen der quantum evolution und der explosiven Evolution. Aber nach ihnen sind es die Umweltsbedingungen, die das Zusammenspiel beider Vorgänge hervorrufen. Simpson, der sich speciell auf die Entwicklung der Säugetiere stützt, macht in erster Linie die leeren Lebensräume dafür verantwortlich, die durch das Aussterben einer Tiergruppe freigeworden sind. Praeadaptive Formen haben hier durch den verminderten Selectionsdruck die Möglichkeit sich zu entwickeln. Cloud meint für die marinen Invertebraten, dass bei grossen Meeresregressionen es zum Auftreten ökologischer Nischen kommt, die unbesiedelt sind und das Einwandern und die Existenz paedomorpher Typen begünstigen. Das auf pag. 86 angeführte Beispiel des sarmatischen leeren

Meeresraumes zeigt jedoch, dass in diesem Meeresraume eine typogenetische Entwicklung nicht aufzutreten scheint.

Die in dieser Arbeit angeführten Beispiele von Typogenesen lassen keinen Zusammenhang mit den Veränderungen in der Umwelt erkennen. Die Entwicklung von *Strenuella* zu *Ellipsocephalus* ist zu geologisch verschiedenen Zeiten in verschiedenen Lebensräumen vor sich gegangen. Auch das auf das Nordseebecken beschränkte Genus *Aquilofusus* hat, wie auf pag. 43 ausgeführt, zwei starke Meeresregressionen und die grosse helvetische Transgression mit bedeutendem allgemeinen Faunenwechsel ausgehalten, ohne nennenswert zu reagieren. Der Zerfall der *Barbatia barbata* scheint nur auf das Helvet Österreichs beschränkt gewesen zu sein. Auch bei der *Macrocallista erycinoides* scheint die Typogenese sowohl im Burdigal als auch im Helvet am intensivsten im österreichischen Raume vor sich gegangen zu sein. Aus den Andeutungen Cossmann und Peyrots (1910) zu schliessen, war aber die Variabilität der *M. erycinoides* schon im Aquitan Frankreichs recht bedeutend. Sowohl bei *M. erycinoides* im Burdigal und Helvet als auch bei *M. italica* im Helvet war dort die *M. chione* Proterogenese ausgebildet. Die *Venus vindobonensis* schliesslich, mit ihrer im Keime erstickten Typogenese, tauchte als Lokalform während der helvetischen Transgression auf und nur die von der Genoidomorphose nicht ergriffenen Formen lebten als Seltenheit in der tortonen Regressionsperiode desselben Lebensraumes weiter.

Viele hier erwähnte Formen gehören zu den häufigeren Arten, die oft besonders zu Beginn der Typogenese eine starke Variabilität aufweisen. Diese Variabilität erstreckt sich da in den Übergangsstadien hauptsächlich auf die verschwindenden Merkmale des Vorfahren und die kommenden Merkmale des Nachkommen. Die oben gegebenen Beispiele haben also mehr den Charakter einer explosiven Evolution im Sinne Simpsons als einer Typogenese im Sinne Schindewolfs, bei der alle neu entstandenen Formen einer einzigen Gruppe (Familie, Genus etc.) angehören sollen. Dabei ist noch hervorzuheben, dass ein Teil der Art sich bei der Typogenese vollkommen konservativ verhält und in der alten oder in nur wenig veränderter Form weiterlebt.

Simpson fordert für das Auftreten einer Typogenese, dass die betreffende Art oder systematisch höhere Form gewöhnlich in kleinen, vollkommen isolierten Einheiten (Lebensräumen) vorkommt. *Strenuella gripi* (Taf. 1 Fig. 1, 2, 3, 4) ist bisher nur vom Aistjakk bekannt und ist hier bei weitem das häufigste Fossil. Diese Form hatte jedenfalls keine sehr grosse Verbreitung. In Schonen findet sich in gleichaltrigen Ablagerungen die *Strenuella* nov. spec. (siehe pag. 18). In Mjösen und in West Norwegen kommt in gleichaltrigen Ablagerungen die *Strenuella linnarssoni* Kiaer (1917) (Taf. 1 Fig. 5, 6) häufig vor. In Skandinavien gab es im höchsten Unterkambrium (Protolenuszone) drei Lebensbezirke, in denen die oben erwähnten mit einander verwandten *Strenuella* Arten deutlich getrennt lebten. Auch *Aquilofusus* ist, mit Ausnahme des vereinzelten Auftretens des seltenen *A. haueri* R. Hörn im Schlier Oberösterreichs, ganz auf das Nordseebecken beschränkt. Innerhalb dieses Lebensraumes haben die meisten Arten eine sehr eng begrenzte Verbreitung. *Venus vindobonensis*

ist nur aus dem Wiener Becken bekannt, dort aber im Helvet sehr häufig. Die zerfallenden Arten *Barbatia barbata* und *Macrocallista erycina* kommen im Helvet der ganzen Thetis und der atlantischen Westküste Frankreichs häufig vor. Aber, wie früher erwähnt, scheint der intensive Zerfall, verbunden mit ausserordentlicher Variabilität dieser Formen hauptsächlich im österreichischen Gebiet vor sich gegangen zu sein. Die westfranzösischen Formen weisen allerdings auch eine recht starke Variabilität auf.

Das Entstehen von typogenetischen Formen scheint in enger begrenzten Lebensräumen vor sich zu gehen. Es ist aber nicht an Regressionsperioden gebunden.

Nach Schindewolf sollten nach einer Typogenese die neu entstandenen Formen sich im Sinne seiner Typostase (= phyletic evolution bei Simpson) weiter entwickeln. Das hier besprochene Material verhält sich in dieser Beziehung folgendermassen: Von der Weiterentwicklung der Nachkommen von *Strenuella* kann man nichts genaueres aussagen. Die wenigen Fundorte von unter- und mittelkambrischen Fossilien geben zu wenig Auskunft, um den Entwicklungsgang genauer verfolgen zu können. Bei *Aquilofusus* sind es zwei Arten, *A. waeli* und *A. elegantulus,* die vom Mitteloligocaen bis ins Mittelmiocaen beziehungsweise Untermiocaen unverändert lebten. Die übrigen 15 Arten sind ausserordentlich kurzlebig. Nur der *A. waeli* und der *A. lüneburgensis* haben Nachkommen, die sich durch Speciation und durch phyletische Evolution bildeten. Bei *Macrocallista erycina* und *Barbatia barbata* geschah die Aufspaltung der Art im Miocaen. Von da an bis in die Jetztzeit, also durch 16 Millionen Jahre, hat sich die Grundform so gut wie unverändert erhalten. Die bei einer Typogenese entstehenden Formen scheinen sich in ihrer Weiterentwicklung sehr verschieden verhalten zu können. Aber alle hier angeführten Beispiele von Typogenesen zeigen, dass sich aus verschiedenen Arten eines Genus, das in Typogenese begriffen ist, einander sehr ähnliche Formen entwickeln können (Homoeomorphie).

EINE ANALYSE DER EIGENSCHAFTEN DER PROTEROGENESE UND DER GENOIDOMORPHOSE

Ein von K. E. von Baer aufgestelltes Gesetz (citiert nach de Beer) besagt, dass im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung sich ein Tier mehr und mehr von der Form anderer Tiere entfernt. Die jugendlichen Tiere von verwandten Arten, Gattungen, Familien und höheren Einheiten sind also einander viel ähnlicher als die erwachsenen Formen. Aber es gibt Fälle, in denen das Umgekehrte eintrifft, dass nämlich die Jugendformen einander sehr unähnlich sein können, sich aber zu gleich oder sehr ähnlich aussehenden Erwachsenen entwickeln. De Beer (1951 Kapitel 6 und 17) hat eine ganze Reihe von Beispielen für diese Eigenheit (Poecilogonie) aus den verschiedensten Tierkreisen (Spongien, Würmer, Echinodermen, Insekten, Amphibien etc.) zusammengestellt.

Die Jugendformen der Tiere sind meist ebenso wie die Erwachsenen den Einflüssen der Umgebung ausgesetzt und können noch intensiver als diese auf

diese Einflüsse reagieren, da, wie früher erwähnt, das jugendliche Tier viel plastischer ist. Oft führen die Jugendformen eine ganz andere Lebensweise als die Erwachsenen. Dies drückt sich natürlich in dem oft sehr von dem erwachsenen Tier verschiedenen Bau der Larven aus. Die Ursache für den Dimorphismus von Larven einer Art oder einiger nahe verwandter Arten kann auf zwei verschiedene Ursachen zurückgeführt werden.

Die eine Ursache ist wohl die, dass die Jugendformen einer oder nahe verwandter Arten vollkommen verschiedene Lebensweisen führen können und dadurch die Selektion ganz verschieden auf sie einwirkt. Es ist das ein Fall, dessen da noch nicht erblich gewordener Anfang als Adaptionsdimorphismus (vergl. pag. 80) beschrieben wurde. Es wurden nur erwachsene Formen beschrieben. Bei den Jugendformen dürfte durch die erhöhte Plastizität, und durch Heterochronie dieser Vorgang tiefer und schneller in einem erblich werdenden Dimorphismus im Bau resultieren.

Die andere Ursache kann man mit dem Ausgangspunkt von der *Venus vindobonensis* (pag. 54) (Taf. 20 Fig. 1, 2, 3) betrachten. Hier treten in der Jugend nicht weniger als vier verschiedene Skulpturformen auf, nach denen mehr oder weniger früh, aber immer plötzlich, die *Venus vindobonensis* Skulptur erscheint. Dieses Auftreten von vier verschiedenen Jugendskulpturformen bei einer einzigen Art kann nicht durch Adaption erklärt werden. Die Tiere lebten gleichzeitig im selben Milieu. Weiters ähneln auch diese so verschiedenen Skulpturen den Skulpturen anderer verwandter erwachsener Arten. Es sind verschiedene Anlagen, die da zu Tage treten. Bei rezenten Arten und bei fossilen Formen, von denen man weder Vorfahren noch Nachkommen kennt, kann man unmöglich beurteilen, ob es sich um eine Proterogenese oder eine Genoidomorphose handelt. Es ist wohl auch oft schwer zu erkennen, ob eine caenogenetische Jugendanpassung oder eine auf die Erwachsenen übergehende Neuheit auftritt. Die adaptiven Neuerwerbungen im Larvenstadium gehen im allgemeinen nicht in das Stadium des geschlechtsreifen Erwachsenen über. Wenn eine Art neoten wird, ist dies der Fall. Da wird das betreffende Jugendstadium bei Eintritt der Geschlechtsreife fixiert und zum Bild des Erwachsenen. Auch bei der Merostase gehen solche larvale Neuerwerbungen auf den Erwachsenen über.

Man sieht, dass bei einer Form, die sich in der Typogenese befindet, nicht nur das Neue, das den Nachkommen charakterisiert, vorhanden ist. Es liegen in ihr oft eine ganze Reihe von Anlagen, die bei der betreffenden Art und ihren Nachkommen nie im erwachsenen Zustand erscheinen brauchen, die aber bei verwandten Arten auftreten können. Das Eigntümliche ist aber, dass nach dem hier vorgelegten Materiale die Intercalationstypogenese immer Hand in Hand mit einer explosiven Evolution zu gehen scheint. Und da ist gewöhnlich ein Teil der Art konservativ geblieben (siehe Fortsetzen der Gattung *Strenuella* ins Mittelkambrium, Fortsetzen der *Barbatia barbata* und der *Macrocallista erycina* in die Jetztzeit, Auftreten von Exemplaren mit der *vindobonensis* Skulptur vom Prodissoconch angefangen bei *Venus vindobonensis*).

Bei *Macrocallista erycinoides* und *Barbatia barbata* war während des Zer-

falles der Art in mehrere Arten eine ausserordentlich starke Variabilität gerade der Kennzeichen auffällig, die die Ursprungsart von der neu entstehenden Art unterscheiden. Die bei diesen Formen auftretenden Genoidomorphosen und Proterogenesen variieren aber nicht. Dasselbe gilt von den Genoidomorphosen bei *Venus vindobonensis* und der Proterogenese und den Genoidomorphosen bei *Strenuella gripi — Ellipsocephalus polytomus,* obwohl die erwachsene *Str. gripi* stark zwischen den alten *Strenuella* Merkmalen und den neuen *Ellipsocephalus* Merkmalen (vergleiche Taf. 1 Fig. 2, 4 mit Fig. 1, 3) variiert. Anders scheint sich *Aquilofusus* zu verhalten. Bei den durch Intercalation Typogenese entstandenen δ und ε *Aquilofusus* Arten ist, wie bei allen *Aquilofusus* Arten, das *elegantulus* Embryonalgewinde ausgebildet, aber die einzelnen entstehenden Arten zeigen keinerlei Zwischenglieder untereinander. Sie entstehen scheinbar vom Anfang an als scharf von einander abgegrenzte Arten. Sie ähneln dadurch sehr der Displacement Typogenese. *Aquilofusus oppenheimi* hat deutliche Genoidomorphosen und ich stelle hier die δ und ε *Aquilofusus* Arten als Beispiele der Intercalation Typogenese auf; aber es ist möglich, dass hier Typogenesen vorliegen, die eine Mittelstellung zwischen der Intercalation und dem Displacement einnehmen.

Das oben citierte Baersche Gesetz (oder besser Regel) besagt, dass die Jugendformen von verwandten Arten, Gattungen und höheren Einheiten einander viel ähnlicher sind als ihre erwachsenen Individuen. Diese Regel bestätigt, dass die in Jugendstadien sichtbare Artumwandlung (Typogenese = quantum evolution = Paedomorphose mit Ausschluss der phyletischen Neontenie) zu den selteneren Ursachen der Evolution gehören. Bei den viel gewöhnlicheren Ursachen der Artenumwandlung: der Speciation und der phyletic evolution treten die phyletischen Neuheiten mit oder kurz vor dem Eintritt der Geschlechtsreife auf. Die Neuheiten werden dann bei den Nachkommen chronologisch im Jugendzustand rekapituliert. Diese bei den meisten Tieren ausgeprägte Notwendigkeit chronologisch zu rekapitulieren ist wohl die Ursache, dass so selten Ausnahmen von der oben genannten Baer'schen Regel vorkommen. Die Larve kann unter dem Druck der Selection weitgehend caenogenetische Neubildungen erwerben, so dass oft die Jugendform der erwachsenen Form vollkommen unähnlich ist, aber sie muss die Genanlagen des geschlechtsreifen Tieres ungraviert mit sich führen. Diese treten dann erst in späteren Larvenstadien oder beim Erwachsenen in Erscheinung. Die Tatsache, dass Larven ganz verschieden aussehen können und doch zu gleichen oder sehr ähnlichen erwachsenen, geschlechtsreifen Tieren werden, zeigt, dass die larvalen Gewebe weitgehend bei einer Art beeinflussbar sind, dass aber diese so verschiedenen Larven doch die Genanlagen des erwachsenen Tieres unberührt mit sich führen. Dies erklärt die weitgehende Konstanz der Arten, oder ihre nur von den Erwachsenen und dem schon weiter vorgeschrittenen Larvenstadium ausgehende, langsame und schrittweise mehr oder weniger geradlinige Umbildung (phyletische Evolution). Wird aber die in den Larven mitgeführte Genanlage des Erwachsenen schon in der Larve verändert, so treten sie oft phaenotypisch als Proterogenese oder Genoidomorphose bei den jugendlichen Individuen als ganze Bilder in Erscheinung, die dem entsprechenden Jugendstadium aufgeprägt sind.

Proterogenetische und genoidomorphe Neuerscheinungen haben nicht den Charakter von larvalen (caenogenetischen) Neuheiten. Man sieht dies sehr gut bei *Strenuella gripi*. Hier ist im Protaspisstadium (Taf. 3 Fig. 9, 10) die Glabella segmentlos und die Seitenfurchen sind parallel (Proterogenese). Im Spätmeraspisstadium (Taf. 4 Fig. 3—6) ist die Glabella kräftig segmentiert und ihre Seitenfurchen sind gegen vorne konvergent (Genoidomorphose). Unter den kambrischen Trilobiten finden sich sowohl freischwimmende Formen als auch bodenbewohnende Arten. Die freischwimmenden Arten sind flach gebaut, mit flachen, oft stärker bedornten Pleuren und grösseren Wangenstacheln. Sie haben gut entwickelte Augenleisten. Die Bodenbewohner sind mehr tonnenförmig gebaut, mit abgeknickten, dornenlosen Pleuren und mehr oder weniger reduzierten, stachellosen freien Wangen. Augenleisten fehlen. Von den aus *Strenuella* sich entwickelten Gattungen gehörten die erwachsenen *Ellipsocephalus* Arten zu den bodenbewohnenden Typen, während *Protolenus* und *Anomocare* zu den freischwimmenden Typen gehören. Die Larven von *Strenuella gripi* und *Ellipsocephalus polytomus* schwebten, ihrer flachen Form und der starken Bestachelung des Kopfschildes und der Pleuren nach zu schliessen, im Wasser. Es ist sehr wahrscheinlich, dass alle Larven der Gattung *Strenuella* und der aus ihr entstehenden Gattungen im Wasser schwebten. Bei den nicht in Typogenese befindlichen kambrischen Trilobiten, deren Larvenstadien bekannt sind, sind Konvergenz oder Parallelität der Seitenfurchen der segmentierten oder glatten Glabella und auch die Ausbildung oder das Fehlen von Augenleisten von der Protaspis angefangen bis zum erwachsenen Tier gleichmässig ausgebildet. Bei *Strenuella gripi* aber hat die Protaspis parallele Seitenfurchen, eine unsegmentierte Glabella und keine Augenleisten. In der Spätmeraspis ist die konvergente Glabella stark segmentiert und Augenleisten sind entwickelt. Beim erwachsenen Tier ist die Glabella vollständig oder beinahe glatt, ihre Seitenfurchen sind parallel und Augenleisten fehlen. Die Protaspis war flach, aber in der Skulptur und Form der Glabella und durch das Fehlen der Augenleisten ähnelt die Protaspis der erwachsenen Form *Strenuella gripi* und noch deutlicher ihrem Nachkommen *Ellipsocephalus polytomus* viel mehr als dem Entwicklungsstadium der eigenen Spätmeraspis. Es ist also das Bild des e r w a c h s e n e n, bodenbewohnenden *Ellipsocephalus polytomus,* das hier der flachen, schwebenden Protaspis von *Strenuella gripi* aufgeprägt ist und nicht larvale Neuerwerbungen.

Die Spätmeraspis von *Str. gripi* mit ihren grossen Wangenstacheln, der stark segmentierten gegen vorne konvergenten Glabella und den starken Augenleisten, könnte man für eine für die freischwebende Larve günstige Rekapitulation der *Strenuella* Merkmale der Vorfahren von *Str. gripi* halten. Aber bei keiner *Strenuella* ist die Segmentierung der Glabella so kräftig, die Augenleisten so gut entwickelt und die Wangenstachel so gross wie bei der Meraspis von *Str. gripi.* Schliesslich kann man sich fragen, warum die Meraspislarve im Stadium 3 und 4? schmale Wangen mit langen Stacheln (Taf.3 Fig. 4) und im Stadium 5 und 6 breite Wangen mit kürzeren Stacheln (Taf. 3 Fig. 5) trägt. Das Breitwangenstadium im Stadium 5 und 6 ist vollkommen unmotiviert, da im Sta-

dium 3 und 4 die Wangen schmal sind und beim Erwachsenen wieder schmal werden (Taf. 3 Fig. 8). Es tauchen hier Bilder auf, die weder die larvalen noch die erwachsenen Vorfahren von *Str. gripi* jemals besessen haben, die aber dem erwachsenen *Protolenus* und *Anomocare* so gleichen, dass, wie früher erwähnt, eine Spätmeraspislarve von *Ellipsocephalus polytomus* als *Anomocare balticum* beschrieben wurde. Die Proterogenese der Protaspis von *Str. gripi* wird beim Nachkommen dieser Art zur Form des Erwachsenen. Die zwei Genoidomorphosen der *Str. gripi* setzen aber auf der Spätmeraspis der Nachkommen (*Ell. polytomus*) (Taf. 4 Fig. 7, 8, 9) als Genoidomorphose etwas abgeändert (Ausfallen des Breitwangenstadium) fort.

Bei dem grösseren Teil der Tiere erscheinen die Anlagen der Erwachsenen im Laufe der ontogenetischen Entwicklung mehr oder weniger früh bei den Larven, weil bei einem grossen Teil der Tiergruppen der Übergang vom Larvenstadium zum erwachsenen Tier ein allmählicher ist und der Bau einzelner Organe oder Teile des Erwachsenen verschieden früh in den Larven erscheint. Aber weder die Proterogenese noch die Genoidomorphose ist eine Entwicklung der Anlagen der Erwachsenen in dem Sinne, wie dies bei der Acceleration der Glabella von *Paradoxides pinus* auf pag. 10 ff. beschrieben ist:

1) Weil die proterogenetischen und genoidomorphen Bilder die larvale Entwicklung nicht im geringsten beeinflussen, während das bei der Acceleration der Glabella des *Paradoxides pinus* in hohem Grade der Fall ist.

2) Weil nicht das Bild des eigenen Erwachsenen erscheint, sondern die neu entwickelte Form des Nachkommen oder Verwandten.

3) Weil diese neu auftretenden Bilder nur in einem bestimmten Larvenstadium erscheinen und dann verschwinden, um bei der Proterogenese beim erwachsenen Nachkommen wieder aufzutauchen.

Die Proterogenesen und Genoidomorphosen müssen als die sich in der Larve entwickelnden Anlagen des Erwachsenen betrachtet werden. Bei einer normalen Entwicklung (Speciation, phyletic evolution) bleiben diese Anlagen unberührt, oder sie verändern sich nur langsam. Sie treten nur auf den Körperteilen der Larven auf, die schon soweit entwickelt sind, dass sie den entsprechenden Körperteilen des erwachsenen Individuums gleichen oder sehr ähnlich sind. So sind, wie schon früher erwähnt, die Glabella mit Ausnahme des larvalen Frontallobus und die Augenleisten bei den unter- und mittelkambrischen Trilobiten bei der Protaspis schon ganz gleich gebaut wie bei den Erwachsenen. Dagegen sind noch keine freien Wangen entwickelt. Die *Ellipsocephalus* Proterogenese auf der Protaspis von *Strenuella gripi* (Taf. 3 Fig. 9) ist auf diese beiden Merkmale beschränkt. Die Genoidomorphosen von *Str. gripi* (Taf. 4 Fig. 2—6) und *Ell. polytomus* (Taf. 4 Fig. 7, 8, 9) treten erst auf der späteren Frühmeraspis und der Spätmeraspis auf. Hier sind bei diesen Arten die freien Wangen schon entwickelt. Diese Genoidomorphosen sind auch nicht nur der Glabella und den Augenleisten, sondern auch den freien Wangen aufgeprägt. Trotzdem geht aber die normale Entwicklung der larvalen Teile wie bei den nicht von der Typogenese ergriffenen Trilobiten unbekümmert vor sich.

Das hier gesagte gilt auch für die anderen behandelten Typogenesen bei *Aquilofusus,* den Formenkreisen der *Barbatia barbata* und der *Macrocallista erycinoides,* sowie für *Venus vindobonensis.* Es handelt sich bei den Proterogenesen und Genoidomorphosen immer um Erscheinungen, die auf den Larven oder Jugendexemplaren Skulpturen von Erwachsenen abbilden.

Die den proterogenetischen und genoidomorphen Erscheinungen ausgesetzten Körperteile sind larvale Körperteile, die wohl schon den entsprechenden Körperteilen des Erwachsenen gleichen, aber doch noch nicht fertig gebildet sind. Durch die histogenetische Plastizität können die proterogenetischen und genoidomorphen Bilder auftauchen und im Laufe der ontogenetischen Entwicklung wieder verschwinden, um einer konservativen Entwicklung Platz zu machen. Erst bei späteren Nachkommen dieser Art manifestiert sich das proterogenetische Bild dauernd beim Erwachsenen — das genoidomorphe Bild verschwindet wohl mehr oder weniger schnell.

Schindewolfs Definition der Proterogenese stimmt nicht ganz mit den aus dem vorliegenden Materiale gewonnenen Erfahrungen überein. Nach Schindewolf sollte auf die Proterogenese in einem bestimmten Larvenzustand, nach ihrem Verschwinden, die normale ontogenetische Entwicklung wieder eintreten, die die betreffende Art hatte, bevor sie in den Zustand der Typogenese kam. Aus diesen normalen Larven entwickelt sich dann das erwachsene Tier, das ebenfalls dem erwachsenen Tier des vortypogenetischen Zustandes gleicht. Erst bei einem späteren Nachkommen sollte von dem Auftauchen der Proterogenese an dieser Zustand sich weiter zu dem neuen erwachsenen Tier entwickeln.

Nach dem vorliegenden Materiale ist dieser Vorgang nicht gleich bei allen Formen. Bei *Macrocallista erycinoides* kann der Verlauf der Spaltung von der alten stabilen Form *M. erycinoides* sozusagen fortlaufend beobachtet werden. Hier variiert im Burdigal die Art schon stark. Im Helvet erreicht die Variabilität ihren Höhepunkt, um im Torton einer stärker betonten lokalen Sonderung der Typen Platz zu machen. Im Helvet haben die Formen mit der *erycina* Skulptur oft das *erycina* Schloss und die Formen mit der glatten *chione* Skulptur das atavistische Schloss der *M. suberycinoides.* Die Formen mit der nur vorne gefurchten *italica* Skulptur scheinen in Westfrankreich und Italien nur das neue *italica* (*Macrocallista* sens. strict.) Schloss zu haben. In Österreich und Ungarn haben dagegen die Individuen mit nur vorne gefurchten Schalen oft das Schloss der *M. erycina* (*Paradione* Schloss) (Taf. 17 Fig. 3). Formen mit der *erycina* oder der *chione* Skulptur können auch das *italica* Schloss haben (*M. italicachione*). *M. italica* hat oft in der Jugend oder auf den wirbelnahen Teilen der Schalen des Erwachsenen die *chione*- und *erycina* Skulptur, oder nur die *chione* Skulptur. Aber die ganz gerippten Formen mit dem *erycina (Paradione*) Schloss und die ganz glatten Schalen *M. miochione* (mit dem *M. suberycinoides* Schloss) und die *M. italicachione* mit dem *italica* Schloss haben nie im Jugendzustand oder auf dem wirbelnahen Teile der Schale die nur am Vorderrand gefurchte *italica* Skulptur.

Hier liegt der genetische Sprung von der Sectio *Paradione* zur Sectio *Macrocallista* sens. strict. Dieser Sprung hat teilweise den Charakter der Displacement

Typogenese. Denn es kommt nie eine *italica* Proterogenese oder Genoidomorphose bei dem Ahnen der nur vorne gefurchten *M. italica* vor. Aber nicht entsprechend der Displacement Typogenese ist das Vorkommen der ganz gerippten und ganz glatten Formen mit dem *italica* Schloss und das häufige Auftreten der *chione* Proterogenese oder Genoidomorphose und der *erycinoides* Palingenese auf den Individuen mit nur vorne gefurchter Schale. Dass in Österreich und Ungarn Individuen mit nur vorne gefurchter Schale auftreten, die aber das *Paradione* Schloss (Taf. 17 Fig. 3, 4) besitzen, scheint mir ein Beweis zu sein, dass die Typogenese der *M. italica* in dem österreich-ungarischen Raume vor sich gegangen ist. Man kann hier gut den Unterschied zwischen einer durch Typogenese und einer durch die phyletische Evolution entstandenen Entwicklungsreihe erkennen. Bei der typogenetischen Entwicklung *Macrocallista erycina — M. italica* gibt es keine Zwischenglieder zwischen dem *Paradione* Schloss der *M. erycina* und dem neuen Schloss der *M. italica.* Ebensowenig gibt es Übergänge zwischen dem Schloss der *M. erycina* und dem atavistischen Schloss der aus dieser Form typogenetisch entstandenen *M. miochione.* Aber bei der durch phyletische Evolution gebildeten Entwicklungsreihe *M. miochione — M. pliochione — M. chione* ist das Schloss der *M. pliochione* ein Zwischenglied zwischen dem Schloss der *M. miochione* und der *M. chione.*

Bei *Aquilofusus* fehlen solche Entwicklungsreihen. Hier kann man nur sagen, dass bei dieser Gattung vor dem Protoconch eine eigentümliche, dem *Aquilofusus elegantulus* ähnliche Skulptur der Anfangswindung bei allen Formen auftritt. Bei zwei Arten (*A. elegantulus* (Taf. 5 Fig. 9) und *A. tricinctus* (Taf. 6 Fig. 9) = *lüneburgensis* var), setzt diese Skulptur direkt im erwachsenen Zustand fort. Bei anderen tritt nach dem *elegantulus* Anfangsumgang eine gewöhnliche *Streptochetus* Skulptur auf (*A. waeli, A. rosenbergi, A. steenstrupi, A. hemmoorensis.*)

Die phyletische Reihe der *Strenuella gripi* ist äusserst lückenhaft und man kann nur sagen, dass der untermittelkambrische *Ellipsocephalus polytomus* mit grösster Wahrscheinlichkeit ein direkter Nachkomme von *Str. gripi* ist. Bei den Trilobiten erlaubt es der der Körperform in Einzelheiten sich anschmiegende Panzer viel weitgehendere und genauere Schlüsse zu ziehen, als dies bei den Skulpturformen der Gastropoden und Bivalven möglich ist. Ähnlich wie die Muschel *Macrocallista italica* im erwachsenen Zustand, variiert auch die erwachsene *Str. gripi* stark. Sie variiert zwischen den ursprünglichen *Strenuella* Merkmalen und den kommenden *Ellipsocephalus* Merkmalen. Nach der Proterogenese in der Frühprotaspis werden in der Spätprotaspis und in den Frühmeraspisstadien 1 und 2 alte *Strenuella* Merkmale rekapituliert. In der späteren Frühmeraspis Stadium 3 und der frühen Spätmeraspis tritt die *Protolenus* Genoidomorphose auf, an die sich in der Spätmeraspis die *Anomocare* Genoidomorphose anschliesst.

Beim Nachkommen *Ell. polytomus* ist im erwachsenen Zustand die Proterogenese der *Str. gripi* zum Artmerkmal geworden. Leider ist von den Larvenzuständen dieser Art nur die Spätmeraspis bekannt. Diese hat aber, im Gegensatz zu den Anschauungen Schindewolfs, die *Anomocare* Genoidomorphose,

die derjenigen der *Str. gripi* gleicht, nur mit dem Unterschied, dass die freien Wangen nicht breit, sondern wie bei *Protolenus* schmal sind (Verschwinden des Breitwangenstadiums der *Str. gripi*).

Bei den Genoidomorphosen tauchen mehr oder weniger vorübergehend Bilder von Verwandten auf. Es können sich da in solchen Formen Genanlagen finden, die, wenn sie genoidomorph sind, beim Erwachsenen und auch bei dem sich phyletisch weiterentwickelnden Nachkommen nicht zum Ausdruck kommen. Aber diese Genanlagen erscheinen bei gleichzeitig oder später lebenden, erwachsenen verwandten Formen (siehe *Protolenus — Anomocare*). Die Tatsache, dass bei dem Nachkommen von *Strenuella gripi,* dem *Ellipsocephalus polytomus,* die *Protolenus — Anomocare* Genoidomorphosen der *Str. gripi* ebenfalls erscheinen, macht es wahrscheinlich, dass diese Genoidomorphosen als Bauanlage in den Nachkommen weitergeführt werden können. Aber meistens muss wohl das Auftauchen von ähnlichen Typen unabhängig von Ort und Zeit auf das Auftreten von gleichgerichteten Mutationen zurückgeführt werden. Solche gleichgerichtete Mutationen kommen auch bei der phyletischen Evolution vor (pag. 58).

Bei den Intercalation Typogenesen von *Aquilofusus* im Miocaen treten *Aquilofusus* Typen auf, die Hinsch als ε *Aquilofusus* Arten bezeichnet. Dazu gehören *A. elegantulus* (Taf. 5 Fig. 9) (Unteroligocaen — Untermiocaen) *A. gürichi* (Taf. 7 Fig. 11, 12, 13) (Untermiocaen), *A. festivus* (Taf. 7 Fig. 14) (oberes Mittelmiocaen) und *A. lategradatus* (Taf. 7 Fig 16) (unteres Obermiocaen). Unter diesen ist *A. elegantulus* die durch Displacement Typogenese entstandene Stammform, von der die übrigen ε *Aquilofusus* Arten im Miocaen abstammen. Denkt man an phyletische Reihen, so könnte man sich eine Entwicklung *A. festivus — A. lategradatus — A. gürichi* vorstellen. Nachden *A. festivus,* (die der Stammform *A. elegantulus* ähnlichste Art) aufs Mittelmiocaen, *A. lategradatus* aufs Obermiocaen und *A. gürichi* (die am meisten aberrante Form) aufs Untermiocaen beschränkt sind, ist dies jedoch unmöglich. Die Genoidomorphosen werden aber manchmal zu Typogenesen. Dadurch können neue, einander sehr ähnliche Arten zu ganz verschiedenen Zeiten ohne phyletischen Zusammenhang entstehen (Homoeomorphie).

Dasselbe gilt für die δ *Aquilofusus* Arten, von denen alle, mit Ausnahme des *A. glabriculus* (Taf. 7 Fig. 8) aus dem Obermiocaen, zur selben Zeit, nämlich im Mittelmiocaen (Hemmoorer Stufe) entstehen. So tritt bei *A. oppenheimi* (Taf. 7 Fig. 9, 10) auf der Jugendform eine Skulptur auf, die der *A. glabriculus* im erwachsenen Zustand besitzt (Verschwinden der Spiralen auf der Mitte des Umganges). Diese gleiche auffällige Skulptur kann keine palingenetische Rekapitulation sein, denn *A. oppenheimi* lebte im Mittelmiocaen, *A. glabriculus* im Obermiocaen. Die Skulpturgleichheit kann auch nicht auf eine Proterogenese zurückgeführt werden. *A. oppenheimi* hat in den Jugendstadien keine Rippenskulptur und ist deshalb eine sehr extreme Form. *A. glabriculus* besitzt aber auf den Jugendumgängen Längsrippen und ist folglich in dieser Beziehung primitiver als *A. oppenheimi.* Würde der *A. glabriculus* vom *A. oppenheimi* abstammen, so wäre es sehr unwahrscheinlich, dass seine Jugendwindungen keine

Längsrippenskulptur zeigen. Diese Skulptur ist also bei *A. oppenheimi* eine Genoidomorphose und das Jugendstadium mit dieser Skulptur bei *A. oppenheimi* ist homoeomorph mit dem erwachsenen *A. glabriculus*. *A. oppenheimi* und *A. glabriculus* sind verwandt, bilden aber keine phyletische Reihe.

Vielleicht könnte das Auftreten von Anomalien ein Licht auf das Wesen der Genoidomorphose werfen. Es findet sich (siehe pag. 26) ein Pygidium der *Str. gripi* (Taf. 5 Fig. 5), das auf seiner rechten Seite einen grossen Stachel trägt, während das Pygidium sonst normal gebaut ist. Man kennt keine *Strenuella* und ebensowenig *Ellipsocephalus* mit gestachelten Pygidien. Es treten aber im Kambrium zahlreiche opisthopare Trilobiten auf, bei denen solche gestachelte Pygidien als Artmerkmal vorkommen. Ebenso fanden sich unter einem Material von vielen hunderten Exemplaren der kleinen Muschel *Loripes* (=*Lucina*) *dentatus* (pag. 60) aus dem Mittelmiocaen zwei Schalen, bei denen hinter den Hauptzähnen die Schlossplatte fehlte. Dies ist eine Anomalie. Aber bei den neotenen *Erycinaceae,* die von dem Stirps der *Lucinaceae* herstammen, fehlt die Schlossplatte immer. Man muss annehmen, dass die *Erycinaceae* sich in der Zeit Kreide — Eocaen von den *Lucinaceae* abspalteten. *Loripes dentatus* hat also weder als Ahne noch als Nachkomme eine *Erycina* Art, aber der *Loripes dentatus* hat die Fähigkeit Körperteile zu bauen, die bei entfernt Verwandten dieser Form eine normale und wichtige Eigenschaft sind (gleichgerichtete Mutationen). Diese oben bei *Str. gripi* und *Loripes dentatus* genannten Anomalien können auf diese Weise als eine Art Genoidomorphose aufgefasst werden, die sich auf einem Verwandten manifestiert.

HOMOEOMORPHIE UND ATAVISMUS

Der Ausdruck „Homoeomorphie" kann auf recht verschiedene Weise verwendet werden. So schreibt Cloud (1948) pag. 323: „According to my concepts the most appropriate use of the term homoeomorphy implies reference of the groups involved to different subfamilies or larger categories. It has also been applied to instances of striking external resemblance between different genera of the same subfamily. But species or subgenus of the same genus are not in any circumstance properly described as homoeomorphous". Cloud betrachtet z.B. schneckenartig spiralgewundene Nautiliden aus dem Silur und Devon, gleich geformte Ceratiten aus der Trias und ebenso geformte Ammoniten aus der Kreide als homoeomorph. Nach Cloud ist die Homoeomorphie durch Zufall, meistens aber durch die Adaption von Arten ganz verschiedener Tiergruppen an eine ähnliche Lebensweise entstanden.

In dieser Arbeit wird eine Homoeomorphie besprochen, die genetisch bedingt ist. Sie wird als eine Folgeerscheinung der Intercalationstypogenese betrachtet. Diese Homoeomorphie kann artlicher und generischer Natur sein. Sie kann aber auch verschiedenen Familien angehören. Systematische Sprünge, die bei der Intercalation Typogenese über die Familien hinausgehen, kommen wohl kaum vor. Man kann diese hier besprochene Homoeomorphie als genetische Homoeomorphie bezeichnen.

Unter den Mollusken scheinen die Ammoniten das höchste Entwicklungs-

tempo zu besitzen. Bei den phyletischen Veränderungen dieser Tiergruppe spielt neben der phyletischen Evolution die Typogenese eine sehr grosse Rolle. Hier werden einige der phyletischen Schlussfolgerungen von L. F. Spath wiedergegeben. Sie wurden hauptsächlich an den Ammoniten des englischen Lias gewonnen. Spath (1938 pag. 12) gibt eine ganze Reihe von eindeutigen Beispielen der proterogenetischen Entwicklung vieler Juraammoniten. Er betont immer wieder, dass Skulptur und Form der inneren Windungen (also der Jugendwindungen), wenn sie verschieden von den Windungen der Erwachsenen sind, nicht eine Rekapitulation der Vorfahren darstellen. Es sind Neuerscheinungen, die erst beim Nachkommen als die Skulptur und Form des Erwachsenen auftreten. Spath betrachtet diese Neuerscheinungen als caenogenetisch, da sie zuerst auf der Larve auftreten.

Nach Spath (1924 pag. 201) stammt das Genus *Alsatites* von *Psiloceras,* von *Parapsiloceras* und von *Pleuracanthites* ab. Dieses Genus ist also polyphyletisch. Weiters schreibt Spath (1938 pag. 29), dass die Umwandlung von *Androgynoceras* in *Oistoceras* in dem breiten Strome der Entwicklung nicht nur in einer Linie geschah. *Oistoceras* ist also nach Spath eine morphologische und keine genetische Einheit. Aus verschiedenen Arten des Genus *Androgynoceras* entwickelten sich, vielleicht auch zu verschiedenen Zeiten, die verschiedenen *Oistoceras* Arten. Schliesslich schreibt Spath (1938 pag. 14) bei der Feststellung, dass der Lipoceratide *Oistoceras* und der Amaltheide *Pleuroceras* homoeomorph sind: „The frequent occurence of such homoeomorphs remains one of the greatest of ammonites problems. But if I have been right in suggesting on several previous occasions that all our ammonite families may be polyphyletic because there had been frequent replenishment from the two persisting fundamental stocks, *Phylloceratidae* and *Lytoceratidae* then — alas for our systematics."

Dieses immer wiederkommende Auftreten von homoeomorphen Formen scheint im Gegensatz zur explosiven Evolution zu stehen. Es ist aber innig mit dieser verbunden und gehört zu dem Bilde der typogenetischen Entwicklung (Intercalation Typogenese). Aus dem konservativen Genus *Strenuella* wird zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Orten *Ellipsocephalus* (Homoeomorphie), aber es entsteht auch *Protolenus, Micmacca* und *Anomocare* (explosive Evolution). Aus *Aquilofusus elegantulus* (Taf. 5 Fig. 9) entwickeln sich die *α, β, δ* und *ε Aquilofusus* Arten (explosive Evolution) aber die *ε Aquilofusus* Arten erscheinen zu verschiedenen Zeiten unabhängig von einander ohne phyletische Reihen zu bilden (Homoeomorphie) und die *δ Aquilofusus* Arten treten wohl gleichzeitig aber vollkommen unabhängig von einander (Homoeomorphie) auf. Der *β Aquilofusus lüneburgensis* (Taf. 6 Fig. 6, 7) bildet eine Variante (*A. tricinctus,* Taf. 6 Fig. 9), die fast vollkommen dem *A. elegantulus* gleicht (Homoeomorphie). Aus *A. elegantulus* bilden sich im Mitteloligocaen die *α Aquilofusus* Arten. Diese weisen einen totalen Rückschlag in die *Streptochetus* Skulptur auf. Die *α Aquilofusus* Arten sind daher homoeomorph mit *Streptochetus* (Taf. 5 Fig. 8). In diesem Falle will man diese Homoeomorphie als Atavismus bezeichnen, da *Aquilofusus* von *Streptochetus* abstammt. Von *Macrocallista erycinoides* (Taf. 9 Fig. 3; Taf. 14 Fig. 1) — *erycina* spalten

sich *M. lilacinoides* (Taf. 10 Fig. 1; Taf. 11 Fig. 1, 2, 3), *M. homoeochione* (Taf. 12 Fig. 5; Taf. 15 Fig. 2), *M. italica* (Taf. 14 Fig. 3; Taf. 16 Fig. 4) und *M. miochione* (Taf. 14 Fig. 2) ab (explosive Evolution).

Die *M. chione* aus dem Burdigal (= *M. homoeochione* (Taf. 12 Fig. 5; Taf. 15 Fig. 2) hat fast das gleiche Schloss wie die rezente *M. chione,* jedoch mit Anklängen an das *italica* Schloss. Diese Form ist grösser als die rezente *M. chione* und sie bildet ausserdem Zwischenformen zur *M. erycinoides* (Taf. 12 Fig. 6). *M. chione* aus dem Helvet und Torton Westfrankreichs (= *M. miochione* (Taf. 14 Fig. 2; Taf. 15 Fig. 3)) hat ein altertümliches Schloss, während die rezente *M. chione* (Taf. 15 Fig. 5, 6) wieder das modernere Schloss mit den parallelen Hauptzähnen besitzt. *M. homoeochione, M. miochione* und *M. italicachione* sind homoeomorph. Bei der phyletischen Evolution entstehen Entwicklungsreihen mit fortschreitender Specialisierung. Solche fehlen bei der auf pag. 17 Abb. 1 dargestellten Entwicklung des Genus *Strenuella.*

Es bilden sich hier zu verschiedenen Zeiten aus verschiedenen *Strenuella* Arten homoeomorphe Arten, die heute in dem „Genus" *Ellipsocephalus* (Taf. 2 Fig. 1, 2, 3, 4, 5) zusammengefasst werden. Alle diese homoeomorphen Arten besitzen eine nicht oder nur schwach segmentierte Glabella mit einem gegen vorne meist winkelig ausgebildeten Frontallobus. Ausserdem fehlen Frontalwulstfurchen und Augenleisten. Bei den meisten *Ellipsocephalus* Arten fehlen auch Genalstachel oder sie sind rudimentär. *Ell. germari* ist der einzige *Ellipsocephalus,* der gut ausgebildete grosse Genalstachel besitzt. Die *Ellipsocephalus* Arten stammen von *Strenuella* ab, die meist mehr oder weniger gut entwickelte Genalstachel hat. Bei den unterkambrischen und untermittelkambrischen *Ellipsocephalus* Arten fehlt ein solcher Stachel. Trotzdem tritt in den jüngsten Schichten (tessini Zone), aus denen *Ellipsocephalus* Arten bekannt sind, der stacheltragende *Ell. germari* auf. Bei *Ell. germari* und *Ell. lejostracus* (Taf. 2 Fig. 3) sind die freien Wangen breit, bei *Ell. polytomus* (Taf. 2 Fig. 1), *Ell. hoffi, Ell. nordenskjöldi* und *Ell. latus* sind die freien Wangen äusserst reduziert. Die Anschwellung des Frontallobus, die in Europa nur der mittelkambrische *Ell. hoffi* aufweist, haben schon *Ell. grandis* und *Ell. galeatus* aus der unterkambrischen *Protolenus Zone* Ost Canadas.

Protolenus (Taf. 3 Fig. 1, 2, 3) und *Anomocare* (Taf. 2 Fig. 10, 11) zeichnen sich im Gegensatz zu *Ellipsocephalus* durch eine starke Segmentierung der gegen vorne convergent zulaufenden Glabella mit vorne abgerundetem Frontallobus und durch den Besitz einer gut ausgebildeten Vorderrandfurche und von Augenleisten aus. Aber der unterkambrische *Protolenus* besitzt äusserst reduzierte freie Wangen mit sehr langen Genalstacheln. Bei der viel jüngeren *Anomocare* (*tessini* Zone) sind die viel breiteren freien Wangen mit mässig langen Genalstacheln versehen. *Micmacca* (Taf. 2 Fig. 9) aus der *Protolenus* Zone hat ein stark ellipsocephales Gepräge, aber der Vorderrand des Frontallobus der Glabella ist gerundet und die Augenleisten sind ebenso stark wie bei *Protolenus* entwickelt. *Mohicana* (Taf. 2 Fig. 7, 8) möchte ich zu *Ellipsocephalus* stellen, obwohl der Frontallobus der Glabella vorne gerundet ist. Aber bei *Ell. nordenskjöldi* (Taf. 2 Fig. 5) variiert der Frontallobus zwischen vorne gerundet und

vorne winkelig. Das vorliegende Material ist äusserst lückenhaft. Es ist sehr wahrscheinlich, dass bei der Evolution des Genus *Strenuella* auch die phyletische Evolution eine Rolle spielte. Aber der extreme *Protolenus* erscheint schon im Unterkambrium und die gleichaltrigen canadensischen *Ellipsocephalus* Arten besitzen schon den verbreiterten Frontallobus des mittelkambrischen *Ell. hoffi.* Der *Ell. polytomus* aus der *ölandicus* Zone ist viel extremer als der jüngere *Ell. lejostracus* mit seinen *Strenuella* Merkmalen. *Strenuella* selbst lebt noch bis in die *tessini* Zone fort. Die explosive Evolution und die Homoeomorphie gaben der Entwicklung des Genus Strenuella ihr charakteristisches Gepräge, das in scharfem Gegensatz zur fortschreitenden Specialisierung bei der phyletischen Evolution steht.

Auch das Auftreten der *Barbatia subhelbingi* var. *variabilis* May = *Barbatia variabilis* May (Taf. 19 Fig. 4, 5, 6) im Aquitan (Oberoligocaen) und Burdigal und die von der *B. barbata* (Taf. 19 Fig 2) im Helvet sich abspaltende *B. subhelbingi* d'Orb (Taf. 19 Fig. 7) sind typische Homoeomorphien.

Aus den oben angeführten Beispielen von Homoeomorphie kann man ersehen, dass es sich um zwei verschiedene Arten von Homoeomorphie handelt. Für die eine Art, man kann sie als proterogenetische Homoeomorphie bezeichnen, finden sich hier zwei Beispiele: 1) Die Enstehung von *Ellipsocephalus* aus verschiedenen Arten von *Strenuella* zu verschiedenen Zeiten. 2) Die analoge Entstehung des Ammonitengenus *Oistoceras* aus verschiedenen Arten von *Androgynoceras.* Hier entstehen aus den verschiedensten Arten e i n e r Gattung verschiedene Arten e i n e r neuen Gattung!

Die anderen angeführten Beispiele von Homoeomorphie, man kann sie als genoidomorphe Homoeomorphie bezeichnen, haben einen etwas anderen Charakter. Bei Spaths Beispiel von *Alsatites* entwickelt sich aus verschiedenen, aber verwandten Genera e i n neues Genus. Bei der Typogenese von *Barbatia barbata* entwickeln sich zu verschiedenen Zeiten aus der Stammform homoeomorphe Formen; im Aquitan und Burdigal entsteht die *B. variabilis* (Taf. 19 Fig. 4, 5, 6), im Helvet entsteht die *B. subhelbingi* (Taf. 19 Fig. 7). Aus der *Macrocallista erycinoides* (Taf. 9 Fig. 3; Taf. 14 Fig. 1) und der aus ihr typogenetisch entstandenen *M. italica* (Taf. 14 Fig. 3, 4; Taf. 16 Fig. 4) entwickeln sich zu verschiedenen Zeiten homoeomorphe Arten der glatten *M. chione.* Von der *M. erycinoides* spaltet sich im Burdigal die *M. homoeochione* (Taf. 12 Fig. 5; Taf. 15 Fig. 2), im Helvet die *M. miochione* (Taf. 14 Fig. 2; Taf. 15 Fig 3) und von der *M. italica* im Helvet die *M. italicachione* ab. Bei *Aquilofusus* entsteht *Fusus tricinctus* Beyrich. Dieser ist eine Varietät des *A. lüneburgensis.* Aber er ist auch gleichzeitig ein homoeomorphes Abbild des *A. elegantulus,* der da schon längst verschwunden war (vergl. Taf. 5 Fig. 9 mit Taf. 6 Fig. 9). Die von Hinsch auf Grund ihrer Ähnlichkeit untereinander in zwei Gruppen geschiedenen δ und ε *Aquilofusus* Arten sind, wie auf pag. 40 beschrieben, keine phyletischen Reihen. So ist z.B. die aberranteste Form *(A. gürichi)* viel früher entstanden als die der Stammform *(A. elegantulus)* am meisten gleichende Art *(A. festivus).*

Die Beispiele von *Strenuella — Ellipsocephalus* und *Androgynoceras — Oisto-*

ceras stellen einen mehr geradlinigen Sprung von einem „Genus" in ein anderes dar. Bei *Strenuella gripi* sieht man deutlich, dass die Typogenese durch die *Ellipsocephalus* Proterogenese eingeleitet wird.

Das Auftreten der Homoeomorphien bei den anderen Beispielen (genoidomorphe Homoeomorphie) enthüllt ein komplizierteres Geschehen. Hier wird eine ursprüngliche Genoidomorphose fallweise zur Proterogonese. Auf die polyphyletische Entstehung des Genus *Alsatites* kann ich hier nicht eingehen, aber das homoeomorphe Auftreten der *Macrocallista chione* lässt sich in vielen Punkten beschreiben. Die *Macrocallista erycinoides, Macrocallista erycina* und *Macrocallista italica* aus dem Burdigal und Helvet weisen meistens die *M. chione* Proterogenese auf der jugendlichen Schale auf. Gewiss werden einige dieser Individuen zu einer homoeomorphen Form der *M. chione*. Aber weitaus die meisten Formen setzten als *M. erycina* oder *M. italica* fort. Bei diesen Individuen ist aber die *chione*Jugendskulptur keine Proterogenese sondern eine Genoidomorphose, die bei den rezenten Arten (*M. erycina, M. spathulata)* schon ganz verschwunden ist.

Alle *Aquilofusus* Arten haben durch die displacement Typogenese *Streptochetus — Aquilofusus elgantulus* die *elegantulus* Skulptur im Jugendzustand bewahrt. Bei der Varietät von *A. lüneburgensis,* dem *A. tricinctus* Beyr, gleicht diese *elegantulus* Skulptur einer Proterogenese, denn die alte *elegantulus* Skulptur lebt im erwachsenen „*Fusus tricinctus*" wieder vollkommen auf. Bei vielen *Aquilofusus* Arten, z.B. den α und δ *Aquilofusus* Arten, gleicht die *elegantulus* Skulptur der Jugendwindungen einer Genoidomorphose, denn die erwachsenen Formen zeigen keine Spur der *elegantulus* Skulptur auf den erwachsenen Umgängen. Bei den β *und* γ *Aquilofusus* Arten ist die *elegantulus* Skulptur meist in Form der dünnen sichelartigen Rippen mehr oder weniger deutlich zu erkennen. Bei den ε *Aquilofusus* Arten ist sie am besten ausgeprägt, aber doch so stark abgewandelt, dass man nicht von einer reinen Proterogenese sprechen kann.

Dieses Wiedererscheinen desselben Typus bei den Nachkommen von ursprünglich recht verschieden gestalteten Arten kann damit erklärt werden, dass alle diese verschieden gestalteten Vorfahren der homoeomorphen Arten dieselben Genanlagen besitzen. Meist sind sie auf immer wieder zu den verschiedensten Zeiten an verschiedenen Orten auftretende gleichgerichtete Mutationen zurückzuführen. Nach Spath stammen alle Vorfahren der homoeomorphen Lias Ammoniten von den persistenten durchlaufenden *Phylloceratidae* und *Lytoceratidae* ab. Sie sind also miteinander verwandt. Die homoeomorphen Formen sind nicht nur morphologisch einander ähnlich. Sie sind auch genetisch, jedoch nicht phylogenetisch, miteinander verwandt. Die durch Typogenese entstandenen morphologisch stark differenten Formen (explosive Evolution) führen konservative Anlagen (siehe die *Streptochetus* ähnlichen *Aquilofusus* Arten), sowie Anlagen mit sich, die bei verwandten, vom selben konservativen Stamm abzweigenden, typogenetisch entstandenen Arten auftreten (Genoidomorphose). Dadurch können bei den Nachkommen von sehr verschieden aussehenden Arten homoeomorphe Arten erscheinen. Die bei den Larven von

typogenetisch sich entwickelnden Formen auftretenden Genoidomorphosen geben ein gutes Bild von den zahlreichen phyletischen Entwicklungsmöglichkeiten, die einer solchen Form zur Verfügung stehen.

Auch der Atavismus dürfte teilweise zu den Begleiterscheinungen der Intercalationstypogenese gehören. Bei *Aquilofusus waeli* (Taf. 6 Fig. 4) und seinen durch Speciation entstandenen Nachkommen tritt die *Streptochetus* Skulptur des Vorfahren wieder auf (siehe pag. 36). Eine Spiralskulptur vom Charakter der *Streptochetus* Spiralskulptur erscheint beim *A. oppenheimi* (Taf. 7 Fig. 10) nur vorübergehend auf den Jugendwindungen und hat da den Charakter einer Genoidomorphose. Beim gleichaltrigen *A. beyrichi* (Taf. 7 Fig. 5, 6) tritt sie aber auch auf der Schale des Erwachsenen durchgehend auf. Aus der eocaenen *Macrocallista suberycinoides* ist *M. erycinoides* entstanden. Bei dieser Artumbildung wurde der altertümlichere Schlossbau der *M. suberycinoides* bei *M. erycinoides* durch einen neuen Schlossbau mit parallelen vorderen Hauptzähnen ersetzt. Von *M. erycinoides* (Taf. 9 Fig 3) spaltet im Burdigal die *M. lilacinoides* (Taf. 10 Fig. 1) ab, bei der wieder der alte Schlossbau der *M. suberycinoides* erscheint. Von der *M. erycinoides — erycina* spaltet sich im Helvet eine mit *M. chione* homoeomorphe Form *(M. miochione)* ab, bei der, ebenso wie bei *M. lilacinoides,* wieder der altertümliche Schlossbau der *M. suberycinoides* erscheint. Diese *M. miochione* (Taf. 15 Fig. 3) entwickelt sich in phyletischer Evolution über die *M. pliochione* (Taf. 15 Fig. 4), bei welcher vorderer und mittlerer Hauptzahn der linken Klappe viel spitzwinkeliger sind als bei *M. miochione,* zur rezenten *M. chione* (Taf. 15 Fig. 5), die mit den parallelen Hauptzähnen das moderne Schloss hat. Hier ist der Fall gegeben, dass aus einer Form mit parallelen Hauptzähnen (*M. erycinoides — M. erycina*) sich durch Typogenese die helvetische *M. miochione* entwickelt, welche die spitzwinkeligen Zähne des Ahnen *(M. suberycinoides)* besitzt (Atavismus). Aus dieser *M. miochione* bildet sich in phyletischer Evolution über eine Mittelform (*M. pliochione*) die rezente *M. chione,* die dasselbe moderne Schloss hat wie ihr Ahne *(M. erycina)* im Helvet. Die Entwicklung des Schlosses bei *M. miochione — M. chione* ist dieselbe wie die Entwicklung der Ahnen *M. suberycinoides — M. erycinoides.* Eine solche Wiederholung einer Entwicklungsreihe ist natürlich bei einer normalen phyletischen Evolution undenkbar. Da gilt das Gesetz der Nichtumkehrbarkeit der phyletischen Entwicklung. Bei der Intercalationstypogenese kann die phyletische Entwicklung sich nicht nur umkehren (*M. suberycinoides — erycinoides — miochione*), sondern, wenn die Typogenese durch eine phyletische Entwicklung abgelöst wird, sich auch wiederholen (*M. suberycinoides — erycinoides, M. miochione — M. pliochione — M. chione*).

De Beer (1951, pag. 106) schreibt: „Atavism is based on an inheritance of similar genetic factors by the descendent from the ancestor, and the reconstitution of similar conditions." Das Auftreten atavistischer Züge auf dem Erwachsenen kann auf zwei ganz verschiedene Ursachen zurückgeführt werden. In der Larve finden sich neben den larvalen caenogenetischen Erscheinungen immer palaeomorphe Züge. Diese sind teilweise Rekapitulationen von den Larvenzuständen des Vorfahren, teilweise aber palingenetische Rekapitula-

tionen des erwachsenen Vorfahren und teilweise durch Acceleration entstanden. Wenn die caenogenetischen Züge nicht allzu stark dominieren, haben die Larven immer ein primitiveres, mehr an die Ahnen erinnerndes Aussehen als ihre Erwachsenen. Bei der phyletischen Veränderung einer Tierform durch Neotenie oder Merostase werden palaeomorphe Züge der Larve auf dem neotenen Erwachsenen beibehalten. Der neotene Erwachsene unterscheidet sich da von dem erwachsenen Vorfahren einerseits durch jugendliche, larvale Züge, anderseits aber auch durch ein altertümlich atavistisches Aussehen. Die neotenen Bivalven (pag. 56 ff.) geben zahlreiche Belege (Retardation pag. 140 ff.).

Die oben angeführten Beispiele von *Aquilofusus waeli, Aquilofusus beyrichi* und *Macrocallista miochione* haben aber nichts mit diesem neotenen Atavismus zu tun. Hier erscheint der Bau eines erwachsenen Ahnen plötzlich auf einem erwachsenen Nachkommen oder wie bei *Aquilofusus oppenheimi* auf dem Jungen des Nachkommen. Weder die Larven noch die Erwachsenen der Zwischenarten zwischen Ahne und dem betreffenden Nachkommen müssen diesen Bau aufweisen; wie dies das Auftreten des *elegantulus* Embryonalgewindes bei den *Aquilofusus* Arten beweist.

Es liegt ein Zeitraum von ca. 25 Millionen Jahren zwischen der Typogenese des *Aquilofusus elegantulus* aus *Streptochetus* im Unter Oligocaen und den Typogenesen des *Aquilofusus oppenheimi* und des *Aquilofusus beyrichi* aus *A. elegantulus* mit dem Wiederauftauchen der alten *Streptochetus* Spiralskulptur im Mittel Miocaen. Dieselbe Zeitspanne liegt zwischen dem Wiederauftauchen des alten Schlossbaues der eocaenen *Macrocallista suberycinoides* bei der helvetischen *M. miochione*. Dieser typogenetische Atavismus ist grundverschieden von dem neotenen Atavismus.

Bei den Genoidomorphosen treten Genanlagen in der Larve in Erscheinung, die weder dem Vorfahren noch den unmittelbaren Nachkommen der betreffenden Art gleichen. Sie ähneln mehr oder weniger verwandten Arten. Wenn solche ursprüngliche latente Genoidomorphosen bei einem späteren Nachkommen einer Art beim Erwachsenen in Erscheinung treten, so entsteht eine homoeomorphe Art. Das Vorkommen von genoidomorphen Typenanlagen oder von gleichgerichteten Mutationen bei in Typogenese befindlichen Arten ist die Voraussetzung für das Entstehen solcher homoeomorpher Arten. Auch die oben von Spath erwähnte eigentümliche polyphyletische Entstehung des Ammonitengenus *Alsatites* aus *Psiloceras, Parapsiloceras* und *Pleuracanthites* kann nur durch die Existenz der Genoidomorphose erklärt werden.

Schliesslich trifft man bei der Intercalationstypogenese auch konservative Formen. So lebt die *Strenuella depressa* Grönw. noch im Mittelkambrium, *Macrocallista erycina* und *Barbatia barbata* in der Jetztzeit. Es müssen nicht alle Arten eines Genus und auch nicht alle Individuen einer Art von der Typogenese ergriffen werden. Dies sieht man deutlich an den Beispielen der *Macrocallista erycinoides,* der *Barbatia barbata* und der *Venus vindobonensis* im Helvet. Hier erscheinen wohl bei der grössten Anzahl der Individuen Genoidomorphosen, aber eine kleinere Anzahl ist gleichzeitig und im gleichen Milieu vollkommen konservativ verblieben.

DIE HEUTIGE NOMENCLATUR UND DIE TYPOGENESE

Das vorgebrachte Material und die von Spath angeführten Beispiele von Homoeomorphie bei Ammoniten geben einen guten Begriff von der tiefen Kluft zwischen der normalen phyletischen Evolution und der Typogenese. Die heutige Nomenklatur spiegelt den Gang der phyletischen Evolution wieder. Auch bei durch Neotenie entstandenen neuen Formen ist, wenn man die Larvenstadien dieser Gruppen kennt, diese Nomenklatur anwendbar — obwohl oft schon schwieriger. Für die durch die Intercalationstypogenese entstandenen Formen ist diese Nomenklatur nicht anwendbar. Hier können aus einer Art durch die explosive Evolution extrem verschiedene Formen entstehen. Auf der anderen Seite können atavistische Arten erscheinen. Ausserdem lebt gewöhnlich die Ausgangsart als konservative Form weiter. Schliesslich können sich aus verschiedenen verwandten Arten homoeomorphe Arten bilden. Das Genus *Ellipsocephalus* ist kein Genus in Sinne der phyletischen Evolution — es ist eine Zusammenfassung homoeomorpher Arten in ein „Genus". Die typogenetisch entstandenen δ und ε *Aquilofusus* Arten sind nicht gleichwertig mit den durch die phyletische Evolution entstandenen β *Aquilofusus* Arten. Aber alle diese Formen sind mit einander doch enge verwandt und man darf hier auf der einen Seite nicht nur von morphologischen Gattungen oder Arten sprechen. Man darf auch nicht auf der anderen Seite z.B. für die so stark differenzierten δ und ε *Aquilofusus* Arten eigene Gattungen oder höhere Einheiten aufstellen. Es kommt vor, dass sich von einer konservativen Art zu verschiedenen Zeiten homoeomorphe Arten abspalten. Man kan da leicht die Auffassung bekommen, dass in einem Gebiet zwei langlebige Arten nebeneinander vorkommen.

Von der konservativen *Macrocallista erycina* spaltet sich im Burdigal Österreichs die *M. „chione"* = *homoeochione* ab. Im Helvet spaltet sich von *M. erycina* die *M. „chione"* = *miochione* ab, die sich über die pliocaene *M. „chione"* = *pliochione* zur rezenten *M. chione* in phyletischer Evolution entwickelt. Ausserdem spaltet sich im Helvet von *M. erycina* die *M. italica* ab. Von dieser Form spaltet sich ebenfalls im Helvet die *M. „chione"* = *italica-chione* ab. Sowohl *M. erycina* als auch *M. italica* haben oft auf der jugendlichen Schale die glatte *chione* Skulptur (Genoidomorphose). Heute werden *M. erycina* und *M. chione* als zwei vom Burdigal bis in die Jetztzeit lebende Arten beschrieben (pag. 48).

Ein gleiches Beispiel ist die Entwicklung von *Barbatia barbata* — *Barbatia candida,* die als zwei verschiedene Arten beschrieben werden, die vom Aquitan bis in die Jetztzeit leben. Aber in diesem Fall hat sich (pag. 52) im Aquitan von der konservativen *B. barbatia* die *B. variabilis* und im Helvet die *B. subhelbingi* abgespalten, die als *B. candida* bis in die Jetztzeit fortlebt.

Spath weist in seinen Arbeiten immer wieder auf die Notwendigkeit hin, die zeitliche Aufeinanderfolge der Arten unvoreingenommen zu studieren. Die Stratigraphie, besonders des Mesozoicums und Tertiärs in den Kulturländern, ist heute so gut bekannt, dass z.B. bei gut erhaltenen marinen Mollusken die Gefahr von Fehldeutungen infolge stratigrafischer Lücken und unvollständi-

gem Material stark herabgesetzt ist. Verbindet man das Studium der zeitlichen Aufeinanderfolge der Arten mit dem Studium der ontogenetischen Entwicklung derselben auf den Schalen von Jugendexemplaren und von Erwachsenen (Paedoconservation), so kann die Palaeontologie wichtige Beiträge zur Frage der Entwicklung der Tierwelt geben.

ZUSAMMENFASSUNG

An dem vorliegenden Material konnten nur kleinere Typogenesen studiert werden. Die Intercalations Typogenese ist meist von dem Erscheinen von Genoidomorphosen und oft auch von Proterogenesen begleitet. Aus dem Beispiel der Umwandlung von *Strenuella gripi* in *Ellipsocephalus polytomus* ist ersichtlich, dass die *Protolenus — Anomocare* Genoidomorphosen bei *Str. gripi* auch noch bei dem typogenetisch fertiggebildeten *Ell. polytomus* auftreten; da aber in einer anderen Form, nämlich als eine Zusammenschlagung der beiden Genoidomorphosen in eine einzige (Fehlen des Breitwangenstadiums). Nach der Anschauung von Schindewolf sollte die neu gebildete Form (hier *Ell. polytomus*) direkt von dem Auftauchen der Proterogenese des Vorfahren an (hier *Str. gripi*) sich als *Ellipsocephalus* fortentwickeln. Dies ist aber hier nicht der Fall. Ebenso wenig stimmt mit Schindewolfs Feststellungen die starke Variabilität der in Typogenese begriffenen erwachsenen Individuen (siehe besonders *Str. gripi* und *Macrocallista italica*) zwischen den alten und den kommenden Merkmalen. Dagegen weisen die typogenetisch entstandenen *Aquilofusus* Arten trotz ihrer Genoidomorphosen im Jugendzustand keine entsprechende Variabilität der erwachsenen Schalenteile auf. Die Intercalationstypogenese wird also scheinbar durch das Auftreten von Proterogenesen und Genoidomorphosen eingeleitet, ohne dass das erwachsene Tier zwischen den alten und neuen Merkmalen variieren muss. Diese Variabilität des Erwachsenen ist von der Typogenese unabhängig.

Die hier behandelten Fälle der Intercalations Typogenese bieten gleichzeitig das Bild einer explosiven Evolution. Weder alle Individuen einer Art *(Barbatia barbata, Macrocallista erycinoides, Venus vindobonensis)* noch alle Arten einer Gattung *(Strenuella)* machen den typogenetischen Sprung mit. Bei *Aquilofusus* tauchen plötzlich nebeneinander Arten von verschiedener Gestalt auf. Bei der Typogenese (Intercalation) einer Art oder Gattung lebt also gewöhnlich ein Teil in der alten Form konservativ weiter, ein Teil macht einen kleineren Sprung und entwickelt sich mit der phyletischen Evolution weiter und ein Teil wird durch einen grossen Sprung zur aberranten Art oder zum aberranten Genus. Bei der displacement Typogenese von *Aquilofusus* haben auch die α *Aquilofusus* Arten ein konservatives Gepräge. Die β und γ *Aquilofusus* Arten entwickeln sich in phyletischer Evolution. Die δ und ε *Aquilofusus* Arten bilden sich durch Intercalation Typogenesen, obwohl von allen diesen Arten nur der *A. oppenheimi* Genoidomorphosen erkennen lässt. Aber zum Unterschied von der Intercalations Typogenese tritt bei der *elegantulus*

Displacement Typogenese die typogenetische *elegantulus* Skulptur der Anfangswindungen bei allen diesen Formen auf.

Eine grössere Serie von Kleinmutationen, wie Simpson (1944) für die quantum evolution vermutet, kann das Bild der Typogenese nicht erklären. Nach dem bearbeiteten Material zu schliessen, dürften Veränderungen in den Umweltsbedingungen bei der Typogenese keine entscheidende Rolle weder für die Bildung noch für die Auslösung dieser neuen Anlagen spielen.

Das vorliegende Material bietet nur ein Beispiel einer extremen Typogenese (displacement). Aber das unvermittelte Auftreten der δ und ε *Aquilofusus* Arten und das Fehlen einer *italica* Proterogenese bei den Vorfahren der *Macrocallista italica,* der *M. erycinoides — erycina,* hat mehr den Charakter einer Displacement als einer Intercalation Typogenese. Wahrscheinlich ist die Displacement Typogenese mit der Intercalation Typogenese durch Übergänge verbunden. Die Beispiele der Intercalation Typogenese mit ihren Proterogenesen und Genoidomorphosen enthüllen ein Wechselspiel zwischen explosiver Evolution und dem Auftreten homoeomorpher, konservativer und atavistischer Arten. Es treten immer ganze Typen auf (siehe pag. 86 ff). Es zeigt sich, dass bei einer Art, die in Intercalation Typogenese begriffen ist, gar nicht alle Individuen dieser Art gleichmässig von der Typogenese ergriffen werden. Man trifft konservative, mässig veränderte und extrem aberrante Typen, die nebeneinander entstehen. Proterogenese und Genoidomorphosen erscheinen und verschwinden im Laufe der ontogenetischen Entwicklung. Es können sich also mehrere Typen bilden (explosive Evolution). Aber es können sich auch innerhalb eines grösseren Verwandtschaftskreises bei verschiedenen Arten, unabhängig von Zeit und Ort und unabhängig vom Grade der Verwandtschaft, Mutantgene ausbilden, die zur Entstehung gleichartiger Neuheiten führen. Treten die Neuheiten nur auf der Larve auf, so sind sie Genoidomorphosen. Kommt es zur Wiederherstellung einer ähnlichen Kombination von Genanlagen, wie sie bei einem Vorfahren der Art herrschten, so hat die neue Form atavistische Züge.

De Beer (1951) führt im Kapitel Neotenie zahlreiche Beispiele an, die ich zur Typogenese stellen möchte. Bei den in dieser Arbeit behandelten Beispielen von Typogenesen sind es die Genanlagen des Erwachsenen in der Larve, die sich typogenetisch verändern. Nach de Beers Beispielen bei der Neotenie scheint es sich um praeadaptive Neubildungen in der Larve zu handeln, bei denen die larvalen und die erwachsenen Genanlagen im Larvenstadium in Kombination zu einander treten und gemeinsam eine neue organische Einheit bilden.

Dass ein organisches Verschmelzen von Genanlagen des Erwachsenen mit den Genanlagen der Larve möglich ist, zeigt das Beispiel der Larve von *Paradoxides pinus* (Taf. 5 Fig. 1). Hier tritt, wie auf pag. 29 ff. beschrieben, durch Acceleration die fertige Glabella des Erwachsenen schon in der Frühprotaspis auf. Dieser Glabella ist aber ein Frontallobus vom Aussehen des larvalen Frontallobus der *Strenuella gripi* aufgeprägt. Wohl alle opisthoparen Trilobitenlarven hatten im Unterkambrium ursprünglich den zweiblasigen Frontallobus und somit auch der Vorfahre von *Paradoxides pinus*. Dadurch, dass die larvalen

Frontalblasen hier schon dem definitiven Frontallobus aufgeprägt sind, fehlt *Paradoxides pinus* die bei den opisthoparen mittelkambrischen Trilobiten sonst immer auftretende tapering ridge, die der normale Übergang des larvalen Frontallobus in den Frontallobus des Erwachsenen ist. Die Furchen des Frontallobus werden da nur succesive schwächer und verschwinden. Man muss annehmen, dass die dem definitiven Frontallobus aufgeprägten larvalen Blasen bei *P. pinus* dieselbe Funktion erfüllten wie die Blasen der larvalen Glabella bei *Strenuella gripi*. Diese Blasen sind bei *Paradoxides pinus* im Protaspisstadium sehr gut ausgebildet. Sie sind ein funktionierendes Organ und kein Relikt.

Die eigentliche Ursache der typogenetischen Veränderungen ist unbekannt. Wir wissen nur, dass sie in der Larve in mehr oder weniger grossen Sprüngen vor sich gehen. Je früher in der Ontogenese der Sprung auftritt, umso grösser kann er sein. Oft treten als Begleiterscheinungen der Typogenese Proterogenesen, Genoidomorphosen, Homoeomorphien und Atavismus auf. Im Folgenden wird eine Möglichkeit für eine Erklärung der Typogenese zur Diskussion gestellt.

Alle angeführten Wirkungen der Heterochronie und der Plastizität genügen nicht um das Auftreten neuer Charaktere von der Grössenordnung der typogenetischen Veränderungen zu erklären. Erbliche Veränderungen am Erwachsenen werden von den Mutantgenen erzeugt. Die grösste Zahl von Mutantgenen tritt auf den Erwachsenen und nicht auf den Larven auf. Die Proterogenesen und Genoidomorphosen, die die besten sichtbaren Beweise für die Entstehung der Typenumwandlung im Larvenstadium sind, erscheinen ausschliesslich auf den Teilen der Larve, die schon den Bau des Erwachsenen haben. Es liegt nahe zu vermuten, dass eine Acceleration der Bildung von Mutantgenen des Erwachsenen in der Larve die Grundursache für das Auftreten der Typogenese ist. In der Einführung pag. 10 wurde festgestellt, dass die Acceleration eine viel grössere Bedeutung für die phylogenetische Entwicklung hat, als De Beer dieser Heterochronie vom Erwachsenen in die Larve zuerkennen will. Die Mutantgene im Vereine mit dem Mendeln, also die genetische Plastizität, kann unter dem ständig wirkenden Druck der Selektion auf den Erwachsenen mit seiner äusserst schwachen histogenetischen Plastizität nur geringe phyletische Ergebnisse erzielen. Das durch Heterochronie vorzeitige Erscheinen von wirksamen Mutantgenen in der Larve hat da einen viel grösseren phylogenetischen Effekt. Hier wirkt die histogenetische Plastizität und die Selektion ist ausgeschaltet. Je jünger die Larve ist, umso grösser ist die Möglichkeit für die aktiven Mutantgene phyletische Effekte zu erzielen. Die histogenetische Plastizität ist da grösser und die Zeitspanne für die Umbildung wird länger. Es wurde aber auf pag. 101 ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, dass bei in Intercalationstypogenese begriffenen Formen es solche gibt, die im erwachsenen Zustande stark zwischen den alten erwachsenen Merkmalen und den neuen kommenden Merkmalen variieren *(Strenuella gripi — Ellipsocephalus polytomus; Macrocallista erycinoides — M. italica)* und dass andere dies nicht tun (*Aquilofusus* Arten). Die Proterogenesen und Genoidomorphosen

variieren nicht. Trotz der frühzeitigen Entwicklung von Mutantgenen kann also eine typogenetische Form ihre ursprüngliche genetische Plastizität im erwachsenen Zustand bewahren.

Die Typogenese als Ursache der phyletischen Entwicklung ist eine seltene Erscheinung, besonders wenn es sich um grössere Entwicklungssprünge handelt. Sie führt, wie Simpson (1944) ausdrücklich hervorhebt, meist zu einem lethalen Ausgang.

Neotenie

De Beer (1951) rechnet die Proterogenese zur Neotenie und damit zur Paedomorphose, weil hier Eigenschaften, die zuerst nur auf der Larve vorhanden sind, auf die erwachsenen Nachkommen überführt werden. Meiner Ansicht nach hat De Beer den Begriff der Neotenie zu weit gefasst. Der Ausdruck Neotenie wurde zuerst auf Grund des Verhaltens des Urodelen Axalotl *(Siredon mexicanum)* geprägt. Die Neotenie dieser Art ist fakultativ, das heisst, das Tier kann schon als mit Kiemen atmende Larve geschlechtsreif werden und in diesem Zustande verbleiben und ist dann neoten, oder es verhält sich wie die meisten Urodelen und wird bei der Geschlechtsreife Lungenatmer. Der Körper wird umgebaut und zum Erwachsenen.

Es gibt eine ganze Anzahl von urodelen Amphibien, die immer neoten sind. Das Wesen der Neotenie liegt also darin, dass eine Art im Larvenzustand geschlechtsreif wird. Hier gehe ich nur auf die erbliche Neotenie ein, bei der die geschlechtsreife Larve der Dauerzustand des erwachsenen Tieres ist. Aus den verschiedensten Tierklassen sind neotene Arten bekannt. Neotene erwachsene Arten haben gleichzeitig ein larval jugendliches und durch die mitgeführten palaeomorphen Rekapitulationsmerkmale altertümliches Aussehen.

Nach De Beer (1951) kann der Eintritt der Geschlechtsreife auf zwei Wegen geschehen. Entweder tritt die Geschlechtsreife zu früh auf, oder aber die Entwicklung der Larve geschieht so langsam, dass bei normalem Eintritt der Geschlechtsreife das erwachsene Tier noch das Aussehen der Larve hat. Der erstere Fall kann nach De Beer als Paedogenesis von der Neotenie sens. strict. (also der zweite Fall) getrennt werden. Die hier behandelten neotenen Bivalven müssen da als Fälle von Paedogenesis betrachtet werden. Die kiemenatmenden erwachsenen Urodelen, die oft eine bedeutende Grösse erreichen, sind Fälle von Neotenie im engeren Sinne.

De Beer (1951) meint, dass beim Neotenwerden das betreffende erwachsene Tier nicht nur die jugendliche Form, sondern auch die jugendliche histogenetische Plastizität mitbekommt. Die Art bliebe auf diese Weise jugendlich und leichter entwicklungsfähig.

Nach dem vorliegenden Material von neotenen Bivalven muss man jedoch, im Gegensatz zu De Beer, zu dem Schluss kommen, dass bei neotenen Formen, wie dies auch bei anderen Formen die Regel ist, mit dem Eintritt der Geschlechtsreife die Plastizität und Formbarkeit des Tieres stark herabgesetzt wird. Dasselbe gilt für die neotenen Urodelen. Die *Erycinaceae* (pag. 56 ff)

haben im Eocaen durch das Neotenwerden Lebensbezirke erobert, die anderen Bivalven verschlossen sind. Sie haben sich aber vom Eocaen bis in die Jetztzeit nur verhältnissmässig wenig verändert und diese Veränderungen sind ganz durch die ruhige Entwicklung, wie sie die „phyletic evolution" und die Speciation bietet, erklärbar. Auf pag. 60 wurde bei den taxodonten neotenen Bivalven hervorgehoben, dass die verschiedenen Arten in sehr verschieden weit fortgeschrittenen Jugendzuständen neoten werden. Dies kann man natürlich nur daran erkennen, dass die betreffende Art, wenn sie in einem gewissen Jugendzustand geschlechtsreif wird, in diesem betreffenden Zustand erstarrt und dadurch den Zeitpunkt des Neotenwerdens erkennen lässt. Ebensowenig weisen die neotenen Urodelen eine erhöhte Plastizität im Verhältniss zu den lungenatmenden Urodelen auf. Sie verhalten sich im Grossen — Ganzen wie die Larven der Lungenatmer. Folglich ist nur dieser Larvenzustand zum Dauerzustand geworden. Eine neoten gewordene erwachsene Art verhält sich deshalb genau so wie eine nicht neotene erwachsene Art. Neotenie im engeren Sinne und Paedogenesis haben denselben phyletischen Effekt.

Die Neotenie rechne ich im Gegensatz zu De Beer und Cloud nicht ins Gebiet der Typogenese. Sie kommt mit nichts Neuem. Aber das erwachsene neotene Tier tritt in einem Jugendzustand auf, der sehr verschieden von dem Zustand des erwachsenen Vorfahren dieses Tieres sein kann. Hier hat die normale Artbildung (Speciation und phyletische Evolution) im Vereine mit der Selection die Möglichkeit, nicht nur neue Arten, sondern auch Genera, Familien und höhere Einheiten zu bilden.

Würde, wie De Beer und Cloud meinen, die Neotenie und die Paedomorphose (= Typogenese) zu ein und demselben Kausalkomplex gehören, so sollte man wohl erwarten, dass neotene Formen auch besonders oft anderen Erscheinungen der Paedomorphose ausgesetzt sind, wie z.B. der Proterogenese etc. Dies scheint aber durchaus nicht der Fall zu sein. Durch die Neotenie wird die erwachsene Form anderen verwandten, nicht neotenen Arten sehr unähnlich. Nachdem nach der oben erwähnten Baer'schen Regel die Jugendstadien verwandter Formen einander viel ähnlicher sind als die Erwachsenen, so sind bei erwachsenen Arten, die oft in verschiedene Genera oder Familien gestellt werden, die neotenen erwachsenen Nachkommen einander sehr ähnlich. Eine einwandfreie systematische Einordnung neotener Formengruppen (z.B. *Erycinaceae, Cyamiaceae*) ist daher oft unmöglich.

Die Trilobitensuperfamilie *Agnostidae* ist neoten. Hier ist neben anderen schon früher beobachteten Tatsachen (Cloud 1948 pag. 334) bemerkenswert, dass die Genera *Tomagnostus, Diplagnostus* und *Linguagnostus* (Westergård 1946) (Taf. 5 Fig. 2, 3) einen der Länge nach zweigeteilten Frontallobus der Glabella mehr oder weniger stark ausgeprägt besitzen. Diese Zweiteilung ist für die frühen Jugendstadien von *Strenuella gripi* (Kautsky 1945) (Taf. 3 Fig 9—12; Taf. 4 Fig. 1—4) und *Paradoxides pinus* (Westergård 1936) (Taf. 5 Fig. 1) charakteristisch und kommt in Resten bei vielen mittel- und oberkambrischen Trilobiten vor. Aber es ist auch hier wie bei den *Erycinaceae* trotz der starken Artbildung und dem oft excessiven Individuenreichtum nicht zu

typogenetischen Veränderungen dieser Formen gekommen. Die *Agnostidae,* die neotenen Urodelen und die neotenen Bivalven *(Erycinaceae)* geben den Eindruck von ausserordentlich einheitlichen systematischen Gruppen. Sie stehen dadurch in scharfen Gegensatz zur Typogenese, die zur Bildung von äusserst verschieden gestalteten Nachkommen führt.

Eine sehr interessante Typenumwandlung scheint in den tortonen Karagan Schichten Südrusslands bei einer ursprünglich neotenen Form vor sich gegangen zu sein. Es handelt sich um Arten des Genus „*Spaniodon*" aus den *Spaniodon* Schichten. Die von Reuss für den im Helvet und Torton Österreichs und im Aquitan, Burdigal, Helvet und Torton West Frankreichs vorkommenden „*Spaniodon*" *nitidus* Reuss aufgestellte Gattung *Spaniodon* muss in das Genus *Lutetia* Desh (Kautsky 1939 pag. 586) gestellt werden. Dieses Genus wurde in mehreren Arten aus dem Eocaen Frankreichs und Nordamerikas beschrieben. *Lutetia nitida* (Taf. 20 Fig. 8, 9, 10, 11) ist eine 1 mm grosse Form, die in den Kreis der *Cyamiaceae* und die Familie *Neoleptonidae* gestelit werden muss. *L. nitida* ist die einzige bekannte *Lutetia* aus dem Miocaen. Aus ihr entwickelte sich im Torton Südrusslands mit bemerkenswerter Schnelligkeit eine ganze Reihe von Arten, die im Verhältnis zu der nur 1 mm grossen Stammform die Riesengrösse von mehreren Centimetern erreichen und deren Schloss hypertroph ist. Leider kann keine ausführlichere Beschreibung dieser eigentümlichen Arten gegeben werden, weil sowohl das Material als auch die einschlägige Literatur nicht zugänglich sind. Andrussow hat für diese eigentümlichen Formen ein eigenes Genus *Spaniodontella* aufgestellt.

Nach Archangelski und Davidasvili (Charakteristic fossils of the Crimae and Caucasus, Transactions of the State Petroleum Research Institut. Petroleum Publishing office Moscow-Leningrad 1930—33), citiert nach dem Referat von Krejci-Graf (1934), wird das südrussische Torton in 5 Stufen eingeteilt: 1) Tarchan Schichten: Eine normale marine Tortonfauna ohne *Spaniodontella.* 2) Tschokrak Schichten: Normale marine Fauna mit viel Cerithien, Cardien und Trochiden. 2 *Spaniodontella* Arten. 3) Karagan Schichten: Normale marine Fauna mit viel eingeschwemmten Süsswasserconchilien (*Unio, Limnaea, Vivipara, Hydrobia, Paludina* und Landschnecken. 8 *Spaniodontella* Arten. 4) Konka Schichten: Starker brackischer Einschlag in die marine Fauna. 3 *Spaniodontella* Arten. 5) Sarmatische Schichten: Brackische Fauna. *Spaniodontella* ist ausgestorben. Man kann sich natürlich hier die Frage stellen, wie weit die oben angeführte Entwicklung von *Spaniodontella* mit der erhöhten Aussüssung des Meeres in Zusammenhang steht. Jedenfalls kann man vom Erscheinen von *Spaniodontella* in den Tschokrak Schichten und der höchsten Blüte dieses Genus in den Karagan Schichten nicht von einer Verarmung der marinen Fauna und daher nicht von leereren Lebensräumen sprechen.

Die Arten des Genus *Lutetia,* wie überhaupt die ganze Familie der *Neoleptonidae,* sind neotene Formen (Kautsky 1939), was sich schon in dem Besitz eines ungewöhnlich grossen Prodissoconch ausdrückt. *Lutetia* erscheint in mehreren Arten im Eocaen. Ca. 40 Millionen Jahre später findet sich nur eine einzige, allerdings in Europa weit verbreitete und häufige Art *L. nitida,* die

sich von den eocaenen Arten weder durch Grösse oder Bau nennenswert unterscheidet. Plötzlich entstehen in einem begrenzten Meeresraum aus dieser Art eine ganze Reihe von Arten, die Riesengrösse erreichen und im Bau stark verschieden sind. Der Vorfahre von *Lutetia* ist unbekannt. Man muss aber annehmen, dass er viel grösser war als *Lutetia,* da diese eine neotene Form ist. Es ist da der Fall gegeben, dass eine Entwicklungsreihe mit Formen beginnt, die durch Neotenie klein werden, um dann 40 Millionen Jahre später plötzlich Riesenformen zu entwickeln. Es ist klar, dass zwischen dem Neotenwerden von *Lutetia* im Eocaen und der Typogenese im Torton kein Kausalzusammenhang bestehen kann.

Die Neotenie entsteht durch eine Heterochronie (Acceleration) der Geschlechtsgene beziehungsweise der Produktion der Hormone, die das Tier im Larvenzustand geschlechtsreif machen.

Neben dieser allgemeinen Neotenie kommt es oft vor, dass durch Heterochronie ein sich sonst normal entwickelndes Tier gewisse larvale Körperteile oder Eigenschaften im erwachsenen Zustand beibehält. Diese Eigenschaft wird als Merostase bezeichnet. Hier sind (pag. 63, pag. 29 und pag. 30) drei Fälle von Merostase erwähnt. In dem einen Falle bei *Botsfordia thorslundi* (Kautsky 1945) spielt bei dieser Merostase die Selektion wohl eine grosse Rolle. Im allgemeinen sind alle *Botsfordia* Arten flach. Bei Verwandten der *B. thorslundi* haben die Jugendformen eine stark abgebogene Wirbelspitze. Bei *B. thorslundi* ist sowohl bei den jugendlichen als auch bei den erwachsenen Individuen die Wirbelregion immer stark abgebogen. Diese Form lebte im obersten Unterkambrium Schwedens in stark bewegtem Wasser (Kautsky 1945) und die abgebogene Wirbelspitze bot eine ausgezeichnete Verankerung in dem weichen Kalkschlamm. Gleichzeitig mit dieser Form lebte die *Botsfordia caelata* Hall (Walcott 1912), die im erwachsenen Zustand eine flache Schale besitzt, die aber im Jugendzustand eine stark abgebogene Wirbelregion hat. Es ist wohl anzunehmen, dass bei dem Vorfahren der *B. thorslundi,* ähnlich wie bei der *B. caelata,* nur die Jugendformen einen abgebogenen Wirbel hatten. Die *B. thorslundi* hat also nicht nur den abgebogenen Wirbel der Jugendform des Vorfahren übernommen, sondern diese Abbiegung ist gleichzeitig harmonisch mit dem allgemeinen Grösserwerden des Tieres gewachsen. Die zwei anderen Fälle werden hier als Reliktmerostase auf pag. 142 behandelt.

Beim Neotenwerden der Arten dürfte die Selektion eine grosse Rolle spielen (siehe pag. 61 ff.). Wie aus dem oben über die Proterogenese gesagten hervorgeht, können diese vorübergehend im Larvenstadium auftretenden Bilder überhaupt nicht unter der Kontrolle durch die Selektion liegen. Die Proterogenese erzeugt Formen, die weder caenogenetischen noch palaeomorphen Formen gleichen. Sie sind typisch für das erwachsene Stadium der Nachkommen, ebenso wie die genoidomorphen Bilder typisch für erwachsene verwandte Formen sind. Trotzdem die Proterogenese zuerst im Larvenstadium erscheint und dann auf den erwachsenen Nachfolger übergeht, darf sie nicht als Neotenie betrachtet werden. Erstens verschwindet das proterogenetische Bild in der ontogenetischen Entwicklung zwischen Larve und Erwachsenen, was das neotene Bild

nie tut, und zweitens hat die neotene erwachsene Form das Aussehen der Larve.

De Beer (1951) reiht unter die Neotenie auch einige ganz grosse phylogenetische Sprünge ein, wie die Entstehung der Chordaten aus den Larven von Echinodermen. Aus den Cilienbändern von Echinodermenlarven wird von Garstang das Nervensystem mit dem Rückenmark der Chordaten abgeleitet. Hier ist ein Umbau des larvalen Körpers vor sich gegangen, der sich schon sehr weit von dem ursprünglichen Begriff der Neotenie entfernt. Ganz ähnliche Fälle beschreibt De Beer (1951) bei der Deviation. Hier fallen die meisten seiner Beispiele in das Gebiet der phyletischen Evolution, wo die schon in einem fortgeschrittenen Stadium befindlichen Larven und die Erwachsenen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung gleichzeitig ihre Form verändern. Diese Abweichung schreitet bei den weiteren Nachkommen progressiv fort. Aber in extremen Fällen ist nach De Beer die Abweichung so hastig, dass auch die frühe Jugendform des Nachkommen nicht mehr der Jugendform der Ausgangsart gleicht. Er bezeichnet diese extreme Deviation mit dem Sewertzow'schen Namen Archallaxis. Hierher gehört die Entstehung der monocotyledonen Pflanzen aus dicotyledonen und die Entwicklung der Gastropoden. Nach De Beers Beispielen liegt der Unterschied zwischen extremer Neotenie und extremer Deviation darin, dass bei der ersteren die erscheinenden Neuheiten deutlich erkennen lassen, dass sie teilweise larvalen Ursprungs sind, während bei der extremen Deviation das nicht der Fall ist. Sowohl die Beispiele von extremer Neotenie als auch von extremer Deviation (Archallaxis) bei De Beer fallen unter den Begriff der quantum evolution Simpsons und der Typogenese Schindewolfs. Bei Cloud fallen sie teilweise unter den Begriff des Displacement, während die Proterogenesen und Genoidomorphosen der Intercalation bei Cloud entsprechen.

Cloud (1948) rechnet zur „phyletischen Neotenie" die Entstehung der Hexacorallen aus den Tetracorallen und die Entstehung der proparen Trilobiten aus opisthoparen Trilobiten. Es erscheint in diesen beiden Fällen bei den erwachsenen Nachkommen *(Hexacorallia, Proparia)* ein Baustil, den die Vorfahren *(Tetracorallia, Opisthoparia)* nur im Larvenzustand hatten.

Das Neotenwerden kann einen grossen phyletischen Sprung verursachen Aber weder die neotenen Bivalven noch die neotenen Urodelen lassen eine erhöhte Plastizität erkennen, wie sie De Beer von der Neotenie fordert. Es kommt nicht zur Bildung von wesentlichen Neuheiten. Die neoten gewordenen Tiere bilden einheitliche systematische Gruppen, die oft ausserordentlich verschieden von den erwachsenen Vorfahren sind. Sie führen auch oft eine ganz andere Lebensweise als diese. Der „phyletische" Sprung von der Larve des Vorfahren zu dem neotenen erwachsenen Nachkommen ist aber viel bescheidener. Die Unterschiede sind da meist durch die phyletische Evolution mit Retardation (siehe pag. 140 ff.) zu erklären.

Das vorliegende Material bietet keine Gelegenheit zum Studium solcher Riesensprünge. Aber die typogenetische Entwicklung des *Aquilofusus elegantulus* ist eine solche Archallaxis in kleinerem Ausmasse. Diese Displacements haben eine grosse Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Tiere bei der Intercala-

tion (Proterogenese). Die Intercalation kommt durch das vorzeitige Erscheinen der in den Jugendstadien schlummernden Anlagen des Erwachsenen zum Ausdruck. Dieses Erscheinen ist aber zeitlich begrenzt und die Proterogenese verschwindet nach ihrem Auftauchen in der ontogenetischen Entwicklung des Tieres. Aber die Proterogenesen und ebenso die Genoidomorphosen sind Erscheinungen, die den Larven so äusserlich aufgeprägt sind, dass sie die larvale Entwicklung nicht stören. Wird die proterogenetische Entwicklung zu einer durchgreifenden Entwicklung, so wird sie zur Archallaxis, die die larvale Weiterentwicklung in andere Bahnen leitet. Da kommt es wohl oft vor, dass in diesen revolutionären Umbau ganze larvale caenogenetische und palaeomorphe Organbildungen einbezogen werden. Je deutlicher dann der larvale Anteil an dem Umbau hervortritt, umso deutlicher wird die Archallaxis zu der extremen Neotenie bei De Beer. Die Intercalation ist zu einem Displacement geworden. Solche Displacements dürften in geologisch viel kürzeren Zeiträumen vor sich gehen können als die Intercalationen. Aber das Beispiel von *Aquilofusus* zeigt deutlich, dass die Anlagen der alten vortypogenetischen Strukturen doch nicht durch das Auftreten der neuen Strukturen vollkommen verschwunden sind. Sie können wie bei den α *Aquilofusus* Arten wieder ganz auftauchen, oder aber sie bilden Kombinationen mit den neuen Strukturen. Im Kapitel Reduktion und Retardation pag. 138 ff. werden einige weitere Gesichtspunkte zur Frage der Neotenie gegeben.

Phyletische Evolution

Bisher wurden die Fälle der phylogenetischen Entwicklung erörtert, bei welchen die Heterochronie eine ausschlaggebende Rolle spielt. In weitaus den meisten Fällen geht aber die Entwicklung ohne, oder mit nur unbedeutender Heterochronie vor sich. Dies drückt sich in einer ruhigeren Evolution aus. Dadurch, dass die Gastropoden und noch viel stärker betont die Bivalven zu den konservativen Tiergruppen gehören und die tertiären marinen Faunen heute schon ein gewaltiges beschriebenes Material liefern, kann man hier besser als bei vielen anderen sich schneller phyletisch ändernden Tiergruppen zwischen der Speciation Simpsons und der phyletic evolution Simpsons unterscheiden. Zur Speciation gehören die in, auch mit menschlichem Masstabe gemessen, kurzen Zeiten wahrnehmbaren erblichen Veränderungen von Lebewesen. Dies drückt sich natürlich palaeontologisch oft im Auftreten von Varianten in gleichen Lebensräumen oder in geologisch gleichaltrigen Lebensräumen verschiedener Fazies oder verschiedener räumlich getrennter Lokalitäten aus. Die da spontan entstehenden Arten haben gewisse bei der Stammform variable Körperteile fixiert (siehe das Kapitel Speciation pag. 131). Aber es gibt Übergänge zwischen der Speciation und der phyletischen Evolution.

Die phyletische Evolution erzeugt artliche progressive Veränderungen einer Tierform in längeren aufeinander folgenden Zeiträumen. Die für die Speciation meist bezeichnende gleichzeitige Variabilität ist da gewöhnlich gar nicht

gross. Oft ist eine sich phyletisch ändernde Form sehr wenig variabel. Beim Genus *Aquilofusus* kann man zwei phyletische Entwicklungsreihen erkennen: die β und die γ *Aquilofusus* Reihe, bei der die Arten der Reihe β äusserst stark variabel sind, während die Reihe γ wenig variabel ist.

Zwei Beispiele sollen einige Probleme der phyletischen Evolution erfassen. Das Erste betrifft die Entwicklung der Scharnierbildung bei einigen Artgruppen aus verschiedenen Gattungen der Muschelfamilie der *Veneridae*. Manche dieser ursprünglich im Boden grabenden langgestreckten Formen werden dickschaliger und runder und das Schloss wird auf einen kleineren Raum zusammengedrängt. Es darf aber nicht an Stärke und Effektivität verlieren. Eine eingehendere Beschreibung des Vorganges ist auf pag. 67 ff. gegeben. Bei den rund werdenden Arten der Unterfamilie der *Meretricinae* wird die Schlossplatte gegen innen tief ausgebuchtet. Der ursprünglich langgestreckte Lunularzahn der linken Klappe wird rund, zapfenförmig und kleiner und verschwindet schliesslich ganz. Die Hauptzähne werden mehr steil gestellt und der Vorderzahn der rechten Klappe, der schmäler und dünner wird, lässt zwischen sich und der Lunula immer einen Platz frei für die Grube für den Lunularzahn, auch wenn dieser nicht mehr vorhanden ist. Bei den *Venerinae* ist die Schlossplatte nicht oder viel schwächer gegen innen gewölbt. Der Lunularzahn liegt in der Fortsetzung des vorderen Hauptzahnes der linken Klappe. Diese beiden Zähne passen gemeinsam in die Grube der rechten Klappe, deren gegen vorne gerichteter vorderer Hauptzahn sich an den Lunularand mehr oder weniger anlegt und oft ganz atrophiert wird. Die *Tapetinae* verhalten sich bei der Schlossreduktion wie die *Venerinae,* nur fehlt bei ihnen überhaupt Lunularzahn und Grube. Bei den *Venerinae* und *Tapetinae* kommt es ausserdem zu einer starken Scharnierbildung durch den Arearand und manchmal auch durch den Lunularand (z.B. *Gomphomarcia abeli* (Taf. 21 Fig. 9, 10, 11, 12), die den *Meretricinae* fehlt. Es kommen auch Arten vor, wo die grössere Anzahl von Individuen keine Scharnierbildung durch den Lunularand hat, wo aber eine etwas kleinere Anzahl eine solche besitzt. Das Vorhandensein oder Fehlen des Lunulascharniers ist in diesem Falle kein Artmerkmal. Es ist eigentümlich zu sehen, wie innerhalb einer Familie, den *Veneridae* bei allen Arten, die zu dem runden Schalenumriss tendieren, die eine Unterfamilie *(Meretricinae)* das gleiche Ziel der Schlossverkürzung auf ganz andere Art erreicht als die Arten von zwei anderen Unterfamilien *(Venerinae* und *Tapetinae).*

Im Eocaen spielen die *Meretricinae* betreffend Artenreichtum und Grösse die Hauptrolle. Unter den *Tapetinae* findet sich im Eocaen *Paphia (=Callistotapes)* und eine Reihe von Formen, die Cossman unter dem Gattungsnamen *Marcia* zusammenfasst. Den *Tapetinae* fehlt ein Lunularzahn. Die eigentlichen *Venerinae* beginnen erst im Oligocaen und haben sich im Miocaen zu voller Blüte entfaltet. Nebeneinander trifft man vom Miocaen bis Rezent *Venus* Arten mit einem stärkeren Lunularzähnchen *(Antigona* und *Ventricola),* solche mit einem kleinen warzenförmigen Lunularzähnchen *(Venus* sens. strict., *Periglypta* und *Circomphalus)* und solche ohne Lunularzähnchen *(Mercenaria, Chione* und *Clausinella).* Obwohl sich diese Subgenera artlich vom Miocaen bis in die

Jetztzeit mehr oder weniger stark verändern, behalten sie doch den gleichen Lunularzahnzustand unveränderlich bei. Es findet sich nur eine Ausnahme, *Clausinella*. Alle miocaenen *Clausinella* Arten besitzen ein äusserst kleines Lunularzähnchen, das meist als ein kleines Höckerchen am Ende des linken vorderen Hauptzahnes sitzt. Bei allen pliocaenen und rezenten *Clausinella* Arten ist dieses Höckerchen verschwunden. Hier hat an der Grenze Miocaen-Pliocaen ein kleiner genetischer Sprung ein unbedeutendes, aber äusserst konservatives Merkmal ausgelöscht. Das Eigentümliche ist, dass dies bei allen Arten dieser Gruppe geologisch gleichzeitig geschieht. Im Gegensatz dazu ist die oben erwähnte Scharnierbildung durch das Einfügen der Areakante der linken Klappe in eine Rinne der rechten Klappe und manchmal auch der Lunulakante der rechten Klappe in eine Rinne der linken Klappe, auch bei oft nahe verwandten Arten sehr verschieden entwickelt. Dasselbe gilt für den Bau und die Lage der Hauptzähne und für die Dicke und Form der Schalen. Ein Vergleich von drei einander äusserst nahe stehenden Arten (Formenkreis des *Tapes vetulus)* aus dem Burdigal, Helvet und Torton des Wiener Beckens: *Paphia benoisti* Cossm u Peyr (Taf. 28 Fig. 3), *Paphia sallomacensis* Fisch (Taf. 28 Fig. 1) und *Paphia waldmanni* Kauts (Taf. 28 Fig. 4) gibt darüber Aufschluss. Die im Sandboden grabende, stark ungleichseitige *Paphia benoisti* nimmt eine Mittelstellung zwischen den zwei anderen Formen ein. *P. sallomacensis* ist viel dickschaliger und viel weniger ungleichseitig. Das Schloss ist auf einen engeren Raum, besonders durch das Verschmelzen des vorderen Hauptzahns der rechten Klappe mit dem Rande der Lunula, zusammengedrängt. Area- und Lunularänder bilden bei beiden Formen Scharniere. *Paphia sallomacensis* ist besser an ein mehr freies Leben am harten Meeresboden angepasst. Im Gegensatz dazu ist *Paphia waldmanni* sehr dünnschalig, bauchiger, das Schloss ist klein und die Zähne sind tief zerschlitzt und deshalb viel schwächer aber gleichzeitig auch viel leichter als die Schlösser der beiden obengenannten Formen. Area- und Lunulascharniere fehlen. Diese Form lebte in losem Schlammboden. Eine vierte Form die *Paphia subcarinata* Schaff (Taf. 28 Fig. 2) steht in der Ausbildung ungefähr zwischen der *P. benoisti* und der *P. sallomacensis,* ist aber von beiden Formen leicht und eindeutig unterscheidbar. *Paphia benoisti* lebte im Helvet Österreichs und Westfrankreichs, *P. subcarinata* im Burdigal und Helvet Österreichs, *P. sallomacensis* im Burdigal und Helvet von Westfrankreich und Österreich, sowie im Helvet Italiens und *P. waldmanni* im Torton Österreichs. Die Formen gehören zu den wenig variablen Arten. Es kommen im Miocaen Westfrankreichs und Italiens und im Pliocaen Italiens *(Paphia genei)* auch andere, demselben Formenkreis des *Tapes vetulus* zugehörige Arten vor. Während man also hier bei der Entwicklung dieser Tiere von zweckmässiger Anpassung, reguliert durch die Selection, sprechen muss, kann man dies bei dem Falle der verschiedenen Ausbildung des Lunularzähnchens bei den *Venerinae* nicht sagen. Das plötzliche Verschwinden des Lunularzahnrestes bei *Clausinella* an der Grenze Miocaen — Pliocaen kann nicht durch Selection erklärt werden. Es trifft auch Arten, die in verschiedenen Faziesbezirken leben.

Das zweite Beispiel behandelt phylogenetische Entwicklungsreihen bei einer Anzahl von im Miocaen Norddeutschlands vorkommenden Gastropoden und Bivalven Arten (siehe pag. 72 ff.). Hier zeigt es sich, dass bei einer solchen Entwicklungsreihe von mehr als zwei zeitlich aufeinander folgenden Arten, die zwischen zwei Arten auftretende Art eine Mittelstellung zwischen der darüber und der darunter liegenden Art einnimmt. Trotz der unvermeidlichen geologischen Lücken kann man ganz deutlich erkennen, dass diese progressive Entwicklung in kleinen Sprüngen vor sich geht. Es wechseln Zeiten einer mehr oder weniger langen Konstanz der Art mit einem kleinen Sprung zu einer neuen Art. Es kann oft zur Spaltung einer Art in zwei Arten kommen, wie dies das auf pag. 74 angeführte Beispiel der *Odontostomia fraternum* zeigt.

Diese Unabhängigkeit der Entwicklung von der Umgebung kann man am deutlichsten bei einigen Arten beobachten, die gleichzeitig in nord- und südeuropäischen Meeren lebten. Da hat sich gleichzeitig aus *Leda emarginata* die *Leda pella,* aus *Panopaea menardi* die *P. faujasi,* aus *Pholadomya puschi* die *Ph. alpina* und aus dieser die *Ph. hesterna* entwickelt, obwohl der Unterschied zwischen dem Mediterraneum und dem Nordseegebiet betreffend Wassertemperatur, Faunenvergesellschaftung etc. damals ebenso gross war wie heute.

Die phyletische Entwicklung hat also eine inadaptive und eine adaptive Komponente. Die durch die Selection nicht gestörte inadaptive Komponente erstreckt sich meist auf Skulpturverschiedenheiten, das Fortbestehen oder Verschwinden von rudimentären Bildungen, wie z.B. das Lunularzähnchen etc. Die der Selection unterworfene adaptive Komponente betrifft Teile des Körpers, die für den Kontakt mit der Umwelt wichtig sind. Schalenform und Schalendicke, Scharnierbildung, Lage des Mantelsinus etc. (siehe hier das oben über *Paphia* gesagte). Diese adaptiven Veränderungen in der Organisation des Tieres gehen gewöhnlich viel rascher vor sich, als die inadaptiven. Sowohl die adaptiven als auch die inadaptiven Veränderungen sind oft nur artlich bedingt. Aber sie können auch gleichartig für ganze Artgruppen, Sectionen, Untergattungen und Gattungen sein (Gleichgerichtete Mutationen).

So ist die Schlossverkürzung mit voller Beibehaltung seiner Funktion bei den *Meretricinae* (mit *Dosinia*) einerseits und den *Venerinae* + *Tapetinae* andererseits auf sehr verschiedene Weise, aber innerhalb dieser beiden Gruppen bei jeder Art auf dieselbe Weise zustande gekommen. Bei den einzelnen Arten geschah dies aber oft zu ganz verschiedenen Zeiten.

Im Gegensatz dazu tritt bei den inadaptiven Formenveränderungen für ganze Artgruppen scheinbar oft ein gleichzeitiges Geschehen ein. Das geologisch gleichzeitige Verschwinden des Lunularzähnchens bei allen *Clausinella* Arten an der Grenze Miocaen — Pliocaen, ebenso wie die konstant gleiche Ausbildung des Lunularzähnchens oder sein Fehlen bei zusammengehörigen Artgruppen, obwohl sich der grössere Teil dieser Arten zu neuen Arten verändert hat, ist eine Eigentümlichkeit der phyletischen Entwicklung. Die Skulpturveränderungen bei den in phyletischer Evolution sich entwickelnden *Aquilofusus* Arten gehören natürlich auch in das Gebiet der inadaptiven Veränderungen. Einen extremen Fall, wie weit inadaptive Erwerbungen fortbestehen können,

ohne die Existenz der Art zu gefährden, bietet die *Erycina letochai* Hörn (siehe pag. 62) (Taf. 20 Fig. 4, 5, 6, 7).

De Beer (1951 pag. 74) schreibt unter dem Titel: Adult variation: „Under this heading we include what is really only a special case of the phenomenon which was described under the term deviation. As has been stressed before, the reactions which result in the appearance of characters are set going some time before those characters appear. The adult form is being prepared during the earlier stages of development. We cannot draw any hard and fast line between the characters which, substituting themselves for others in phylogeny, appear early in ontogeny, and those which appear late. However, the later a character appears in ontogeny, the smaller as a rule is the change which it produces by its presence. On the other hand, a character which appears early in ontogeny has time to produce more important changes. So, while under the heading of deviation we include variations which have produced fairly large phylogenetic effects (such as the divergence in evolution between different families, orders, and classes of animals), adult variation deals with the differences between individuals, varieties, races, and, probably, species". Man sieht, dass Simpsons Speciation und phyletic evolution mit De Beers Begriff der adult variation + deviation zusammenfällt.

Der ontogenetische Übergang vom Jugendlichen (Larve) zum Erwachsenen bei den verschiedenen Tiergruppen kann zeitlich ausserordentlich verschieden sein. Larven leben oft unter ganz anderen Umweltsbedingungen als die Erwachsenen. Es wirkt die Selektion ganz anders auf den Jugendlichen wie auf den Erwachsenen. Dies äussert sich also in einer Adaption der Jugendform und einer Adaption des Erwachsenen, die streng getrennt von einander auftreten. Dies gilt natürlich nur bei Abwesenheit von Störungen durch die Heterochronie. Tritt also etwas phyletisch Neues beim Erwachsenen auf, so tritt dieses wieder nur beim erwachsenen Nachkommen in Erscheinung und eine bei der Jugendform gebildete Neuheit tritt nur bei der Larve des Nachkommen in Erscheinung. Aber die beim Erwachsenen auftretende Neuheit muss in den Anlagen des Erwachsenen in der Larve entstanden sein. Dies gewährt eine weitgehende Konstanz oder eine nur langsame phyletische Entwicklung der Art. Die Larven führen die Entwicklungsgene des Erwachsenen nur im Fall einer vollkommenen Konstanz der Art sozusagen ungraviert mit sich.

Beginnen die Genanlagen des Erwachsenen sich im späten Larvenstadium zu verändern, so drückt sich dies durch erbliche Veränderungen beim Erwachsenen aus. Da bewirkt die Selektion beim Erwachsenen im günstigen Falle das Entstehen einer grösseren Anzahl von Nachkommen mit dieser Erbanlage, im ungünstigen Fall eine Verminderung der Anzahl solcher Nachkommen. Auf diese Weise wird mittelbar eine Selektion der schlummernden Anlagen in der Larve bewirkt und die Entwicklung dieser Anlagen wird gelenkt. Gewöhnlich ist dieser Entwicklungsprocess unsichtbar. Bei heterochronen Veränderungen gibt sich aber der Weg, der von den Anlagen der Erwachsenen in der Larve zu der sichtbaren Adaption beim Erwachsenen führt, zu erkennen. Es sind dies die Erscheinungen, die De Beer (1951) unter dem Namen Accelera-

tion zusammengefasst hat. Auf pag. 10 ff. ist ein Fall von Acceleration erwähnt (Die Rückverlegung der Glabella bei erwachsenen unterkambrischen Trilobiten ins Protaspisstadium der ordovicischen Trilobiten). In diesem Falle behält der Erwachsene dieselbe Form der Glabella während der ganzen Rückverlegung bei. Aber es gibt auch Fälle (siehe De Beer 1951 pag. 82) wo z.B. bei zeitlich aufeinander folgenden Arten das vorletzte Entwicklungsstadium immer dem letzten Entwicklungsstadium der älteren Art gleicht und so eine vollkommene Rekapitulation erreicht wird. Aus dem Beispiele der Glabella bei den Trilobiten oder dem von Raw angeführten Beispiele (siehe De Beer 1951 pag. 82) von *Leptoblastus salteri,* wo in den der Protaspis folgenden Larvenstadien die erwachsenen Zustände der Vorfahren *Ctenopyge, Parabolina* etc. fortlaufend rekapituliert werden, ersieht man, dass die Adaption des Erwachsenen sich schon in sehr frühen Jugendstadien wiederspiegeln kann. Sowohl Raws Beispiel der chronologischen Rückverlegung, als auch das Beispiel der langsamen Rückverlegung der Glabella des Erwachsenen in die Protaspis bei den opisthoparen Trilobiten und die schnelle Rückverlegung bei *Paradoxides* gehören zur Acceleration im Sinne von de Beer. Das Beispiel von Raw ist aber ein Schulbeispiel einer chronologischen Rekapitulation im Haeckel'schen Sinne von erwachsenen Ahnenformen bei den Larven der Nachkommen (Palingenese sens. strict.). Bei den beiden anderen Beispielen handelt es sich um die langsame oder schnelle Rückverlegung eines ursprünglich nur für den Erwachsenen charakteristischen Körperteils (Der Bau der Glabella) in das Protaspisstadium der Nachkommen, wobei aber während der ganzen Ontogenese und auch beim Erwachsenen die Glabella die Gestalt der ursprünglich nur beim Erwachsenen auftretenden Glabella beibehält. Im ersteren Falle handelt es sich um die Rückverlegung eines ganzen beim erwachsenen Ahnen vorhandenen Baues (Palingenese sens. strict.), der bei der erwachsenen Art schon abgeändert ist. Im letzteren Falle erscheint aber ein sich konstant gleichbleibendes Organ des Erwachsenen auch im Larvenstadium. Bei der Acceleration der Glabella von *Paradoxides* spielt wohl die Selektion der Larve eine grosse Rolle. Dagegen ist es schwieriger bei der Rekapitulation des ganzen Baues des Erwachsenen (Palingenese sens. strict.) der Selektion eine grössere Bedeutung beizumessen.

Nach der De Beer'schen Einteilung müsste man also die phyletische Evolution zur Gerontomorphose rechnen, weil sie durch die Selection beim Erwachsenen gelenkt wird. Dieser Weg von den Anlagen des Erwachsenen in der Larve zum Erwachsenen existiert natürlich, auch wenn er nicht der Beobachtung zugänglich ist. Die Veränderungen der phyletischen Evolution am Erwachsenen haben ihren Ursprung in den Anlagen des Erwachsenen in der Larve. Dadurch kann die starke histogenetische Plastizität viel stärkere erbliche Veränderungen auf dem Erwachsenen hervorrufen, als wenn es sich nur um eine Veränderung durch die genetische Plastizität beim Erwachsenen selbst handelt, die bezeichnend für die Speciation ist. Bei der Neotenie, bei der die Larve zum Erwachsenen wird, gilt dasselbe wie für den Erwachsenen. Eine neotene Art entwickelt sich weiter durch die phyletische Evolution und durch die Speciation. (Siehe die Entwicklung der *Agnostidea* und der *Erycinaceae.*)

Die Typogenese steht in scharfem Gegensatz zu dieser phyletischen Evolution. Hier werden die Anlagen des Erwachsenen in der Larve nicht durch die Selektion beim Erwachsenen beeinflusst, sondern sie entwickeln sich selbständig. In weniger stürmischen Fällen (Intercalation im Sinne von Cloud) wird diese Entwicklung als Proterogenese und Genoidomorphose Körperteilen, die schon den Bau des entsprechenden Körperteiles der Erwachsenen aufweisen, aufgeprägt. Diese Aufprägung stört aber bemerkenswerterweise nicht die larvale Entwicklung. Dies muss wohl als Beweis dafür angesehen werden, dass diese Anlagen des Erwachsenen auch nicht durch die larvale Selektion gelenkt werden. Bei einer „Ultratypogenese" (Displacement im Sinne von Cloud) entwickelt sich ontogenetisch fortlaufend das umgeformte jugendliche Tier zu einem neu geformten Erwachsenen (Archallaxis im Sinne Sewertzows); oder die Anlagen des Erwachsenen bilden in der Larve zusammen mit caenogenetischen und palaeomorphen Bauteilen eine neue organische Einheit, die in das erwachsene Stadium übergeht (= die extremsten Beispiele von Neotenie bei De Beer). Die durch phyletische Evolution gebildeten Arten haben adaptive oder inadaptive Charaktere. Die bei der Typogenese gebildeten Arten sind, um einen Simpson'schen Ausdruck zu gebrauchen, praeadaptiv. Das heisst dass diese nicht durch die Selektion gesteuerte Neuheit so günstig für den typogenetisch entstandenen erwachsenen Nachkommen ist, dass sie ihm die Existenz ermöglicht. Aber bei der Typogenese entstehen inadaptive Neuheiten, die das Fortbestehen der Art ermöglichen, weil sie nicht direkt schädlich sind und daher der Selektion weniger unterworfen sind. Solche inadaptive typogenetische Neuerscheinungen sind z.B. die eigentümlichen Form- und Skulpturbildungen bei den δ und ε *Aquilofusus* Arten. Diesen ist es aber meist nicht gelungen häufiger zu werden und sich auszubreiten. (Siehe pag. 93.)

Das Auftreten von inadaptiven Neuheiten auf dem Erwachsenen muss als Beweis dafür angesehen werden, dass alle Neuheiten, die sich in den Anlagen des Erwachsenen in der Larve bilden, ursprünglich inadaptiv sind. Sie werden eben, wenn sie günstig für den Erwachsenen sind, beibehalten und verstärkt, wenn sie ungünstig sind, eliminiert. Aber es wird oft, entsprechend den ursprünglichen Anlagen, jede Artgruppe für sich auf gleichem Wege, aber verschiedene verwandte Artgruppen auf verschiedenen Wegen, zum selben adaptiven Resultat kommen (siehe die Schlossverkürzung bei den *Meretricinae* einerseits und den *Venerinae* + *Tapetinae* andererseits). Nahe verwandte Formen können oft, mit Unterstützung durch die Speciation bei verschiedenen Lebensbedingungen, eine sehr verschiedene Form oder Bau erhalten und einander sehr unähnlich werden (siehe *Paphia* pag. 71). Die inadaptiven Neuheiten können aber trotzdem bei allen diesen Formen erhalten bleiben, oder sich verändern wie das Lunularzähnchen bei *Venus*. Die erblichen Veränderungen einer Tierart treten nie allmählich, sondern immer in kleinen Sprüngen auf. Das Auftreten von inadaptiven und adaptiven Veränderungen geht, wie aus den Beispielen ersichtlich ist, nicht bei jeder Art für sich unabhängig vor sich. Man kann deutlich sehen, dass ganze Artengruppen auf eine und dieselbe Weise (z.B. Schlossreduktion bei *Meretricinae*) während andere auf eine andere Weise

(z.B. Schlossreduktion bei *Venerinae* + *Tapetinae*) zum selben Resultat kommen. Es ist also die Tendenz vorhanden gruppenweise in derselben Weise zu mutieren (gleichgerichtete Mutationen).

Dies gilt teilweise auch für die Typogenese. Verschiedene *Strenuella* Arten werden an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten zu *Ellipsocephalus* Arten. Aber man erkennt da den explosiven Charakter der Typogenese, das Zerfallen und Auseinanderstreben der Typen — oft mit Bildung von bizarren Formen. Solche Formen können sich auch bei der phyletischen Evolution bilden. Aber da entstehen diese extremen Formen fortschreitend und langsam, meist mit Hilfe der Hypermorphose.

Inadaptive Neuerwerbungen sind der Selektion nicht unterworfen. Die für die Existenz einer Tierform wichtigen adaptiven Neuerwerbungen sind dagegen stark der Selektion ausgesetzt. Entstehen aus solchen Formen durch Typogenese oder phyletische Evolution in verschiedenen Milieus stark divergierende Formen, so lassen natürlich gerade die inadaptiven Erwerbungen, wenn sie sich nicht auch verändern, die genetische Zusammengehörigkeit der Arten oder Gattungen etc. am besten erkennen.

Aus dem oben gesagten ersieht man, dass die Mutationen nicht regellos in allen Richtungen vor sich gehen.

Dass es gleichgerichtete Mutationen gibt, kann man gut aus dem auf pag. 57 beschriebenen Auftreten einer eigentümlichen schiefgekreuzten Gitterskulptur und einer Grübchenskulptur bei den *Ungulinidae* und der aus ihnen im Eocaen entstandenen neotenen Familie der *Erycinidae* erkennen. Bei den *Ungulinidae (Phlyctiderma)* treten diese Skulpturen erstmalig im Oligocaen auf. Bei den *Erycinidae* erscheinen aber diese neuen Skulpturen schon im Eocaen, also ca 20 Millionen Jahre früher als bei der Ahnenfamilie *Ungulinidae*. Diese Skulpturmerkmale sind inadaptiv und daher nicht der Selektion unterworfen. Oft entstehen aber durch solche gleichgerichtete Mutationen lebenswichtigere Neuheiten, die der Selektion unterworfen sind. Da kommt es in einer Tiergruppe, wie in der Unterfamilie der *Venerinae,* unabhängig von Ort und Zeit bei den verschiedenen Gattungen und Arten immer wieder zum gleichen Entwicklungsablauf in der phyletischen Evolution.

Speciation (siehe Abb. 4)

Die Variabilität des Erwachsenen fällt mit dem Begriff der genetischen Plastizität der Arten zusammen. Die genetische Plastizität ist dann vorhanden, wenn zahlreiche Individuen einer Art eine grosse Anzahl von heterocygoten Genen besitzen (De Beer 1951 pag. 92). Die grösste Anzahl von Mutantgenen haben die Erwachsenen und nicht die Larven (De Beer 1951 pag. 114). Die in kurzen Zeiträumen sichtbare genetische Veränderungen hervorrufenden Phänomene des Kleinmutierens und des Mendelns sind dem Experimentalzoologen zugänglich und die Ansicht, dass alle phyletischen Veränderungen auf sie unter dem Druck der Selektion zurückzuführen sind, ist weit verbreitet. Schindewolf (1950) ist der Ansicht, dass diese von Simpson (1944) als Spe-

ciation zusammengefassten Veränderungen vollkommen bedeutungslos für die phyletische Evolution sind. Auch De Beer (1951) meint, dass diese Speciation nur die Unterschiede zwischen den Individuen, den Rassen, den Varietäten und möglicherweise auch von Arten hervorrufen kann.

Auf pag. 76 ff wurde eine mehr eingehende Darstellung der phyletischen Entwicklung des Subgenus *Cordiopsis* Cossm. gegeben. *Cordiopsis* ist ein Subgenus des Genus *Pitaria,* das in die Unterfamilie der *Meretricinae* und in die Familie der *Veneridae* gehört. Durch die Verkürzung der Schale und die Atrophierung des Lunularzahnes ist *Cordiopsis* äusserlich ähnlich den *Venerinae* geworden. *Cordiopsis* erscheint im Eocaen Europas in einer einzigen Art, der *C. incrassata* Sow. Sie ist wahrscheinlich aus einer eocaenen *Pitaria* sens. strict. *globulosa* Desh durch phyletische Evolution oder Typogenese entstanden. *C. incrassata* (Taf. 23 Fig. 1; Taf. 27 Fig. 1, 2) lebte im Unter- und Mitteloligocaen in allen europäischen Meeren als sehr häufige Art. Ihre Variabilität ist so gross, dass Cossman und Peyrot (1910) sie als eine polymorphe Art bezeichnen. Im Oberoligocaen (Aquitan) und Burdigal wird diese Art selten, beginnt aber stark an Grösse zuzunehmen. Aus dem Mittelmiocaen wird diese Art von Th. Sorgenfrei (1958) beschrieben. Gleichzeitig tauchen neue *Cordiopsis* Arten auf. Im Aquitan und Burdigal des Bordelais findet sich *C. intercalaris* (Taf. 25 Fig. 1, 2), im Burdigal Österreichs *C. schafferi* (Taf. 23 Fig. 2; Taf. 24 Fig. 1). Im Helvet sind *C. intercalaris* und *C. schafferi* verschwunden. Es erscheinen *C. flexicostulata* (Taf. 26 Fig. 3), *C. gigas* (Taf. 24 Fig. 2) und *C. islandicoides* (Taf. 27 Fig. 3, 4, 5). *C. flexicostulata* ist auf das Nordseebecken beschränkt und stirbt am Ende des Helvet aus. *C. gigas* und *C. islandicoides* kommen im ganzen südlicheren Europa vor und lebten bis zum Ende des Pliocaen.

Im Kapitel „die Variabilität des Erwachsenen" wurde zu beweisen versucht, dass alle oben genannten Arten direkt von der *C. incrassata* abstammen müssen und dass sie folglich keine phyletischen Entwicklungsreihen bilden. Die diese Arten unterscheidenden Merkmale liegen grösstenteils innerhalb der Variationsbreite der *C. incrassata* und sind bei den Nachkommen nur zu konstanten Merkmalen geworden. Die Entwicklung von der eocaenen *Pitaria* zur *Cordiopsis incrassata* war ein phyletischer Sprung. Die Entwicklung von *Cordiopsis* vom Oligocaen bis in die Jetztzeit bestand ausser in der Grössenzunahme nur in so bescheidenen Veränderungen, dass die äusserst nahe Verwandtschaft aller dieser *Cordiopsis* Arten keinem Zweifel unterliegt. *C. islandicoides* (Taf. 27 Fig. 3, 4, 5) hat das ursprüngliche Lunularzähnchen ganz bewahrt, *C. gigas* (Taf. 24 Fig. 2), *C. brocchii* (Taf. 26 Fig. 1, 2) und *C. flexicostulata* (Taf. 26 Fig. 3) haben dieses Zähnchen ganz verloren. Bei *C. schafferi* (Taf. 23 Fig. 2; Taf. 24 Fig. 1) und *C. intercalaris* (Taf. 25 Fig. 1, 2) ist es sehr schwach entwickelt. Aber dies ist, nachdem jede dieser Formen aus der *C. incrassata* direkt entstanden ist, kein progressives Verschwinden dieses Zähnchens. Es gibt viele *C. incrassata* Individuen, bei denen das Zähnchen ganz oder fast ganz verschwunden ist (Taf. 27 Fig. 1) und solche, bei denen das Zähnchen sehr gut entwickelt ist (Taf. 23 Fig. 1; Taf. 27 Fig. 2). Dasselbe gilt

für den mehr rundlichen oder schwach dreieckigen Umriss der Schale und für die mehr oder weniger gegen vorne gerückten Wirbel. Im Gegensatz zur Typogenese und der phyletischen Evolution, bei denen die neuen Artcharaktere schon mehr oder weniger früh in Jugendzuständen zu erkennen sind, sind die Jugendexemplare der *Cordiopsis* Arten nicht oder kaum voneinander zu unterscheiden. Die Artcharaktere treten voll und ganz erst bei den Erwachsenen deutlich hervor und dies ist ein Zeichen der genetischen Plastizität und damit der Speciation.

Auf pag. 77 wurde auf die Eigentümlichkeit hingewiesen, dass die häufige, polymorphe *C. incrassata* im Unter- und Mitteloligocaen keine Arten bildet. Im Oberoligocaen und noch stärker betont im Burdigal nimmt die Art an Grösse rasch zu. Sie wird gleichzeitig viel seltener. Zwei Arten, *C. intercalaris* und *C. schafferi,* spalten sich ab. Im Helvet erscheinen drei neue Arten gleichzeitig *(C. flexicostulata, C. gigas* und *C. islandicoides).* Von diesen fünf aus der *C. incrassata* entstandenen Arten lebten drei in einem räumlich engbegrenztem Gebiet: die *C. intercalaris* in Westfrankreich, die *C. schafferi* in Österreich und die *C. flexicostulata* im Nordseebecken, während *C. gigas* und *C. islandicoides* im ganzen südlichen Europa erscheinen. Dies beruht wohl darauf, dass das Burdigal *(C. intercalaris* und *C. schafferi)* eine Regressionsperiode ist und das Helvet *(C. gigas* und *islandicoides)* eine grosse Transgressionsperiode darstellt. Die ebenfalls im Helvet erscheinende *C. flexicostulata* ist eine nordische Form und da war wohl die Ausbreitungsgrenze klimatisch und räumlich durch die isolierte Lage des Nordseebeckens bedingt.

Es ist naheliegend die artbildende Periode der *C. incrassata* im Aquitan — Burdigal — Helvet mit ihrem gleichzeitigen Seltenerwerden und ihrer Grössenzunahme in Zusammenhang zu bringen. Wie im folgenden Kapitel über die Grössenzunahme gezeigt wird, ist diese erblich bedingte Grössenzunahme auf eine Heterochronie (Hypermorphose) zurückzuführen, durch die die Zeit des Erwachsenwerdens der Individuen verlängert wird. Es wird da nicht nur das Grösserwerden der Form, sondern es wird auch ein Entstehen erblicher kleiner Veränderungen ermöglicht. Dadurch wird aber die Artbildung bei *Cordiopsis* nicht eine reine Speciation, sondern eine Kombination von Speciation und Hypermorphose. Das Seltenwerden der *C. incrassata* unterstützte durch grössere Inzucht das Entstehen von unterscheidbaren Arten.

C. incrassata wird selten und sie nimmt gleichzeitig an Grösse zu. Dies gilt allgemein als das Bild einer beginnenden Degeneration — ein Altwerden der Form, die zum Aussterben führt. Aber gerade in diesem Zustande spalten sich von der *C. incrassata* Formen ab *(C. intercalaris, C. schafferi),* die grösser sind als die Stammform. An der Grenze Burdigal — Helvet in Südeuropa erscheinen plötzlich Abkömmlinge dieser Art, die teilweise noch grösser sind als die Abkömmlinge aus dem Burdigal und Aquitan. Sie erreichen, wie die *C. gigas,* Riesengrösse. Diese Formen haben aber absolut nicht den Charakter von degenerierten Arten. Sie leben, ohne weiter an Grösse zuzunehmen, als sehr häufige Arten im Miocaen und Pliocaen des südlicheren Europa. Aus einer degenerierenden Form haben sich also neue, viel grössere, lebenskräftige Formen

entwickelt. Diese eigentümliche Art von „Rejuvenation" geht aber nicht mit einer gesteigerten Specialisierung Hand in Hand. Sie unterscheidet sich dadurch scharf von dem Grösserwerden im Zusammenhang mit fortschreitender Specialisierung bei der phyletischen Evolution, die immer zum Aussterben zu führen scheint.

Die auf pag. 53 beschriebene Spaltung der miocaenen *Glycimeris deshayesi* in die Arten *G. pilosa* und *G. maculata* aus dem Pliocaen und der Jetztzeit gehört zur Speciation. Auch hier treten bei der *G. deshayesi* zusammen vorkommende Skulpturen bei den zwei Nachkommen getrennt auf. Auf dieselbe Weise bilden sich viele geographische Arten, das heisst von der Stammform wenig verschiedene Formen, die an den verschiedensten Punkten der Erde auftreten können (siehe pag. 44).

Wie im Kapitel „Die Entwicklung der Trilobitengattung *Strenuella*" (pag. 18) beschrieben, weist die erwachsene *Strenuella gripi* eine starke Variabilität auf. *Strenuella gripi* ist eine Übergangsform zwischen *Strenuella* und *Ellipsocephalus*. Diese Variabilität ist aber nicht polymorph wie die der *Cordiopsis incrassata* — man könnte sie als dimorph bezeichnen. Sie betrifft ausschliesslich Merkmale, die auf der einen Seite *Strenuella* zukommen (sich gegen vorne verschmälernde Glabella mit Dorsalfurchen, vorne gerundeter Frontallobus, bedornte freie Wangen, spitze Dornen der Pleuren) auf der anderen Seite nur *Ellipsocephalus* zukommen (Glabella mit parallelen schwächeren Dorsalfurchen, Fehlen eines Frontalwulstes, dornenlose freie Wangen, gerundete Pleurenenden). Diese Variabilität weist nur die erwachsene Form auf. Die Protaspis hat auf den Körperteilen, die mit dem Erwachsenen vergleichbar sind, schon ganz das *Ellipsocephalus* Gepräge und die späteren Meraspisstadien haben weder das Aussehen von *Strenuella* noch von *Ellipsocephalus,* sondern von anderen verwandten, erwachsenen Formen (Genoidomorphosen). Es scheint also hier ein Teil der ursprünglichen Mutantgene des vortypogenetischen Vorläufers der *Strenuella gripi* sich unbekümmert um die typogenetische Umbildung der Larve zu entwickeln. Diese Entwicklung tritt bei verschiedenen Individuen verschieden stark hervor. Bei den meisten Individuen treten die *Strenuella* Merkmale stärker hervor und ich stelle deshalb diese Art zu *Strenuella.* Bei manchen überwiegen aber schon weitaus die neuen *Ellipsocephalus* Merkmale.

Ganz ähnlich verhält sich im Burdigal Österreichs *Macrocallista erycina — M. homoeochione,* im Helvet Österreichs *M. erycina — M. italica* und *Barbatia barbata — B. subhelbingi.* Es erscheinen Zwischenformen zwischen der Ausgangsform und der Form des Nachkommen, wobei die Ausgangsform gleichzeitig fortbestehen kann. Aber diese Variabilität des Erwachsenen ist nicht notwendig an eine Typogenese gebunden. Bei der Intercalationstypogenese lebt z.B. die an und für sich sehr variable *Barbatia variabilis* (Taf. 19 Fig. 4, 5, 6) neben ihrer Stammform der *Barbatia barbata,* ohne dass sich Zwischenformen zwischen diesen beiden Arten bilden. Ebensowenig kommen Zwischenformen zwischen den δ und zwischen den ε *Aquilofusus* Arten vor. Bei *Venus vindobonensis,* die sich im allerersten Stadium einer Typogenese befindet, haben die In-

dividuen mit Genoidomorphose auf dem jugendlichen Teil der Schale im erwachsenen Zustand dieselbe Skulptur wie die Erwachsenen, die keine Genoidomorphose im Jugendzustand aufweisen.

Auch bei der phyletischen Evolution gibt es Evolutionsreihen, wo eine Variabilität der Erwachsenen zwischen den Gencharakteren des Vorläufers und des Nachkommen vorkommt. Die *β Aquilofusus* Arten sind ein Beispiel. Aber bei anderen Evolutionsreihen wie bei den *γ Aquilofusus* Arten fehlt eine solche Variabilität.

Die Typogenese und die phyletische Evolution sind also unabhängig von der Speciation, kommen aber mit ihr zusammen vor. Die Speciation hat da scheinbar einen konservativen Charakter, indem sie die durch Typogenese oder phyletische Evolution erscheinenden neuen Charaktere durch das Miterscheinen von Charakteren des Vorgängers abschwächt.

Vergleicht man die Artbildung durch Speciation bei *Cordiopsis* mit den Artbildungen durch Typogenese oder phyletische Evolution, so erkennt man, dass die Artbildung durch Speciation nichts wesentlich Neues bildet. Die neuen Arten sind meistens auf den Variationsmöglichkeiten der *Cordiopsis incrassata* aufgebaut und man könnte sie als extreme Varianten betrachten. Alle diese Arten entstehen sprunghaft und sind nicht durch Übergänge mit der Stammart verbunden. Obwohl *C. gigas* und *C. islandicoides* zusammenleben und gleichzeitig erscheinen, fehlen Bastarde vollkommen. Der Speciation fehlt im Gegensatz zur phyletischen Evolution die durch die Selektion gebotene Möglichkeit sich fortschreitend in einer gewissen Richtung zu entwickeln. Sie kann auch nicht wie die Typogenese neue Typen bilden.

Bei den *Aquilofusus* Arten setzt der im Mitteloligocaen typogenetisch entstandene *A. waeli* bis ins untere Mittelmiocaen fort ohne zu variieren. Von dieser Art spalten sich im Oberoligocaen *A. steenstrupi* und *A. rosenbergi,* im Mittelmiocaen *A. hemmoorensis* ab. Die neuen Arten bilden keine phyletische Reihe. Die Unterscheidungsmerkmale untereinander und zum *A. waeli* betreffen hauptsächlich die Ausbildung der Spiralskulptur. Die Unterschiede sind da konstant. Diese Artbildung dürfte eine Mittelstellung zwischen der Speciation und der phyletischen Evolution einnehmen.

Grössenzunahme

Oft ist während der phyletischen Umwandlung einer Art oder Gruppe auch eine Grössenzunahme der entsprechenden Formen festzustellen. Auf pag. 65 sind verschiedene Arten von Grössenzunahme bei fossilen Bivalven angeführt. Örtliche und zeitliche Grössenverschiedenheiten nicht erblicher Natur bei einer Art stehen deutlich in Zusammenhang mit den Umweltsbedingungen. Dies ist jedoch oft schwer bei der erblichen Grössenzunahme zu erkennen. Eine ganze Reihe von miocaenen Bivalven (siehe pag. 66) kommen unverändert vom Miocaen bis in die Jetztzeit vor. Sie haben nur progressiv an Grösse zugenommen. Nachdem der grösste Teil von ihnen gleichzeitig in Nord- und Südeuropa lebte,

waren die Lebensbedingungen für die im Süden und im Norden lebenden Individuen sehr verschieden. Aber in beiden Lebensräumen haben sie doch gleichmässig an Grösse zugenommen.

Bei den *Veneridae,* die eine mehr freie Lebensweise annehmen und sich durch Erwerbung einer rundlichen Gestalt vom Eingraben im Boden unabhängig machen, ist eine bedeutende Grössenzunahme sehr allgemein. Hier ist eine Grössenzunahme ohne Zweifel günstig. Es kann also eine Grössenzunahme auch bei den verschiedensten Umweltsbedingungen einen hohen adaptiven Wert haben.

De Beer behandelt die fortschreitende Grössenzunahme in Zusammenhang mit phyletischen Veränderungen der Arten. Er betrachtet sie als eine Heterochronie bei Erwachsenen (Gerontomorphosis) und nennt sie Hypermorphosis. Wird beim Nachkommen einer Art die Zeit des Erwachsenwerdens relativ verlängert, so können zu den ursprünglichen Artcharakteren der erwachsenen Art eine Reihe von neuen Charakteren hinzugefügt werden; u. a. kann der Nachkomme auch grösser werden, als es der Vorfahre ist (De Beer 1951 pag. 77). Die artlichen Veränderungen im Gefolge des Grösserwerdens möchte De Beer zum Grossteil auf Allometrie zurückführen. Das heisst ein schnelleres (positive Allometrie) oder langsameres (negative Allometrie) Wachstum eines »allometrischen» Körperteils oder Organs in einer gewissen Richtung als das allgemeine Wachstum des Körperteils. Allometrische Veränderungen an den Molluskenschalen des vorliegenden Materials konnten nicht erkannt werden. Aber bei besonders grosswüchsigen Individuen einer Art, oder bei den erwachsenen Individuen besonders grosswüchsiger Arten sieht man, dass es auf den Schalenteilen, die das ältere Tier baut, zu einer Abschwächung der da unregelmässigen Skulptur kommt und dass unregelmässige Balken und wulstartige Verdickungen auftreten, die die Festigkeit der Schale erhöhen. Es ist das Bild einer ausgesprochenen Degeneration.

Ein eigentümlicher Fall von periodischer Grössenzunahme kann bei einer Art, *Dosinia exoleta* L. (Taf. 22 Fig. 1), beobachtet werden, die vom Ober Oligocaen bis heute lebt. Im Zeitraum von 40 Millionen Jahren, aus dem diese Muschel unverändert und in gleicher Grösse bekannt ist, ist es zweimal, im Burdigal bis Helvet und 15 Millionen Jahre später im Astiano (Ober Pliocaen) vorgekommen, dass Riesenexemplare zusammen mit den normalen Individuen auftreten. Das Riesenwachstum dieser Formen muss wohl in beiden Fällen erblich verankert gewesen sein, denn es fehlen Zwischenformen. Diese Riesenformen wurden früher für ein eigene Art, *Dosinia orbicularis* Ag (Taf. 22 Fig. 2) gehalten, die im Burdigal — Helvet lebte, und dann durch eine lange Zeit verschwunden war, um in gleicher Form wieder im Ober Pliocaen aufzutauchen. Die pliocaenen Individuen erreichten eine bedeutendere Grösse als die miocaenen. Nachdem es keine Zwischenformen zwischen den Individuen von normaler Grösse und den Riesenformen gibt, können diese zwei Formen nicht miteinander kreuzbar gewesen sein. Die Frage, ob man sie als zwei verschiedene Arten betrachten soll oder nicht, kann ich nicht beantworten.

Adaptionsdimorphismus

De Beer (1951 Kapitel 6 und 17) hat eine ganze Reihe von Arten aus den verschiedensten Tierordnungen angeführt, bei denen die Larven einer Art oder nahe verwandter Arten einander viel unähnlicher sind, als die erwachsenen Tiere. Diese Zweigestaltigkeit von Larven einer Form ist meist darauf zurückzuführen, dass diese Larven im Stande sind, zwei verschiedene Lebensweisen zu führen. Dadurch sind die Larven mit einer bestimmten Lebensweise einer anderen Selection ausgesetzt, als die Larven mit der anderen Lebensweise. Aber die so verschiedenen Larven führen die Anlagen des Erwachsenen in gleicher Weise mit sich, so dass die Erwachsenen gleich aussehen.

In dieser Arbeit sind Fälle von Adaptionsdimorphismus bei Erwachsenen angeführt (pag. 82), die in dem beschriebenen Falle (*Venus geographica* — *Venus saxicola* Taf. 21 Fig. 1—4) nicht erblich sind. Bei den weniger plastischen, erwachsenen Tieren sind wohl die Möglichkeiten des Dimorphismus in der oben beschriebenen Weise mehr beschnitten. Es wurden in dieser Arbeit mehrere Fälle von Adaptionsdimorphismus bei fossilen Bivalven beschrieben (*Veneridae, Erycinidae*). Ob diese Fälle erblich waren oder nicht, kann man nicht feststellen. Aber Fälle von Adaptionsdimorphismus bei Erwachsenen dürften gar nicht so selten sein. An fossilem Material kann man nicht beweisen, ob es sich bei zwei nahe verwandten, in einem Lebensraume lebenden Formen um zwei verschiedene Arten oder um nur eine einzige Art handelt, die durch den Adaptionsdimorphismus in zwei verschiedenen Gestalten auftritt, denn Zwischenformen müssen in beiden Fällen fehlen. Als bestes Kriterium kann wohl gelten, dass beide Formen gleichzeitig nahe einander leben und dass bei diesen Formen gemeinsame Merkmale auftreten, die nicht von der Lebensweise abhängig sind. Während also oft die Gestalt (z.B. bei Bivalven) bei beiden Formen äusserst verschieden sein kann, sollten eigentümliche Skulpturen der Schalenoberfläche gemeinsam sein. Der larvale Adaptionsdimorphismus ist erblich. Ich halte es für möglich, dass auch der Adaptionsdimorphismus bei Erwachsenen erblich werden kann. Man kann ihn daher zu den möglichen Artbildungen rechnen.

Caenogenese

In der Einführung pag. 14 wurde darauf hingewiesen, dass De Beer mit dem Namen Caenogenese alle auf der Larve erscheinenden Neuheiten bezeichnet, während in dieser Arbeit die rein larvalen Körperteile von den Anlagen des Erwachsenen in der Larve unterschieden werden. De Beer rechnet die Proterogenese und damit auch die Genoidomorphose, sowie die Neotenie beim Axalotl und die Merostase hierher. In dieser Arbeit werden nur die eigentliche Neotenie (Axalotl, *Erycinaceae)* und die Merostase als ein Auftreten caenogenetischer Merkmale auf dem Erwachsenen betrachtet. Die Proterogenesen und Genoidomorphosen sind dagegen phyletische Neuheiten des Erwachsenen, die durch Acceleration schon auf den Anlagen des Erwachsenen in der Larve erscheinen. Sie können da infolge der erhöhten histogenetischen Plast-

izität viel grössere phyletische Effekte erzielen, als wenn sie nur vom Erwachsenen selbst (Speciation) ausgehen würden.

Dieselbe Bedeutung, die die phyletische Evolution für die Adaption der Erwachsenen hat, hat die Caenogenese für die Adaption der Larven. Auch hier ist zu erwarten, dass, wie bei der phyletischen Evolution, inadaptive Neuheiten erscheinen, die aber nur so lang existieren, als sie für die Tierform weder schädlich noch nützlich sind. Im selben Augenblick wo sie schädlich oder nützlich werden, sorgt die Selektion dafür, dass sie ausgerottet beziehungsweise, weil sie dann adaptiv sind, verstärkt werden. Für den Fortbestand einer Art dürfte aber die Caenogenese, also die erbliche Veränderung der Larve, eine geringere Rolle spielen als die phyletische Evolution und die Speciation, das heisst die erblichen Veränderungen beim Erwachsenen. Die Anzahl der Jungen ist ja immer viel grösser als die Anzahl der Erwachsenen und es sind diese letzteren, die sich fortpflanzen. Weiters hat J. E. Young (cit. De Beer 1951 pag. 98) die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass die Umgebung des Tieres — sein Milieu — „leicht" oder „schwer" sein kann. Im allgemeinen ist das Milieu, in dem die Erwachsenen leben, schwieriger, specialisierter und mehr begrenzt als das Milieu, in dem die Larven leben.

Caenogenetische Eigenschaften können durch Neotenie, Merostase und Typogenese (Displacement) auf den Erwachsenen übertragen werden. Ebenso können Züge des Erwachsenen (Acceleration) auf die Larve übertragen und da manchmal *(Hydrocephalus* Stadium bei *Paradoxides)* zu caenogenetischen Neuheiten (Gerontocaenogenese) werden (pag. 12). Diese Caenogenesen verschwinden wieder beim Erwachsenen. Aber weitaus in den meisten Fällen bleiben die caenogenetischen Eigenschaften auf die Larve beschränkt. Trotzdem haben sie natürlich, obwohl sie dann nie beim Erwachsenen auftreten, eine sehr grosse phylogenetische Bedeutung (siehe De Beer 1951 pag. 34).

Es besteht zwischen dem Jungen und dem Erwachsenen einerseits eine Kluft, die sich in einer weitgehenden Eigenentwicklung als caenogenetische Adaption der Larve und als phylogenetische Entwicklung beim Erwachsenen ausdrückt. Anderseits gibt es ein inniges Zusammenwirken des Jungen und des Erwachsenen. Wie früher bemerkt, kommt es bei der extremen Typogenese (Displacement) vor, dass caenogenetische Bauteile mit den Genanlagen des Erwachsenen in Kombination treten und dann auf dem Erwachsenen auftreten (Neotenie pars bei De Beer).

Der Verlust oder das rudimentäre Auftreten von Körperteilen auf dem Erwachsenen (Reduktion und Retardation)

Nicht nur Neuerscheinungen, sondern auch der Verlust oder das Rudimentärwerden von Teilen des Körpers kann die Entstehung einer neuen Art bedingen. De Beer (1951) unterscheidet zwei grundverschiedene Möglichkeiten für dieses mehr oder weniger vollkommene Verschwinden von beim erwachsenen Vorfahren gut ausgebildeten Teilen des Körpers: „die Reduktion und die Retardation". Die Reduktion charakterisiert De Beer (1951 pag. 69): „We shall

deal with those cases in which a character, which in the ancestor was present in both young and adult, comes in the descendant to be either very reduced or absent in the adult and therefore present only in the young stages". De Beer rechnet die Reduktion zur Paedomorphose.

Nach dieser Charakteristik sollte man annehmen, dass nur die Fälle von Reduktion oder Verlust von Körperteilen zur „Reduktion" gehören, bei denen das betreffende Organ beim Erwachsenen verschwunden oder rückgebildet ist, im Larvenstadium aber vorhanden ist. De Beer führt aber unter seinen Beispielen bei den Schlangen auch die Nattern an. Bei den meisten Gattungen dieser Schlangengruppe sind aber nicht nur im erwachsenen, sondern auch im jugendlichen Zustand die Extremitäten vollkommen verschwunden. Es wäre besser zu sagen: „Die Körperteile, die sowohl beim jungen als auch dem erwachsenen Vorfahren vorhanden waren, werden beim erwachsenen Nachkommen stark reduziert oder sie gehen verloren. Beim jungen Nachkommen können sie auftreten. Sie können aber auch reduziert werden oder verloren gehen."

Das vorliegende Material gibt mehrere Beispiele von Reduktionen. Unter den *Veneridae* findet sich bei den *Meretricinae* die *Pitaria (Cordiopsis) incrassata*. Hier ist der Lunularzahn der rechten Klappe sowohl bei den jugendlichen als auch bei den erwachsenen Individuen sehr stark reduziert oder er fehlt vollkommen. Diese äusserst variable Form stammt von einer eocaenen *Pitaria* Art ab, bei der der Lunularzahn noch deutlich entwickelt war. Aus *Cordiopsis incrassata* entstehen vom Aquitan bis ins Helvet eine Reihe von Arten, bei denen jede Art für sich entweder diesen Lunularzahnrest im jugendlichen und erwachsenen Zustand besitzt oder ihn verloren hat. Das Vorhandensein oder Fehlen dieses Zahnrudimentes ist zu einem Artmerkmal geworden. Dies ist ein Beispiel einer Artveränderung durch Speciation.

Auch der Vorfahre der *Venerinae* muss einen kräftigen Lunularzahn besessen haben. Von den Untergattungen des Genus *Venus* hat *Ventricola* und *Antigona* dieses Zahnrudiment deutlich ausgebildet. Bei *Venus* sens. strict., *Periglypta* und *Circomphalus* ist es sehr klein, aber immer vorhanden. Bei *Mercenaria, Chione* und *Clausinella* fehlt es. Alle diese Untergattungen leben vom Miocaen bis in die Jetztzeit, also über 40 Millionen Jahre lang. In diesem Zeitraume haben sich die Arten dieser Untergattungen bedeutend verändert, aber das Fehlen oder die verschieden starke Ausbildung des Lunularzahnrudimentes wurde unveränderlich beibehalten. Die verschiedene Ausbildung des Zahnrestes ist hier ein subgenerisches Merkmal. Dieses Verhalten hängt mit der phyletischen Evolution dieser Formen zusammen.

Viel komplizierter wird die Deutung solcher Reduktionen, wenn sie im Gefolge einer typogenetischen Entwicklung auftreten. Die rudimentären freien Wangen des *Ellipsocephalus polytomus* sind auf dem Erwachsenen dornenlos. Im Früh Holaspisstadium (Taf. 4 Fig 10) besitzen diese rudimentären Wangen kleine Dornen, die die Rudimente der Genalstachel sind. Im Spätmeraspisstadium (Taf. 4 Fig 9) tragen die etwas breiteren freien Wangen kräftige Genalstachel, aber hier liegt nur scheinbar ein gutes Beispiel einer Reduktion vor. Im Früh Holaspisstadium (Taf. 4 Fig. 10) mit den kleinen Wangen und den

rudimentären Dornen ist auch eine Segmentation der Glabella erkennbar und die Pleurenenden tragen kleine Dornen. Alle diese Kennzeichen fehlen dem Erwachsenen (Taf. 2 Fig. 1). *Ell. polytomus* (Taf. 4 Fig. 10) ist da eine so gut wie vollkommene Rekapitulation seines Vorfahren *Strenuella gripi*. Im vorhergehenden Spätmeraspisstadium (Taf. 4 Fig. 7, 8, 9) tragen nicht nur die etwas breiteren Wangen gut ausgebildete Genalstachel, auch die Glabella mit ihren gegen vorne konvergierenden Seitenfurchen ist stark segmentiert und ein Vorderrandwulst mit kräftiger Furche ist am Cranidium ausgebildet. Diese Jugendform gleicht weder dem Vorfahren *Strenuella gripi* noch überhaupt dem Genus *Strenuella*. Sie gleicht der erst im mittleren Mittelkambrium, also mehrere Millionen Jahre später, auftretenden Form *Anomocare* (Taf. 2 Fig. 10, 11). Dies ist eine Genoidomorphose.

Bei *Strenuella gripi* (Taf. 1 Fig. 1, 2, 3, 4) sieht man noch deutlicher, wie gross der Unterschied zwischen der Reduktion bei einer in Typogenese befindlichen Form und einer in phyletischer Entwicklung begriffenen Form ist. Hier beginnen schon im Spätprotaspisstadium kräftige Metacranidial- und Genalstachel aufzutreten. Im Frühmeraspisstadium 2 sind noch keine freien Wangen entwickelt, aber die Genalstachel sind kräftig und stärker nach hinten gerichtet (Kautsky 1945). Im Frühmeraspisstadium 3 sind die da entwickelten freien Wangen (Taf. 3 Fig. 4) schmal und sie bilden nur die Ansatzstelle der kräftigen, langen gegen hinten gerichteten Stachel. Sie haben ein Aussehen, das vollkommen fremd für *Strenuella* ist, aber ganz ausserordentlich *Protolenus* (Taf. 3 Fig. 3) gleicht. Besonders im Stadium 4 ist auch der ganze Kopfschild *Protolenus* sehr ähnlich. Im Stadium 5 und 6 gleicht die Larve von *Strenuella gripi Anomocare*. Die phyletische Entwicklungsreihe — unbekannter Vorfahre der *Str. gripi* — *Str. gripi* — *Ell. polytomus* geht zweifellos in einer Richtung, die zum Verlust der Augenleisten, der Vorderrandleiste, der Segmentierung der Glabella, der Genalstachel und der Pleurendornen führt. Nach den Regeln der Reduktion sollte man erwarten, dass die oben genannten Eigenschaften beim Erwachsenen stark reduziert oder verschwunden sind, dass sie aber bei den Larven deutlicher vorhanden sind (was auch der Fall ist). Je jünger die Larve ist, umso deutlicher sollten diese Rudimente sichtbar sein, weil bei den kambrischen opisthoparen Trilobiten sich die oben genannten Eigenschaften vom Erwachsenen bis ins Frühprotaspisstadium verfolgen lassen. Bei der typogenetischen Reduktion von *Str. gripi* sind aber die Larven im frühesten Jugendzustande (Frühprotaspis Taf. 3 Fig. 9) durch die fehlende Segmentierung der Glabella und durch das Fehlen der Augenleisten ganz gleich dem Erwachsenen. In der Spätmeraspis gleichen sie aber überhaupt nicht dem Genus *Strenuella*. Sie haben im Gegenteil die beim Erwachsenen verschwindenden Eigenschaften viel stärker ausgebildet als das Genus *Strenuella*. Sie gleichen *Protolenus* und *Anomocare*. Man kann also aus dem Aussehen der Larven bei einer typogenetischen Form keine Schlüsse auf das Aussehen des Vorfahren dieser Art ziehen.

Die Retardation beschreibt De Beer (1951 pag. 76) folgendermassen: „When, as in neoteny, characters which has been larval or embryonic in the ancestor become adult in the descendant, the original adult characters of the ancestor

tend, as it were, to be pushed off from the end of the ontogeny. They arise to late to be fully formed by the time maturity is reached in those animals which have a definite adult form, and in consequence, such characters become reduced and vestigial". De Beer stellt die Retardation zur Gerontomorphose.

Als Beispiel einer Retardation führt De Beer die unvollkommene Ausbildung der Kopfknochen beim Axalotl und das Fehlen des Oberkieferknochens bei den dauernd neotenen Urodelen an. Beim Eintritt der Geschlechtsreife bilden sich eben diese Knochen in dem larvalen Zustand nicht weiter.

Ähnliche Beispiele sind hier bei der Neotenie der Bivalven (pag. 60) angeführt. Die *Arcaceae* (taxodonte Bivalven) besitzen in dem jugendlichen Prodissoconchstadium am Oberrand des Prodissoconches eine Riefung. Der neotene Limopside *Adacnarca* hat auch im erwachsenen Zustand nur diese Riefung des Schalenoberrandes. Bei den nicht neotenen *Arcaceae* verschwindet nach dem Prodissoconchstadium die Riefung des Oberrandes und an seine Stelle treten auf den jugendlichen Schalen taxodonte Zähne auf, die fast horizontal liegen. Beim Erwachsenen sind diese Zähne viel kürzer und mehr oder weniger steil gestellt. Es gibt nun mehrere neotene *Limopsis* Gattungen, die im erwachsenen Zustand eine Kombination der Prodissoconchriefung mit den horizontal gestellten Zähnen aufweisen. Auch hier sind, wie bei den neotenen Urodelen, im erwachsenen Zustande Strukturen erhalten, die der nicht neotene Vorfahre in einem bestimmten Jugendzustande hatte. Beim angeführten Beispiel sind aber zwei aufeinander folgende Jugendzustände auf dem Erwachsenen erhalten. Dies könnte darauf hindeuten, dass das Neotenwerden sich über eine Zeit erstreckte, die in der Ontogenese dem Zeitraum: Prodissoconchschloss — jugendliches taxodontes Schloss entsprach. Aber das Auftreten und Verschwinden von solchen Bildungen ist im Larvenstadium oft nicht chronologisch (Heterochronie). Es ist daher durchaus möglich, dass die ursprünglich zuerst auftretende Prodissoconchriefung und die später erscheinenden taxodonten Zähne auf einer Larve gleichzeitig vorhanden sind.

Ein einfacheres Beispiel ist die taxodonte Bivalve *Bathyarca polyfasciata* aus dem Miocaen der Tethys. Diese heute ausgestorbene Form hat in der Jugend horizontal, im erwachsenen Zustand vertical gestellte Zähne. Ein neotener Nachkomme die *Bathyarca pectunculoides* lebt im Miocaen des Nordseebeckens und im Pliocaen und der Jetztzeit in tieferen Meeresräumen des Mittelmeeres. Sie gleicht so gut wie vollkommen den Jugendexemplaren der miocaenen *B. polyfasciata* mit ihren horizontal liegenden Zähnen. Man kann bei allen diesen Beispielen eigentlich nicht von rudimentären Strukturen reden. Diese rudimentären Strukturen sind für das Larvenstadium, in dem das Tier durch vorzeitige Geschlechtsreife erstarrt, vollkommen ausgebildet.

Einen anderen Charakter hat die Schlossbildung bei den neotenen *Erycinaceae*. Dieser Muschelkreis stammt von den heterodonten *Lucinaceae* ab. Diese weisen wohl unter allen Bivalven den mannigfaltigsten Schlossbau auf. Auch bei den *Erycinaceae* ist der Schlossbau, obwohl er meist stark unterdrückt ist, ausserordentlich wechselvoll. Man kann hier nicht das Schloss der *Erycinaceae* mit dem Schloss der *Lucinaceae* vergleichen, wie dies oben bei den taxodonten

Arcaceae geschah. Meist durch Reduktion, oft aber auch durch schnelleres Wachstum von einzelnen Zähnen, haben sich die Anlagen des unfertigen *Lucina* Schlosses bei den *Erycinacea* bis zur Unkenntlichkeit fortentwickelt. Dieser krasse Unterschied zwischen diesem Schlossbau und dem monotonen Schlossbau bei den oben erwähnten taxodonten neotenen Bivalven steht in deutlicher Relation zur Lebensweise dieser beiden Bivalvengruppen. Alle neotenen *Taxodonta* sind auf nahrungsarmen Schlammböden lebende Hungerformen. Die lebhaften *Erycinaceae* führen eine sehr mannigfaltige Lebensweise von Parasitismus und Commensalismus bis zum freien Kriechen mit ausgebreiteten Schalen auf Tangen. Diese verschiedenen Lebensweisen fordern im allgemeinen ein stark reduziertes Schloss. Vielen *Erycinaceae* fehlt auch ein Schloss ganz oder fast ganz. Lebt aber eine Erycinenart wie *Kellya rubra* an der Hochflutgrenze, so hat sie ein sehr kräftiges Schloss ausgebildet. Bei anderen Formen, wie bei der an einen Krebsschwanz angehefteten *Erycina letochai* (Taf. 20 Fig. 4—7) ist die linke Klappe deckelartig in die rechte Klappe eingefügt. Dadurch ersetzt sie ein kräftigeres Schloss. Die jugendlichen *Lucina* Zähne haben sich bei den *Erycinaceae* in phyletischer Evolution, entsprechend der verschiedenen Lebensweise, in verschiedenen Richtungen entwickelt. Die Voraussetzung dafür war die Fähigkeit der Vorfahren — der *Lucinaceae* — den Schlossbau stark zu variieren. Keine Muschelgruppe besitzt diese Fähigkeit so stark wie gerade die *Lucinaceae*.

Reliktmerostase

Auf der Glabella von vielen erwachsenen kambrischen opisthoparen Trilobitenarten treten bei vielen Individuen Reste der Furche zwischen den larvalen Frontalblasen und der Glabella auf (siehe pag. 29; Taf. 5 Fig. 6). Nachdem nicht alle Individuen dieser Arten diese Furche aufweisen, darf man sie nicht als Artmerkmale betrachten. Aber es ist merkwürdig, dass dieses unbedeutende larvale Relikt sich vom oberen Unterkambrium bis ins Oberkambrium erhalten konnte.

Eine bei den langäugigen *Paradoxidae* (Taf. 5 Fig. 1) sich im Spätprotaspisstadium entwickelnde Querfurche des Frontallobus der Glabella verschwindet meist in den späteren Larvenstadien. Es finden sich aber Arten, wo diese Querfurche bei allen erwachsenen Individuen vorhanden ist. Sie ist da ein Artmerkmal. Bei der Merostase gehen einzelne larvale Körperteile auf den Erwachsenen über, ohne dass man da von einer Neotenie sprechen könnte. So haben diese *Paradoxidae* ausser der Querfurche keine anderen larvalen Züge, durch die sie sich von verwandten Arten ohne Querfurche unterscheiden würden.

Die meisten Fälle von Merostase scheinen auf Selection zurückzuführen zu sein. Eine larvale Eigenschaft wird vom Erwachsenen beibehalten, weil sie vorteilhaft ist. Dies ist aber hier nicht der Fall. Während De Beer die Relikte auf dem Erwachsenen von dem erwachsenen Vorfahren herleitet, wird bei der Reliktmerostase das Relikt eines larvalen Organes als Relikt auf den Erwachsenen überführt und damit zu einem Artmerkmal.

Versuch einer Synthese

De Beer unterscheidet die Paedomorphose (phyletische Neuerscheinungen auf der Larve, die auf den Erwachsenen übertragen werden) und die Gerontomorphose (phyletische Neuerscheinungen auf dem Erwachsenen). De Beers Einteilung deckt sich nicht mit Simpsons und Schindewolfs Einteilungen, die auf Grund palaeontologischer Beobachtungen empirisch gewonnen wurden.

Die Beispiele bei De Beer (1951 pag. 37 ff. und pag. 109 ff.) zeigen deutlich, dass Larven, die ein sehr verschiedenes Aussehen haben, trotzdem zur selben oder zu ähnlichen Species werden können. Weiter erläutert De Beer (1951 pag. 118 und 119) an Beispielen von Insekten, Echinodermen und Hydrozoen, dass eine Systematik der Larven gar nicht mit einer Systematik der Erwachsenen übereinzustimmen braucht. Verschiedenen Gattungen zugehörige erwachsene Arten können sehr ähnliche Larven und einem Genus zugehörige erwachsene Arten können sehr verschieden gebaute Larven haben, die man als verschiedenen Gattungen zugehörig ansehen möchte. Die nur auf den Larven auftretende Proterogenese und die Genoidomorphosen haben nie larvale Züge. Man wird da zur Schlussfolgerung gezwungen, dass die Larven, auch wenn sie sich noch so stark caenogenetisch verändern, doch die Genanlagen des Erwachsenen ungraviert mitführen.

Dass bei der Acceleration Eigenschaften, die ursprünglich nur der Erwachsene besitzt, in den frühen Larvenstadien (siehe die Glabella des Erwachsenen in der Protaspis von *Paradoxides pinus* Taf. 5 Fig. 1) erscheinen können, beweist ebenfalls die Existenz der Genanlagen des Erwachsenen in der Larve. Auch die Paedogenese (= Neotenie pars), wie sie in dieser Arbeit bei den *Erycinaceae* beschrieben ist, wird durch eine Acceleration von ursprünglich nur auf den Erwachsenen ausgebildeten Genen verursacht. Es sind dies die Gene, die eine vorzeitige Geschlechtsreife der Larve hervorrufen.

An Stelle der Paedomorphose und der Gerontomorphose wird hier versucht die erblichen Neuerscheinungen in den Genanlagen des Erwachsenen von den Neuerscheinungen in den Genanlagen der Larven zu trennen. Erst in zweiter Linie wird untersucht ob die Neuheiten in den Genanlagen des Erwachsenen zuerst auf dem Erwachsenen (Gerontomorphose) oder schon im Larvenstadium (Paedomorphose pars) sichtbar werden. Aber die Feststellung De Beers, dass infolge der histogenetischen Plastizität die erblichen Veränderungen im Larvenstadium viel grösser sein können als im erwachsenen Zustand, gilt sowohl für die Genanlagen der Larve als auch für die Genanlagen des Erwachsenen in der Larve.

Es ist klar, dass in den frühesten ontogenetischen Entwicklungsstadien eine Scheidung zwischen den rein larvalen (caenogenetischen) Genanlagen und den Genanlagen des Erwachsenen in der Larve nicht erkennbar ist. Die Bauteile des

Erwachsenen treten im Laufe der Ontogenese auf der Larve bei den verschiedenen Tierformen verschieden schnell in Erscheinung. Proterogenesen und Genoidomorphosen treten ausschliesslich nur auf diesen Bauteilen des Erwachsenen auf. Die Entwicklung des übrigen larvalen Baues geht aber, vollkommen unbeeinflusst von den Veränderungen auf den Bauteilen des Erwachsenen, auf dieselbe Art wie bei dem noch nicht von der Typogenese ergriffenen Vorfahren der typogenetischen Art vor sich.

Bei den Erwachsenen kommen Mutantgene zur Entwicklung, die erbliche Veränderungen hervorrufen können. Dies geschieht ausschliesslich durch Kleinmutationen, die nur geringe phyletische Effekte erzielen. Eine Verstärkung dieser Effekte kann dadurch hervorgeraufen werden, dass die Speciation in Kombination mit einer Heterochronie — der Hypermorphose — auftritt. Diese geht Hand in Hand mit einem Grösserwerden der Art (siehe das Beispiel der *Cordiopsis incrassata* pag. 131). Im Larvenzustand entstehen ebenfalls erbliche Veränderungen, die unabhängig von den Mutantgenen des Erwachsenen sind. Infolge der histogenetischen Plastizität der Larven können diese Veränderungen ausserordentlich grosse Effekte erzielen. Sie erzeugen caenogenetische Merkmale, die zusammen mit den geerbten caenogenetischen Merkmalen des Ahnen der Art weitgehendst den Bau der Larve bestimmen. Ausserdem erscheint meist mehr oder weniger früh auf der Larve der Baustil des Erwachsenen, der in der Fortsetzung der Ontogenese beibehalten wird und sich verstärkt. Oft erscheint vorübergehend auf diesem schon mehr oder weniger hervortretenden Anlagen des Erwachsenen der Baustil des erwachsenen Ahnen der betreffenden Art (Palingenese). Ebenso wie in der Larve eine ursprüngliche Tendenz vorliegt die phylogenetische Entwicklung der Larve zu rekapitulieren, findet sich in den erscheinenden Anlagen des Erwachsenen die Tendenz die phylogenetische Entwicklung des erwachsenen Vorfahren fortlaufend zu rekapitulieren. Diese Tendenz kann bei den larvalen Anlagen durch caenogenetische Neubildungen und durch Heterochronie vollkommen übertönt werden. Der Ablauf der Rekapitulation des erwachsenen Vorfahren in der Larve geht oft, wie Raw's Beispiel von *Leptoblastus salteri* zeigt, chronologisch vor sich. Aber es dürfte oft durch Tachygenesen und Heterochronien zu Störungen des normalen Verlaufes kommen. Den schwersten Störungen ist die Palingenese bei einer neotenen oder typogenetischen Entwicklung ausgesetzt. Es kommt auch oft vor, dass typische ursprünglich nur auf dem Erwachsenen auftretende Organe oder Eigenschaften beim Nachkommen auch in der Larve zur Entwicklung kommen. Sie sind dann zum Unterschied von der Palingenese sowohl auf der Larve und dem Erwachsenen gleichzeitig sichtbar. De Beer nennt diese Heterochronie Acceleration. Entwickeln sich nun die Anlagen der Mutantgene des Erwachsenen in den schon in der Larve mehr oder weniger früh und stark entwickelten Anlagen des Erwachsenen, so kommt es zu erblichen Veränderungen des Erwachsenen in der Larve.

De Beer macht für die erblichen Veränderungen am Erwachsenen (Speciation, adult variation) die genetische Plastizität, also die Wirksamkeit der Mutantgene verantwortlich. Alle erblichen Veränderungen, die auf der Larve auf-

treten, sind aber nach De Beer caenogenetisch. Sie haben mit der genetischen Plastizität nichts zu tun. Diese „caenogenetischen" Neuheiten können, infolge der hohen histogenetischen Plastizität der Larve und der längeren Zeitspanne, die der Larve beim Wachstum zur Verfügung steht, sehr grosse phyletische Effekte erzielen. Die caenogenetische Neuheit wird durch Heterochronie auf den Erwachsenen überführt und dadurch zu einer phyletischen Neuheit. Diesen Prozess nennt De Beer Neotenie. Die Unterschiede zwischen der Neotenie und der extremen Neotenie bei De Beer wurden in dieser Arbeit an mehreren Stellen besprochen.

Aber nach De Beer gehört neben der Neotenie auch die Deviation zur Paedomorphose. Bei der Deviation erscheint die Neuheit nach De Beer auf der Larve in einem fortgeschritteneren Stadium und auf dem Erwachsenen gleichzeitig. Tritt die Neuheit schon in einem früheren Larvenstadium auf, so wird die Deviation zur Archallaxis. Diese erzeugt sehr grosse phyletische Effekte. Im Kapitel „adult variation" schreibt aber De Beer (in der vorliegenden Arbeit auf pag. 128 wörtlich citiert), dass man keine Grenze zwischen der Deviation (= phyletische Evolution pars) und der adult variation (=Speciation) ziehen kann. Die Unterschiede sind nur graduell. Je früher die Neuheit auf der Larve erscheint, umso grösser kann der phyletische Effekt werden. Aber dann erzeugt die Deviation nicht caenogenetische Neuheiten, wie dies De Beer von einer Paedomorphose verlangt. Die Ursache für die Deviation (= phyletische Evolution + Typogenese pars) muss diesselbe sein wie für die adult variation (= Speciation).

Die Speciation — phyletische Evolution — Typogenese scheint mir auf die verschieden weit zurückgreifende Acceleration von Mutantgenen ins Larvenstadium zurückzuführen zu sein. Die Speciation geht ohne Heterochronie vor sich und die genetische Plastizität kann sich auf dem fertig gebauten Erwachsenen nur wenig auswirken. Bei der phyletischen Evolution werden die erblichen Neuheiten auf dem Erwachsenen und auf den späteren Larvenstadium gleichzeitig sichtbar. Die Mutantgene beginnen schon früher als bei der Speciation und dadurch mit höherer histogenetischer Plastizität und länger zu wirken. Sie haben daher die Möglichkeit grössere Effekte zu erzielen. Die Selektion beim Erwachsenen merzt aber ununterbrochen die schädlicheren Mutationen aus und unterstützt die Fortdauer der Individuen mit günstigen Mutationen. Es entstehen da die phyletischen Reihen mit fortschreitender Spezialisierung. Es kommt zu einer mehr oder weniger logischen Höherentwicklung.

Bei der Typogenese wurde zwischen dem Displacement und der Intercalation unterschieden. Sie sind aber scheinbar durch Übergänge miteinander verbunden. Bei einer Acceleration der Mutantgene des Erwachsenen in ein noch früheres Larvenstadium wirken die aktiven Mutantgene des Erwachsenen durch die histogenetische Plastizität und die längere Wirkungszeit, die zur Verfügung steht, noch intensiver. Es kommt da zu Typogenesen.

Die Intercalations Typogenese braucht längere Zeiträume und ähnelt dadurch der phyletischen Evolution. Bei dem Displacement nimmt in einem früheren Jugendzustand die Larve plötzlich eine neue Form an und entwickelt

diese fortschreitend zum Erwachsenen. Bei der Intercalation treten oft Proterogenesen und Genoidomorphosen auf den Larven auf. Es entsteht beim Nachkommen eine der Proterogenese des Vorfahren entsprechende neue Art, aber es können im Laufe der Typogenese auch homoeomorphe und atavistische Arten erscheinen. Bei den in dieser Arbeit gebrachten Beispielen lebt die alte Art als konservative Art weiter. Es wird also nur ein Teil der Individuen von der Typogenese ergriffen, während ein Teil, ohne sich zu verändern, weiterlebt. Auch beim Displacement ist dies möglich, aber nicht beweisbar.

Die Intercalation beginnt scheinbar meistens wie das Displacement. In einem frühen Stadium, aber später als bei dem Displacement, ändert plötzlich die Larve ihr Aussehen gegenüber der Larve des Ahnen der Art. Statt wie bei dem Displacement dieses neue Aussehen im Laufe der Ontogenese weiterzuentwickeln, um auf diese Weise eine neue Art zu werden, verschwindet die Neuheit wieder bei der ontogenetischen Weiterentwicklung. Sie wird eine Proterogenese. Im erwachsenen Zustand ist das Tier wieder dieselbe Art wie der Vorfahre, der seine ontogenetische Entwicklung ohne Proterogenese durchmachte. Nach Schindewolf (1950) sollte nach der Proterogenese die Weiterentwicklung zum Erwachsenen wie beim Vorfahren der Art vor sich gehen und erst beim Nachkommen sollte dann die Proterogenese sich fortlaufend wie beim Displacement zur neuen Art entwickeln. Nach dem hier vorgebrachten Material ist aber die ontogenetische Fortenwicklung der Art viel unruhiger als Schindewolf dies darstellt. Oft erscheinen nach der Proterogenese in den folgenden Larvenstadien Rekapitulationen des erwachsenen Vorfahren (bei *Strenuella gripi* die Schiefstellung der Glabella, bei *Macrocallista italica* die *erycinoides* Skulptur). Ausserdem treten oft Genoidomorphosen auf. Die Larve nimmt Züge an, die weder dem Vorfahren noch dem Nachkommen der Art zukommen, die aber gleichzeitig lebenden oder später erscheinenden verwandten Arten sehr ähnlich sind. Bei der Entwicklungsreihe *Strenuella gripi — Ellipsocephalus polytomus* sieht man deutlich, dass die Genoidomorphosen sowohl beim Vorfahren als auch beim Nachkommen im Larvenstadium auftreten. Sie sind auf diesen beiden Arten einander sehr ähnlich (*Protolenus — Anomocare*-Bau) aber nicht identisch (Fehlen des Breitwangenstadium bei der Spätmeraspis von *Ell. polytomus*).

Bei *Macrocallista erycinoides — erycina,* deren Typogenese durch das ganze Miocaen reicht, lebt ein Teil als *M. erycina* konservativ weiter. Diese Individuen sind also überhaupt nicht von der Typogenese ergriffen worden. Ausserdem wird aber eine explosive Evolution eingeleitet und neue Typen erscheinen. Von diesen spalten sich homoeomorphe Arten („ *M. chione*") ab.

Proterogenesen und Genoidomorphosen treten auf der Larve zu einer Zeit auf, in welcher der Umbau der larvalen, durch Caenogenesen und Palaeomorphosen bestimmten Körperform mehr oder weniger schnell und intensiv zur Form des Erwachsenen geschieht. Es sind die sich da vorzeitig entwickelnden Mutantgene des Erwachsenen, die die erblichen Proterogenesen und Genoidomorphosen hervorrufen. Die Proterogenesen und Genoidomorphosen erscheinen nur auf den Teilen der Larve, die schon den Bau des Erwachsenen haben. Die larvale Fortentwicklung des caenogenetischen Baues wird durch diese Neuer-

scheinungen nicht gestört. Diese werden also nicht durch die Gene, die die larvale Entwicklung lenken, hervorgerufen, sondern von den frühzeitig aktiven Mutantgenen des Erwachsenen. Die Proterogenesen und Genoidomorphosen haben deshalb nie larvale Züge. Sie ähneln immer den erwachsenen Nachkommen oder den erwachsenen Verwandten.

Bei der Intercalation zeigt sich auf der Larve die Tendenz Arten zu bilden lange bevor die neue Art erscheint. Es tritt nicht nur die Proterogenese der neuen Art ein paar Millionen Jahre früher auf der Larve auf, als sie auf dem Erwachsenen erscheint, es können auch mehrere Genoidomorphosen erscheinen, die bei den Nachkommen nicht Arten bilden. Manchmal aber kommt es vor, dass bei einer Art z.B. *Macrocallista erycinoides* mit Genoidomorphose (*chione* Genoidomorphose) und oft auch bei dem typogenetisch entstandenen Nachkommen (z.B. *Macrocallista italica*), der dieselbe Genoidomorphose besitzt, diese Genoidomorphose zur Artbildung (die homoeomorphen *M. chione* Arten) führt. So können sich aus ganz verschieden gebauten aber verwandten Arten homoeomorphe Arten bilden.

Auf. pag. 104 wurde darauf aufmerksam gemacht, dass die Acceleration der Mutantgene sich ganz verschieden von der Acceleration im Sinne De Beer's (z.B. der Acceleration der erwachsenen Glabella der kambrischen Trilobiten ins früheste Larvenstadium der ordovizischen Trilobiten) auswirkt. Bei der Acceleration der Glabella wird der fertige Bau eines Körperteiles vom Erwachsenen mehr oder weniger schnell fortschreitend auf die Larve übertragen. Bei der Acceleration der Mutantgene beginnen diese mehr (Displacement) oder weniger (Intercalation) früh ihre Tätigkeit, die beim Displacement zu einem radikalen Umbau, bei der Intercalation zum Auftauchen von Proterogenesen und Genoidomorphosen auf der Larve führt.

Auf pag. 57 wurde ein eigentümliches Gegenstück zu den Genoidomorphosen beschrieben. In ähnlicher Weise wie die Genoidomorphosen, die aber nur auf das Larvenstadium beschränkt sind, erscheinen in den späteren Larvenstadium und auf den Erwachsenen der Muschelgruppe *Erycinaceae* neue Schalenskulpturen. Diese Entwicklung gehört daher in das Gebiet der phyletischen Evolution. Bei dem Vorläufer *(Lucinaceae)* dieser Muschelgruppe treten diese neuen Skulpturen bei gleichzeitig lebenden oder erst später erscheinenden Arten auf. Bei dem Muschelkreis *Lucinaceae* findet sich vom Eocaen an in der Familie *Lucinidae* eine Fiederskulptur nur bei dem Genus *Divaricella* und bei manchen Arten des Genus *Phacoides*. Bei der Familie *Ungulinidae* erscheint im Oligocaen eine Grübchen- und Gitterskulptur auf den Arten der Sectio *Phlyctiderma* des Genus *Diplodonta*. Alle diese Skulpturen werden von ihrem Erscheinen an von diesen in phyletischer Evolution sich entwickelnden Muschelgruppen in die Jetztzeit mitgeführt. Sie sind Genus-, Sectio- und Artmerkmale.

Bei den *Erycinaceae* tritt sowohl die Fieder- als auch die Grübchen- und Gitterskulptur bei verschiedenen Arten der verschiedensten Gattungen auf. Es gibt sogar Arten, bei denen Individuen mit oder ohne diese Skulpturen vorkommen. Hier sind also diese Skulpturen im Gegensatz zu den *Lucinaceae* keine Gattungs und Sectiomerkmale — manchmal sind sie nicht einmal Art-

merkmale. Das Auftreten dieser Skulpturen ist bei den *Erycinaceae* nicht phyletisch bedingt. So erscheint bei den Nachkommen der *Ungulinidae,* den *Erycinidae,* die Gitter- und Grübchenskulptur schon im Eocaen, bei den *Ungulinidae* selbst aber erst im Oligocaen — also ca 20 Millionen Jahre später.

Das eigentümliche Auftreten dieser Skulpturen kann man nicht damit erklären, dass die Arten die Skulpturen in Form von Genanlagen mit sich führen, die zeitweise phaenotypisch zum Ausdruck kommen. Hier kann es sich nur um selbständige Mutationen handeln, die immer zum gleichen Resultat führen — also gleichgerichtete Mutationen.

Die Genoidomorphosen sind eine Begleiterscheinung der Typogenese. Wenn es da durch Acceleration der Entwicklung der Mutantgene zu dem Erscheinen von phyletischen Neuheiten im Larvenstadium kommt, so entwickeln sich die oben beschriebenen gleichgerichteten Mutantgene infolge der histogenetischen Plastizität und der Abwesenheit der Selection zu Genoidomorphosen. Diese treten als ganze Typen auf. Erscheinen diese Genoidomorphosen auch auf dem Erwachsenen, so bilden sie homoeomorphe Arten und Gattungen. Oft ist es wohl schwer zu entscheiden, ob eine Genoidomorphose auf eine gleichgerichtete Mutation, oder ob sie auf phaenotypisch auftauchende Genanlagen zurückzuführen ist.

Auf das mit Genoidomorphosen ähnliche Verhalten von Abnormitäten wurde auf pag. 26 aufmerksam gemacht.

Ausserdem treten oft Arten mit atavistischen Zügen auf. Kaleidoskopartig erscheinen auf den Larven vorübergehend neue (Proterogenese und Genoidomorphose) oder alte (Atavismus) Genkombinationen, um wieder zu verschwinden. Eine dieser Neuheiten tritt dann beim Nachkommen auch beim Erwachsenen auf und eine neue Art oder Gattung hat sich gebildet. Es kommt bei dieser Intercalation, soweit ich beurteilen kann, nicht zu Riesensprüngen. Aber die auf diese Weise entstehenden Arten oder Gattungen weisen keine Entwicklungsreihen auf. Der Nachkomme einer Art kann eine extreme Neuheit sein, aber er kann trotzdem oft altertümlicher aussehen als ihr Vorfahre. Die beschriebenen Gattungs- und Artbildungen von *Strenuella, Aquilofusus* und *Macrocallista* sind Beispiele einer Entwicklung, die in krassem Gegensatz zur phyletischen Evolution einen hasardartigen Charakter hat. Es treten bei diesen Neuerscheinungen aber nie larvale Züge auf.

Beim Displacement erscheint immer nur ein einziger Sprung, der aber leicht ein grosser Sprung wird und oft werden ganze caenogenetische Organbildungen in den Neubau des Erwachsenen einbezogen. Dies deutet wohl darauf hin, dass da Mutantgene des Erwachsenen in einem sehr frühen Larvenstadium, in dem die caenogenetischen Züge noch stark überwiegen, in Aktion treten. Dieses manchmal starke Hervortreten des larvalen Baues bei der durch Displacement entstandenen Art ist die Ursache, dass De Beer diese Umwandlung zur Neotenie stellt. Bei der eigentlichen Neotenie wird aber eine ganze Larve zum geschlechtsreifen Erwachsenen und bei der Merostase gehen larvale Bauteile auf den Erwachsenen über. Es treten also bei der Neotenie und Merostase, im Gegensatz zur Typogenese, keine Neuheiten auf, sondern eine Larve oder

Teile derselben erscheinen auf dem Erwachsenen. Dieser wird dadurch zu einer neuen Art die sich in phyletischer Evolution weiter entwickeln kann.

Die Typogenesen sind praeadaptiv. Die Wahrscheinlichkeit, dass eine typogenetisch entstandene Form existenzfähig ist, ist recht gering, wenn es sich um grössere phyletische Sprünge handelt. Die kleineren phyletischen Sprünge, wie sie die Intercalationstypogenese bildet, dürften dagegen nicht so selten sein. Dass sie so oft vorkommen (siehe Spath's Ammonitenarbeiten und die vorliegende Arbeit) ist darauf zurückzuführen, dass die phyletischen Neuheiten nur auf den in der Larve mitgeführten Bauanlagen des Erwachsenen in einem etwas späteren Larvenstadium als beim Displacement erscheinen. Sie fügen sich dadurch in diese Anlagen leichter ein und entwickeln sich zur neuen Gattung oder Art. Bei dem im frühen Larvenstadium erscheinenden Displacement sind die Anlagen des Erwachsenen noch wenig ausgebildet. Es ist da, besonders bei Einfügung von larvalen Bauanlagen, noch viel unwahrscheinlicher, dass das Tier sich zu einem lebensfähigen Erwachsenen ausbildet.

Zwei Beispiele wurden in dieser Arbeit angeführt, um das Wesen der praeadaptiven Entwicklung zu beleuchten. Auf pag. 93 wurde das praeadaptive Verhalten der typogenetisch entstandenen *Aquilofusus* Arten, auf pag. 51 das der *Macrocallista italica* besprochen. In beiden Fällen treten spontan Neuheiten auf, die nicht unter dem Druck der Selection entstanden sind. Die schlecht angepassten Individuen sind auf sehr begrenzte Lebensbezirke beschränkt, kurzlebig und meist selten. Aber es finden sich Formen wie *Aquilofusus elegantulus, A. lüneburgensis, Macrocallista italica* und *Macrocallista miochione* für die die Neuheit wirklich praeadaptiv war. Diese Formen werden häufig, sie breiten sich weiter aus, leben viel länger und können phyletische Entwicklungsreihen bilden. Dabei ist zu bemerken, dass alle diese Arten in einem leichten Milieu leben. Ausserdem ist das Entwicklungstempo bei den Gastropoden und besonders bei den Bivalven sehr langsam. Bei Tiergruppen mit hoher Entwicklungsgeschwindigkeit, die in schwerem Milieu leben, drückt sich natürlich eine solche „schlechte" Praeadaption noch viel katastrophaler aus. Diese praeadaptive typogenetische Entwicklung steht in scharfem Gegensatz zur phyletischen Evolution. Da stehen z.B. die Schlossverkürzungen bei den *Veneridae* ausgesprochen in Zusammenhang mit der gleichzeitigen Verkürzung der Schale.

Wenn man, wie es hier geschieht, annehmen will, dass die Unterschiede in der phyletischen Entwicklung: Speciation — phyletische Evolution — Intercalations Typogenese — Displacement Typogenese auf eine Acceleration der Mutantgene des Erwachsenen zurückzuführen sind, so müssen auch Übergänge zwischen diesen verschiedenen Möglichkeiten neue Arten zu bilden vorhanden sein. Solche finden sich auch. Auf den gradweisen Zusammenhang zwischen der Speciation und der phyletischen Evolution hat De Beer (1951 pag. 74) ausdrücklich aufmerksam gemacht. In der vorliegenden Arbeit wurden Übergänge zwischen der Intercalation- und der Displacementtypogenese bei *Aquilofusus* (*δ* und *ε Aquilofusus* Arten) und bei der Entwicklungsreihe der *Macrocallista erycinoides (M. italica)* beschrieben. Zwischen der phyletischen Evolution und der Typogenese sind solche Übergänge aber weniger deutlich. Die

phyletische Evolution wird ununterbrochen durch die Selektion beim Erwachsenen gelenkt (vergl. pag. 128). Die Typogenesen entwickeln sich im Gegensatz dazu jedoch bereits in einem so frühen Larvenstadium, dass infolge der stark erhöhten Plastizität und der längeren ontogenetischen Entwicklungszeit, die zur Verfügung steht, die Selektion beim Erwachsenen nur einen beschränkten Einfluss auf die aktiven Mutantgene hat; besonders wenn die Larve eine vom Erwachsenen sehr verschiedene Lebensweise führt. Es kommt zu einer vom Erwachsenen unkontrollierten, selbständigen Entwicklung der Anlagen des Erwachsenen in der Larve. Auch die Selektion bei der Larve hat keinen Einfluss auf diese selbständige Entwicklung der Mutantgene des Erwachsenen in der Larve. Bei allen hier behandelten Fällen von Proterogenesen und Genoidomorphosen geht die ontogenetische Entwicklung der Larve unbekümmert vor sich, wie bei dem vortypogenetischen Vorfahren. Die typogenetisch entstandene Form muss praeadaptiv sein, um existieren zu können. Die Typogenese ist daher eine sehr seltene Erscheinung, wenn sie sich nicht in sehr bescheidenen Grenzen hält. In der vorliegenden Arbeit sind solche „Kleine Typogenesen" beschrieben.

Vergleicht man die hier erörterten Erscheinungen des phylogenetischen Geschehens mit den Resultaten Simpsons (1944) und Schindewolfs (1950), so ergibt sich in der Art der Einteilung der Evolutionsgeschehnisse eine grosse Übereinstimmung. Simpson unterscheidet: quantum evolution, phyletic evolution und Speciation. Schindewolf unterscheidet Typogenese und Typostase. Die Speciation hat nach ihm keine phyletische Bedeutung. Die Typogenese Schindewolfs ist mit Simpsons quantum evolution, die Typostase mit der phyletic evolution identisch. Auch bei dem hier behandelten Material finden sich diese drei Arten der phyletischen Evolution wieder.

In der Darstellung und Erklärung dieser verschiedenen Äusserungen der Evolution gehen aber die Ansichten weit auseinander. Die Ursachen für diese Differenzen liegen zum Teil an dem verschiedenen Ausgangsmaterial für die Beobachtung. Simpson zieht seine Schlüsse aus dem Verhalten von Landsäugetieren. In der vorliegenden Arbeit werden marine Invertebraten behandelt. Die Säugetiere sind hochspezialisierte Lebewesen und haben im allgemeinen eine sehr hohe phyletische Entwicklungsgeschwindigkeit. Bei den Mollusken, besonders bei den Bivalven, ist diese Entwicklungsgeschwindigkeit sehr herabgesetzt. Simpson vergleicht (1944 Fig. 5) die Existenzdauer von Bivalvengattungen und von Landraubtiergattungen. Die durchschnittliche Existenzdauer eines Bivalvengenus ist 78 Millionen Jahre, die eines Carnivorengenus nur 6 1/2 Millionen Jahre. Ausserdem ist die Umgebung, in der diese beiden Gruppen leben, vollkommen verschieden. Die Lebensverhältnisse am Land sind im allgemeinen sehr wechselvoll und unausgeglichen. Sie sind daher meist viel schwieriger als im Meere. Ausserdem ist die Fähigkeit massenweise Nachkommen zu produzieren bei Säugetieren viel geringer als bei Mollusken. Die Umgebungsverhältnisse und damit die Selektion und Adaption müssen für die Säugetiere eine viel grössere Rolle spielen als für die in dieser Arbeit behandelten Tierformen. Durch die an und für sich schnellere phyletische Veränderlichkeit der Säugetiere und die tiefgreifende Abhängigkeit dieser Tiergruppe von der schwieri-

gen Umgebung, mit der dadurch verursachten intensiven Selektion, wird das eigentliche Geschehen bei einer Evolution, besonders bei der extremen Typogenese, übertönt und dadurch verdunkelt. Bei Tiergruppen mit langsamer Evolution, die im Meere leben und dadurch einem gleichmässigeren, schwächeren Selektionsdruck ausgesetzt sind, kann man das phyletische Geschehen wie mit einer Zeitlupe ohne die den eigentlichen Evolutionsgang störenden Einflüsse einer starken Selektion beobachten. Unterstützt wird diese bessere Beobachtungsmöglichkeit dadurch, dass die hier behandelten Tiergruppen (mit Ausnahme der viviparen *Erycinaceae*) im Larvenstadium eine freischwimmende Lebensweise führen und dadurch leichter die Möglichkeit hatten, sich an für sie günstige Wohnplätze anzusiedeln. Schindewolf (1950), der meist mit marinen Invertebraten arbeitet, kommt zu dem Schluss, dass die Selektion überhaupt keine Bedeutung für die Entstehung der Arten hat. Die in dieser Arbeit gebrachten Beispiele zeigen, dass die Selektion auch bei marinen Invertebraten oft sehr bedeutungsvoll für die Artbildung sein kann, dass sie aber nicht ein so ausschlaggebender Faktor ist, wie bei den Säugetieren. Nach Simpson können die durch quantum evolution = Typogenese entstandenen praeadaptiven Tierformen nur in leeren Lebensräumen zur Entwicklung kommen — dies gilt für die Landsäugetiere. Nach Cloud sollen bei Meeresregressionen sich unbesiedelte Nischen bilden, die die Existenz typogenetischer, also praeadaptiver Meerestiere ermöglichen. Diese Ansicht erscheint mir nicht haltbar. Die in dieser Arbeit beschriebenen Typogenesen sind unabhängig von den Schwankungen des Meeresspiegels. Bei den jurassischen Ammoniten sind, nach Spath's Arbeiten zu urteilen, Typogenesen sehr häufig. Die von Spath behandelten typogenetisch entstandenen Ammonitengattungen und Gruppen stehen ebenfalls in keinem Zusammenhang mit Meeresspiegelschwankungen. Aber die Typogenese scheint in enger begrenzten Meeresräumen vor sich zu gehen.

Es besteht nach De Beer, Schindewolf und den hier mitgeteilten Beobachtungen oft ein inniger Zusammenhang zwischen Phylogenese und Ontogenese. Bei vielen Invertebraten können mehr oder weniger grosse Abschnitte des ontogenetischen Verlaufes in Form von Hartgebilden der Larven oder durch Paedoconservation auf dem Erwachsenen dem paläontologischen Beobachter zugänglich werden. Nach Simpson muss das ganze phylogenetische Geschehen von dem Variieren und Kleinmutieren des Erwachsenen, gelenkt durch die Selektion, ausgehen. Nach Schindewolf entsteht die Typogenese in den Jugendstadien. De Beer teilt das Evolutionsgeschehen in eine Paedomorphose und eine Gerontomorphose ein, wobei die vom Erwachsenen ausgehenden phyletischen Veränderungen (Gerontomorphose) nur eine untergeordnete Rolle gegenüber den von der Larve ausgehenden erblichen Veränderungen (Paedomorphose) spielen.

In dieser Arbeit wurde der Versuch unternommen die phylogenetischen Veränderungen in der Larve einzuteilen a) in solche, die ihren Ursprung in den Genanlagen der Larve selbst, b) in solche, die ihren Ursprung in den in der Larve schlummernden Genanlagen des Erwachsenen und c) in solche, die ihren Ursprung im Erwachsenen selbst haben. Es ergibt sich dadurch ein wesentlich

anderes Bild vom Ursprung der phyletischen Veränderungen der Tierwelt. Die Genanlagen der Larve und die des Erwachsenen haben jede für sich und oft in Kombination miteinander alle einen grossen Anteil an der phylogenetischen Entwicklung. Nachdem die phylogenetische Entwicklung die Entwicklung des erwachsenen Tieres ist, ist es nicht verwunderlich, dass die Entstehung der Neuheiten in den Genanlagen des Erwachsenen eine recht hervortretende Rolle spielt.

Tabelle der erblichen Formveränderungen (pag 156)

Speciation. Adaptive und inadaptive Neubildungen am Erwachsenen durch die Mutantgene (genetische Plastizität).

Adaptionsdimorphismus. Zweigestaltigkeit einer erwachsenen Art durch verschiedene Lebensweise der verschiedenen Individuen. Ob dieser Adaptionsdimorphismus einer Art zu einer erblichen Spaltung in zwei Arten führen kann, ist nicht bewiesen.

Hypermorphose. Verlängerung des erwachsenen Zustandes über das erwachsene Stadium des Vorfahren hinaus. Sie resultiert meist in Grössenzunahme und damit zusammenhängend in Deformationen von Körperteilen. Besonders auffallend an Körperteilen mit allometrischem Wachstum. Durch Selektionsdruck am Erwachsenen gesteuert.

Phyletische Evolution. Adaptive und inadaptive Neubildungen in Genanlagen des Erwachsenen, in einem fortgeschrittenen Larvenstadium gleichzeitig auf dem Erwachsenen und der Larve sichtbar. Verursacht durch eine mässige Acceleration der Mutantgene in ein späteres Larvenstadium. Verstärkt durch die histogenetische Plastizität. Wird indirekt durch die Selection beim Erwachsenen gesteuert.

Paedoconservation. Bei schalentragenden Tieren, die schon im Jugendzustand beginnen die Schale zu bilden, bleibt auf der Schale des Erwachsenen, auf dem Wirbel der Bivalven und auf den ersten Umgängen der Gastropoden und Ammoniten, die Form und Skulptur der Schale des Jugendzustandes unverändert erhalten. Auf diese Weise werden nur auf das Jugendstadium beschränkte erbliche Merkmale auf dem Erwachsenen unverändert konserviert und bilden phylogenetische Artmerkmale.

Typogenese. Mehr oder weniger extreme Neubildungen in den Genanlagen des Erwachsenen verursacht durch eine starke Acceleration der Mutantgene des Erwachsenen in ein frühes Entwicklungsstadium, die zu Veränderungen des ganzen Typus der Ausgangsart führt. Diese Neubildungen werden weder durch Selektion bei der Larve noch durch die Selektion beim Erwachsenen gesteuert und müssen praeadaptiv oder inadaptiv sein. Man kann hier zwei Unterabteilungen unterscheiden.

a) *Intercalation.* Der neue Typus erscheint gewöhnlich zuerst im Larvenstadium auf den Körperteilen, die da schon den Bau des entsprechenden Körperteiles des Erwachsenen haben, ohne die normale larvale Entwicklung zu stören. Man kann da zwei Formen von neuen Typen unterscheiden.

α) *Proterogenese.* Die Neuerscheinung tritt, wenn sie überhaupt sichtbar wird, zuerst vorübergehend auf der Larve auf, um bei fortschreitender Ontogenese wieder zu verschwinden. Erst bei dem Nachkommen tritt sie beim Erwachsenen auf und bildet dann eine neue Art oder höhere Einheit.

β) *Genoidomorphosen.* Diese treten auf den Larven nach der Proterogenese und ebenso wie diese ausschliesslich auf den Körperteilen auf, die schon den Bau des entsprechenden Körperteiles des Erwachsenen haben. Diese neuen Typen gleichen nahe verwandten erwachsenen Formen. Sie stören ebensowenig wie die Proterogenesen die normale Entwicklung der Larve. Die Genoidomorphosen können auch auf den Larven des Nachkommen der Art auftreten. Sie gehen gewöhnlich nicht auf den Erwachsenen über. Ist dies aber der Fall, so kann es zum Auftreten homoeomorpher Formen führen. Die Intercalation scheint meist in Zusammenhang mit einer explosiven Evolution zu stehen. Es werden weder alle Individuen einer Art noch alle Arten einer Gattung von dieser Typogenese ergriffen. Die Art und die Gattung haben dadurch die Tendenz in mehrere Arten oder Gattungen zu zerfallen. Es entstehen neben dem konservativen Typus oft mehrere neue Typen mehr oder weniger gleichzeitig. Homoeomorphie und Atavismus sind Begleiterscheinungen der Intercalationstypogenese.

b) *Displacement.* Hier tritt der neue Typus direkt auf der Larve in einem sehr frühen Stadium auf, um sich fortlaufend ontogenetisch zum neuen Erwachsenen zu entwickeln. Man kann zwei verschiedene Formen des Displacement unterscheiden.

α) *Archallaxis.* Der neue Typus wird ausschliesslich von den Genanlagen des Erwachsenen gebildet.

β) *Neotenie pars* (Bei De Beer). Der neue Typus wird aus einer Kombination von Genanlagen des Erwachsenen mit Bauteilen der Larve gebildet, verursacht durch die Acceleration der Mutantgene in ein sehr frühes Larvenstadium. (Das bearbeitete Material gibt kein Beispiel eines solchen Displacement).

Merostasis. Einzelne larvale Körperteile werden unter dem Druck der Selektion durch Heterochronie (Wachstumshemmung) auf den Erwachsenen übertragen.

Neotenie. Eintritt der Geschlechtsreife einer Art im Larvenstadium. Die erwachsenen neotenen Formen sehen durch die vorhandenen caenogenetischen Merkmale unfertig jugendlich, gleichzeitig aber durch die palaeomorphen Merkmale altertümlich und primitiv aus. Das Auftreten der Neotenie ist auf den Druck durch die Selection zurückzuführen. Die neotenen Arten sind oft an eine sehr extreme Lebensweise angepasst.

Reduction. Wenn bei dem Erwachsenen und der Larve des Vorfahren Körperteile ausgebildet waren, die bei dem erwachsenen Nachkommen verschwunden oder rudimentär sind, wird dies als Reduction bezeichnet. Bei dem jungen Nachkommen können diese Körperteile vorhanden sein; sie können aber auch rudimentär werden oder verschwinden. Die Reduction tritt oft bei der Speciation, der phyletischen Evolution und der Typogenese auf.

Retardation. Beim Neoten werden einer Form behalten viele Körperteile die

Ausbildung, die sie im Larvenzustande des Vorfahren hatten. Sie sind sozusagen nicht fertig entwickelt und erstarrt, oder sie können fehlen. Es kommt auch vor, dass solche unfertige Körperteile durch phyletische Entwicklung eine ganz andere Ausbildung bekommen, als sie der Vorfahre hatte.

Reliktmerostase. Hier wird, wie auf dem Beispiel pag. 142 gezeigt wurde, bei den *Paradoxidae* ein larvales Relikt als Relikt auf den Erwachsenen übertragen.

Ontogenese. Erbliche Neuheiten, die nur im Larvenstadium und nicht auch auf dem Erwachsenen erscheinen. Sie haben rein nomenclatorisch keine phylogenetische Bedeutung. Da sie aber oft von grosser Bedeutung für die Existenz der Larven sind, haben sie ohne Zweifel eine grosse indirekte Bedeutung für die Phylogenese. Sie können die Ursache für ein Aufblühen oder Aussterben von Tierformen sein, ohne dass die erwachsene Form an und für sich zum Aufblühen oder Aussterben praedestiniert wäre.

Acceleration. Eigenschaften oder Körperteile die ursprünglich nur dem Erwachsenen zukommen, greifen auch, wohl meist bedingt durch die Selektion, in den Larvenzustand über. Dies kommt durch eine beschleunigte Entwicklung der Genanlagen des betreffenden Organes des Erwachsenen in der Larve zustande. Dieser Vorgang kann allmählich sein (wie bei der Glabella der opisthoparen Trilobiten im Kambrium — Unter Ordovicium), er kann aber auch schnell (wie bei der Glabella von *Paradoxides*) vor sich gehen. In dieser Arbeit wird die phyletische Evolution und die Typogenese als Folge einer Acceleration der Mutantgene des Erwachsenen betrachtet.

Rekapitulation der erwachsenen Vorfahren (Palingenesis sens. strict.). Der Typus des Erwachsenen tritt bei den Larven der Nachkommen im Laufe der phyletischen Entwicklung rückschreitend immer früher im Larvenzustand auf den da erscheinenden Geweben des Erwachsenen auf. Dies ist ein Fall von Rekapitulation im Sinne Haeckels. De Beer beschreibt diese Rekapitulation bei der Acceleration. In dem untersuchten Material wurden drei Fälle einer solchen Rekapitulation beschrieben (das Erscheinen des *Strenuella gripi* Typus bei der Frühholaspis von *Ellipsocephalus polytomus,* die Rekapitulation des Vorfahren der *Strenuella gripi* mit einem Nackenstachel in der Frühmeraspis und die *Macrocallista erycina* Skulptur bei der *Macrocallista italica*).

Bei den drei hier behandelten Fällen zeigt es sich, dass diese Rekapitulation nicht immer, wie Haeckel es fordert, eine fortlaufende Rekapitulation ist, sondern dass sie bei der Ontogenese nur sporadisch und in Bruchstücken auftritt.

Die Palingenese ist vollkommen verschieden von der Acceleration. Es ist wohl unmöglich eine solche Übertragung von ganzen Typen vom Erwachsenen in die Larvenstadien durch die Wirkung der Selection zu erklären.

Gerontocaenogenese. Nach der Acceleration eines Organes, das beim Vorfahren nur auf dem Erwachsenen auftritt, bildet sich aus diesem Organ in der Larve eine caenogenetische Neuheit. Diese formt sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung wieder zum ursprünglichen Organ um.

Caenogenese. Die erblichen Veränderungen der Genanlagen der Larve in der Larve. Hierher gehört die durch die Selection gesteuerte adaptive Anpassung, die oft die erstaunlichsten Unterschiede zwischen dem Bau der Larve

und dem da eine ganz andere Lebensweise führenden Erwachsenen erzeugen kann. Zur Caenogenese werden auch die sehr häufigen Rekapitulationen der larvalen Bildungen des Vorläufers in den Larven des Nachkommen gerechnet.

English summary

with a table (pag. 157) of the inherited alterations and comments (pag. 161) to the table

This paper contains the phylogenetic results of a study of previously published data on Cambrian trilobites and Tertiary molluscs.

Simpson (1944) distinguished three different types of phyletic development: (1) *Speciation* (species formation by small mutations); (2) *Phyletic evolution* (linear changes with progressing specialisation); (3) *Quantum evolution* (appearance of new forms by larger saltations).

Schindewolf (1950) distinguished between: (1) *Typogenesis* = quantum evolution; (2) *Typostasis* = phyletic evolution.

De Beer (1951) distinguished between: (1) *Paedomorphosis* when new phyletic structures appear first in an embryonic (or larval) stage and later become transmitted to the adult stage by means of *heterochrony* (a departure from the normal time sequence in the formation of organs). (2) *Gerontomorphosis,* when a new phyletic structure first appears in the adult stage.

Due to the higher histogenetic plasticity of the embryonic (larval) tissues, paedomorphosis can give rise to important phyletic effects. The primary cause of gerontomorphosis is the mutant genes active in the adult.

All such structures which are restricted to the youthful stages, and thus are not transmitted to the adult, are *caenogenetic* according to De Beer. If on the other hand pure larval characters are retained into the adult stage, the form is said to be neotenic. Neoteny can, according to De Beer, bring about the most important phyletic effects.

Deviation, the case when a new structure first appears in an advanced larval stage and persists into the adult, is by De Beer classified with the paedomorphosis. In this case the larvae in more advanced stages of development and the adults deviate simultaneously in the course of the phyletic evolution progressively from the ancestral type of the species. If the new structure makes its appearance already in an early embryonic stage the deviation is called an *archallaxis.* This can lead to important phyletic saltations. De Beer's view that the phyletic novelties by typogenesis = quantum evolution = archallaxis + extreme neoteny begin in the larval stages is no doubt correct, but what he includes in his caenogenesis must depend upon two different causes.

The larva and the adult are often distinctly different in their appearance and often also in their way of living. In the course of the ontogenetic development: embryo — larva — adult, are found the pure caenogenetic structures

Tabelle der erblichen Formveränderungen

Die Neuerscheinungen entstehen	Ohne Heterochronie	Mit Heterochronie
	Phylogenese (Neuerscheinung bei dem Erwachsenen)	
Bei dem Erwachsenen	Speciation Adaptionsdimorphismus	Hypermorphose
In den Genanlagen des Erwachsenen bei der Larve.	Phyletische Evolution (Mit schwacher Heterochronie)	Typogenese a) Intercalation b) Displacement { Archallaxis / Neotenie pars
In den Genanlagen der Larve.	Paedoconservation	Merostase Neotenie
In den Genanlagen des Erwachsenen.	(Verlust oder Auftreten von Rudimenten von Bauteilen des Erwachsenen) Reduction	Retardation
In den Genanlagen der Larve.	(Auftreten von Rudimenten von Bauteilen der Larve bei dem Erwachsenen)	Reliktmerostase
Durch die beschleunigte Entwicklung von Genanlagen des Erwachsenen in der Larve, die beim Vorfahren nur auf dem Erwachsenen sichtbar sind.	*Ontogenese* (Neuerscheinung bei der Larve)	Acceleration Rekapitulation des erwachsenen Typus des Vorfahren in der Larve (Palingenese sens. strict.) Gerontocaenogenese
Durch die Entwicklung der Genanlagen der Larve in der Larve (Caenogenese).	Durch Selection gelenkte adaptive Anpassung (Caenogenese sens. strict.) Rekapitulation der larvalen Eigenschaften der Vorfahren. (Palaeomorphose pars.)	

(which later are lost) and the primary larval elements of the definite adult body constituents developed at a different rate and partly independent of each other. Occasionally a species (or two closely related species) produces two types of larvae, so different that one would be tempted to refer them to two different genera. Such an intraspecific larval dimorphism was by Giard termed

Table of the inherited alterations

The novelties occur	Without heterochrony	With heterochrony	
		Phylogenesis (New structures in the adult)	
In the adult stage	Speciation Adaption dimorphism	Hypermorphosis	
In the genetic factors of the adult active in the larva		Phyletic evolution (With weak heterochrony) Typogenesis a) Intercalation b) Displacement	Archallaxis Neoteny pars
In the genetic factors of the larva	Paedoconservation	Merostasis Neoteny	
In the genetic factors of the adult	(Loss or appearance of rudimentary body parts in the adult) Reduction	Retardation	
In the genetic factors of the larva	(Appearance of rudimentary larval body parts in the adult)	Relictmerostasis	
By the accelerated development of the genetic factors of the adult in the larva		*Ontogenesis* (New structures in the larva) Acceleration Recapitulation in the larva of the ancestral adult type (Palingenesis s. s.) Gerontocaenogenesis	
By the development of the larval genetic factors in the larva (Caenogenesis)	Adaption controlled by selection (Caenogenesis s. s.) Recapitulation of the larval features of the predecessors (Palaeomorphosis pars.)		

poecilogony. When the members of a single species can evolve from two larval forms of different shape, both of them must be bearers of the same or similar hereditary dispositions, despite their partly divergent ways of development.

When a species is in the process of typogenesis a larva occasionally changes its type suddenly in an early stage of its development. The case when such a

mutant larva directly gives rise to a new species is by Cloud (1948) called *displacement typogenesis.* If the new qualities disappear in the later stages of the ontogenesis but reappear again in subsequent generations and then even in the adult stages, the same author refers to an *intercalation typogenesis.* By this process a new species can originate which at the same time can represent a new genus or a new family. This precocious but temporary appearance of phyletic novelties in a larva is by Schindewolf called *proterogenesis.*

There are, however, also cases of intercalation typogenesis where in later stages of the larval development such temporary new structures appear which have no resemblance whatever to the characteristics of its evolutionary ancestors, nor to the adult descendents of the same species but they have resemblances to adult forms of related contemporaneous or later appearing species. The development of such passing novelties in a larva is termed by the present author *genoidomorphosis.* Proterogenesis and genoidomorphosis have but little influence upon the normal development of the larva. The pure larval characters are developed unaltered and disappear later in the course of the ontogenesis. Only those parts of the larval body which already have assumed the shape of the corresponding parts of the definite adult body organization are affected. Proterogenesis and genoidomorphosis are therefore not to be taken as caenogenetic.

In his chapter on the "adult variation" De Beer states that no sharp line of demarcation can be drawn between "adult variation" = speciation and deviation. The genetic plasticity (the small gene mutations of the adult) can give rise only to minor hereditary changes. The earlier the new qualities appear in the course of the ontogenesis, the more the process attains the character of a deviation (or an archallaxis). The "adult variation" = speciation is by De Beer classified with the gerontomorphosis; the deviation + archallaxis with the paedomorphosis. The initial cause of the hereditary changes are, however, by "adult variation" and by deviation the same, because no distinct boundary exists between these two types of species formation.

The species formation by neoteny is different. In this case a larva reaches a hereditary sexual maturity (gill breathing Urodela). A neotenic species therefore presents a larval and undeveloped appearance, but can at the same time and as a consequence of its paleomorphic characters (recapitulated larval characters from the larvae of the evolutionary ancestors of the species) but also often by *palingenesis* (or the recapitulation of adult ancestral characters) exhibit an archaic aspect. The neoteny on the one hand, and proterogenesis and genoidomorphosis on the other, are different as to their primary cause.

In his gerontomorphosis De Beer includes also the *acceleration,* the process by which new specific characters, originally appearing only in the adult by means of heterochrony are transmitted to the larva (at successively earlier ontogenetic stages). This process is by De Beer ascribed only subordinate importance to the phylogenesis. This may be correct according to the now current systematic classification of adult forms. A change of the larva can, however, involve radical consequences for the adult.

The species formation by speciation — phyletic evolution — typogenesis is in this paper considered as being ultimately caused by a progressive acceleration during the larval development of the mutant genes of the adults.

The phyletic peculiarities by neoteny involve a change of the entire type of the adult animal. It retains to a large extent its larval shape and is adapted for further phyletic development. Since the larvae and the adults in several groups of animals are distinctly different, the adult members of a neotenic species can be much different from the adult ancestors of the same species in their appearance as also in their way of living and consequently mark out an important phyletic saltation. By a comparison between the neotenic form and the larvae of its evolutionary ancestors the saltation will prove to be more modest. De Beer's example of neoteny, which causes bigger phyletic saltations belongs to typogenesis. It begins to operate by acceleration of mutant genes of the adult at a very early youthful stage when the caenogenetic features greatly dominate over the features of the adult. There then arise combinations of this adult-like developing novelty (= new form) with the strongly developing caenogenetic tissues. The existence of such combinations is shown by *Paradoxides pinus* (page 29). There, in the Protaspis stage, the form of the youthful double blister-like frontal lobe is imprinted on the accelerated glabella of the adult by heterochrony. It thus forms, with the frontal lobe of the adult, an organic unit. De Beer's neotene typogenesis is thus a combination of archallaxis and neoteny. This paper lacks examples of this kind of phyletic development.

The hereditary changes by larger saltations give rise to new *types*. For that reason the present author has used Schindewolf's term *typogenesis*.

With every change in the environmental conditions (the external factor) a living being reacts in its entirety. Such "adaptions" are not inherited. Also a change in the genetic factors (the internal factor), e.g. by mutation, gives rise to adaptions of the body. These adaptions, need not necessarily disappear again even after their initial agent has ceased. They can be inherited (cf. page 86).

If the mutant genes of the adult become active already in a larval stage the efficiency will be much greater than in the adult, this being due to the high histogenetic plasticity of the larval tissues and the longer time available before the growth is completed. New types will arise which, if appearing already in an early larval stage, often must be referred to a new and higher systematic unit. New forms produced by typogenesis must for their further existence be preadaptive (predisposed to fit into particular environmental conditions).

The phyletic changes by intercalation typogenesis have partly the character of a divergence (explosive evolution), partly of a convergence (homoeomorphy). The same two types are also discernible by the phyletic evolution, and appear here on account of the effect of the selection among the adults and their much reduced histogenetic plasticity in the more modest forms. The explosive evolution corresponds to the divergent lines of evolution in various species of a group of animals, the homoeomorphy to the convergent lines. The latter can partly be explained by similar inherited gene factors; the explosive evolution and the divergent lines depend upon mutant genes prematurely made active by acceleration.

There are, however, homoeomorphies and convergent evolutions produced by typogenesis (intercalation) as well as by phyletic evolution which can not be explained by an assumption of similarities in the hereditary gene factors. The appearance of such almost identical, or very similar new types of animals descending from much dissimilar but related ancestral forms, can take place quite independent of time and space. They have the character of genuine new creations. Besides those mutant genes which give rise to the divergent evolution, others must apparently be responsible for convergent lines.

The interrelation between the phyletic and the ontogenetic evolution can be summarized as follows: The primary tendency of the ontogenetic development is to recapitulate the larval stages passed through by the ancestors of the species. Changes in the external factor, combined with heterochrony (regulated by selection) can give rise to new caenogenetic structures in the plastic larval tissues. By these, the original signs of recapitulation are sometimes more or less completely obliterated. These conditions can lead even to a larval dimorphism (poecilogony). Such thorough changes in the larva have, although seldom, influenced the elements of the definite body structure of the adult. The influences of the genetic factors of the adult are steadily increasing in the course of the ontogenesis. The definite body constituents of the adult thus appear in the larval body more or less rapidly and often at various stages of the larval development. They are successively strengthened in proportion as the pure caenogenetic influences slowly disappear again in the further course of the ontogenesis.

The tissues of the definite adult body constituents present, during their ontogenetic development, the tendency to recapitulate the evolution of the ancestors of the species in a chronological succession. But, contrary to the caenogenetic development by which the caenogenetic structures are recapitulated, it is a question of recapitulation of the adult organization (phylogenetic recapitulation = *palingenesis)*. Here, as well as by the development of the pure larval tissues disturbances in the chronological order of development may arise, probably for the main part caused by heterochrony and changes in the external factors.

An acceleration as to the sexual maturity and a delayed larval development of growth will bring about the same result; the animal will be premature and the larval stage at which maturity was reached will be the final and definite stage of its development. The species have turned neotene.

If only single organs are delayed in a coming normal larval development, the picture of a *merostasis* is obtained. The ultimate decisive role for the origin of neoteny and merostasis is probably played by selection.

The influences which cause the phyletically most important changes of the elements of the adult structures during their development emanate, however, from the acceleration of the mutant genes of the adult in the larva. A minor acceleration during some of the last larval stages will produce the picture of a phyletic evolution, an acceleration in an early stage will produce a typogenesis.

Comments to Table pag. 157

Speciation. The appearance of new structures in the adult stage.

Adaption dimorphism. The occurrence of two distinct types of adult individuals of one and the same species due to differences in their way of living. Whether this adaption dimorphism can give rise to an inheritable differentiation of the species has not been proved.

Hypermorphosis. A continued development beyond the stage reached by the predecessors and generally reflected in an increase in size ("Grössenzunahme") accompanied by alterations in certain parts of the body, particularly in those which are concerned in allometry (change of proportion and growth rate). Ruled by selection pressure in the adult stage.

Phyletic evolution. Adaptive and inadaptive changes in the gene factors of the adult caused by a moderate acceleration of gene mutation in an advanced larval stage. The new structures appear in descendants at the same time in the adult and the young. The process is indirectly ruled by selection in the adult stage.

Paedoconservation. In shell-bearing animals which even at an early juvenile stage begin the production of a shell the form and sculpture (ornamentation) of the juvenile shell is retained e.g. on the umbones of Bivalves and on the first whorls of Gastropoda and Cephalopoda. In this way structures, originally characteristic of a youthful stage, are incorporated in the adult stage.

Typogenesis. More or less extreme changes in the genetic factors of the adult due to accelerated gene mutations in an early stage of the larval (embryonic) development. The process can impart a radical change to the whole type of the initial form. The new type must be preadaptive.

a. *Intercalation.* The new type makes its first appearance during the ontogenesis in parts of the larval body which already have assumed the recognizable structure of the corresponding parts of the adult body organization. Two forms of intercalation have been distinguished.

α. Proterogenesis. The new structures appear only temporarily in the course of the ontogenesis but reappear again in adult descendants of subsequent generations, in that way giving rise to a new species, new genus or new family.

β. Genoidomorphosis. New structures arise in a larval stage, often after proterogenesis, and are also in this case confined to body parts which already have attained the shape of the definite adult body constituents. The changed larva resembles more or less closely the adult individuals of other related species. The new structures are, however, usually not transmitted to adult descendants but if that occasionally happens, a new species will arise which bears resemblance to other contemporaneous or later appearing species with which the initial form is related but not in a direct phylogenetic lineage (Homeomorphy).

Intercalation is evidently related to explosive evolution. Neither all individuals of a species nor all species of a genus are affected by this kind of typogenesis; the initial species (genus) will split up into several species (genera).

b. *Displacement.* The new type makes its first appearance in the larva in an

early stage of development and is ontogenetically progressively displaced into the adult stage. Two kinds of displacement have been distinguished.

α. Archallaxis. The new type is formed exclusively by genetic factors belonging to the adult body organization.

β. Neoteny pars (after De Beer). The new type originates from a combination between gene factors of the adult body organization and parts of larval (caenogenetic) body constituents.

Merostasis. Single larval characters are transmitted into the adult stage under the influence of the selective pressure active by heterochrony.

Neoteny. Sexual maturity is reached in a larval stage of development. The mature neotenic form therefore looks undeveloped and juvenile but can at the same time, on account of retained palaeomorphic characters, present a primitive archaic appearance. Neotenic species originate under the influence of selection pressure and are often adapted to extreme and strange external conditions.

Reduction. Body parts present in both the larvae and adults of an initial form have become rudimentary in the adult descendants or are entirely eliminated. In the larvae of the descendants they can still be found, or are also here rudimentary or have disappeared. Reduction occurs in connection with speciation, phyletic evolution and typogenesis.

Retardation. When a form turns neotenic certain of its body constituents will be arrested in their development and appear in approximately the same stage they had in the larvae of their ancestors. Occasionally such embryonic body parts follow by phyletic evolution a trend of development quite different from that which the progenitors of the species had.

Relict merostasis. A larval relict is as relict transmitted to the adult stage (pag. 142).

Acceleration. Qualities or body parts originally found only in the adult stage are later transmitted to the larvae. The process is brought about by an accelerated development of the hereditary factors of the adult during the larval development and probably partially under the influence of selection in the larval stage. The alteration proceeds gradually or rapidly. In this paper phyletic evolution and typogenesis are considered as consequences of an acceleration of mutant genes of the adult.

Recapitulation of the adult ancestors (Palingenesis s.s.). Ancestral characters reappear in the course of the phyletic evolution at earlier and earlier larval stages in the successive ontogenies of the descendants. Palingenesis is different from acceleration.

Gerontocaenogenesis. New caenogenetic structures are formed in the larva from body parts which occurred solely after acceleration in the adult ancestors.

Caenogenesis. The hereditary changes of the genetic factors of the larva during the larval development. Included under the same designation is also the recapitulation of ancestral larval characters in the larva of the descendants.

In this paper an attempt is made to classify the phyletic changes occurring during the larval development in relation to their origin as changes in the

genetic factors of the larva itself or changes in the genetic factors of the adult during their latency in the larval stage or changes in the adult stage. The hereditary factors of the larva and the adult take an all important part in the phylogenetic development, separately and often also in combination with each other. The fairly important rôle played by novelties originating in the gene factors of the adult is a less surprising fact if we take into consideration that the phyletic evolution is the evolution of the adult animal.

Literaturverzeichnis

BEYRICH, E. 1856: Die Conchylien des norddeutschen Tertiärgebirges, 4. Teil — Zeitschr. Deutsch geol. Ges. Bd. 8, Berlin.

CLOUD jr, P. E. 1948: Some Problems and Patterns of Evolution exemplified by Fossil Invertebrates Evolution — Int. Journ. Organic Evolution Vol. 2, Nr. 4.

COBBOLD, E. St. 1910: On some small Trilobites from the Cambrian Rocks of Comley Shropshire — Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. 66, London.

—, 1931: Additional Fossils from the Cambrian Rocks of Comley — Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. 87, London.

COSSMAN, M. u. PEYROT, A. 1910: Conchologie néogenique de l'Aquitaine — Act. de la société Linnéenne Bd. 64 Bordeaux.

—, 1912: Conchologie néogenique de l'Aquitaine — Act. de la société Linnéenne Bd. 66, Bordeaux.

COSSMAN, M. u. PISSARO 1904—1906: Iconographie complete des coquilles foss. de l'éocéne des environs de Paris — Bd. I Pelecypodes, Paris.

CSEPREGHY u. MEZNERICS, J. 1954: Helvetische und tortonische Faunen aus dem östlichen Cserhatgebirge — Jb. d. ung. geol. Anst. Bd. 41, fasc. 4.

DALL, W. 1900, 1903: Contributions to the Tertiary Fauna of Florida — Wagner Free Inst. of Sc. of Philadelphia, Bd. 3, Teil 5, Teil 6.

DE BEER, G. R. 1951: Embryos and ancestors — Oxford University Press. Revised edition.

GRIPP, K. 1913: Über eine untermiocaene Fauna von Itzehoe — Jahrb. der hamburgischen Wissensch. Anst. Bd. 31, 5. Beiheft Mitt. aus dem mineral.-geol. Institut.

GRÖNWALL, K. A. 1902: Bornholms Paradoxideslag — Danmarks Geol. Unders. IIRaek. Nr 13.

HINSCH, W. 1952: Leitende Molluskengruppen im Obermiocaen und Unterpliocaen des östlichen Nordseebeckens — Geol. Jahrbuch Bd. 67, pag. 143, Hannover.

HOLMES, A. 1945: Principles of Physical Geology pag. 105. London.

HÖRNES, M. 1870: Die fossilen Mollusken des Tertiärbeckens von Wien. II Bivalvia — Abhandl. der K. K. geol. Reichsanstalt, Wien, Bd. 4.

HÖRNES, R. 1875: Die Fauna des Schliers von Ottnang — Jahrb. der K. K. geol. Reichsanstalt IV. Heft, Bd. 25.

JANOSCHEK, R. 1943: Das inneralpine Becken. In Schaffer: Geologie der Ostmark, pag. 428 ff. Wien, Deuticke.

KAUTSKY, F. 1925 a: Das Miocaen von Hemmoor und Basbek-Osten — Abhandl. der Preuss. geol. Landesanstalt. Neue Folge, Heft 97, Berlin.

—, 1925 b: Die boreale und mediterrane Provinz des europeischen Miocaens etc. — Mitteil. d. geol. Gesellsch. in Wien, Bd. 18.

—, 1929 a: Ein neues Veneridengenus „Gomphomarcia" aus dem europäischen Miocaen nebst Bemerkungen über die systematische Stellung von Tapes gregarius Partsch und Tapes senescens Dod. — Annalen d. Naturhist. Mus. in Wien, Bd. 43 pag. 380.

—, 1929 b: Biologische Studien über den Schlossapparat von Tapes — Palaeobiologica Bd. 2 pag. 202 Wien.

—, 1932: Die Bivalven des Niederösterreichischen Miocaen — Verh. geol. Bundesanst., Nr. 9/10, Wien.

—, 1936: Die Veneriden u. Petricoliden des niederösterreichischen Miocaen — Bohrtechnikerzeitung, Wien.

—, 1939: Die Erycinen des niederösterreichischen Miocaen — Annalen des Naturhist.Museums in Wien. Bd. 50.

—, 1945: Die unterkambrische Fauna vom Aistjakk in Lappland — Geol. För. i Stockholms förh. Bd. 67.

KIAER, J. 1917: The Lower Cambrian Fauna at Tömten in Norway — Videnskaps selsk. skrifter 1916, Math. Nat. Kl. Bd. 2 Kristiania.

von Koenen, A. 1872: Das Miocaen Norddeutschlands und seine Molluskenfauna. I. Teil — Schriften der Gesellsch. zur Beförderung der gesamten Naturwiss. zu Marburg. Bd. 10, Kassel.
Krejci-Graf K. 1934: Referat über Archangelski und Davidasvili: Characteristic fossils of the Crimea and Caucasus. In Neues Jahrb. für Min. Geol. Pal. Referate III 1934 pag. 603 ff.
Kühnelt, W. 1930: Bohrmuschelstudien I — Palaeobiologica. Bd. 3, Wien.
Lalicker, C. G. 1935: Larval stages of trilobites from the Middle Cambrian of Alabama — Journ. paleont. 9.
Linnarsson, G. 1883: De undre Paradoxideslagren vid Andrarum — Sveriges geol. unders. Ser. C, Nr. 54, Stockholm.
Pelseneer, P. 1911: Les lamellibranches de l'expedition du Siboga. Part. anatomique — Siboga expedition 53 a, Leiden.
Rasmussen, L. B. 1956: The marine Upper Miocaene of South Jutland and its Molluscan Fauna — Danmarks geol. Unders. II Raekke Nr. 81. Köbenhavn.
Ravn, I. P. I. 1907: Molluskfaunen i Jyllands tertiaeravlejringer — Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter 7. Raekke Naturvidensk. og Mathem. Afd. III, 2, Kopenhagen.
Römer, Ed. 1869: Monographie der Molluskengattung Venus — Novitates Conchologicae, Cassel.
Sacco, F. 1898: I Molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria. Parte 26, Torino.
—, 1900: I molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria. Parte 28, Torino.
Schaffer, F. X. 1910: Das Miocaen von Eggenburg. — I. Teil Bivalven-Abhandl. d. K. K. geol. Reichsanst. Wien, Bd. 22 Heft 1.
Schindewolf, O. H. 1950: Grundfragen der Palaeontologie — Schweizerbartverlag, Stuttgart.
Simpson, G. G. 1944: Tempo and Mode in Evolution — Columbia University press. New York.
Sorgenfrei, Th. 1958: Molluscan Assemblages from the Marine Middle Miocaen of South Jutland and their Environments. Part 1 and 2 — Danmarks geol. unders. II, nr 79, Köbenhavn.
Spath, L. F. 1924: The ammonites of the blue Lias — Proceedings geol. ass. Bd. 35.
—, 1925, 1926: Notes on Yorkshire Ammonites — The naturalist.
—, 1938: A catalogue of the Ammonites of the Liassic Family Liparoceratidae — British Museum.
Störmer, L. 1942: Studies on Trilobite Morphology, part. II. — Norsk geol. tidskrift, Bd. 21, Oslo.
Strand, T. 1926—27: The Ontogeny of Olenus gibbosus — Norsk geol. tidskrift, Vol. 9, Oslo.
Thiele, J. 1935: Handbuch der systematischen Weichtierkunde, Bd. II, Fischer, Jena.
Warburg, E. 1925: The trilobites of the Leptaena Limestone in Dalarna — Bull. of the Geol. Inst. Uppsala. Vol. 17.
Walcott, Ch. D., 1912: Cambrian Brachiopoda — Monogr. U. S. Geol. Surv. Bd. 51, Washington.
Weinkauf, H. C. 1867—68: Die Cochylien des Mittelmeeres — Cassel
Westergård, A. H. 1936: Paradoxides ölandicus Beds of Öland — Sv. geol. Unders. Ser. C, Nr. 394.
—, 1946: Agnostidae of the Middle Cambrian of Sweden. — Sv. geol. unders. Ser. C, Nr. 477, Stockholm.
—, 1950: Non Agnostidean Trilobites of the Middle Cambrian of Sweden — Sv. geol. unders. Ser. C, Nr. 511, Stockholm.
Wiman, C. 1905: Studien über das nordbaltische Silurgebiet. — Bull. Geol. Inst. Uppsala, 6, Uppsala.

Tafeln 1—28

Erläuterungen

Das Buch im Literaturverzeichnis, aus dem die Abbildung entnommen ist, wird vor der Figur in Klammern angegeben.

Fehlt die Klammer vor der Fig., so ist die Abbildung eine vom Vorstand des Museums Dr. Fritz Brotzen hergestellte Originalfotographie einer rezenten Art.

Der Name in Klammern hinter dem Namen des Fossils ist der in der Originalarbeit verwendete abweichende Artname.

Die Grössenbezeichnungen für die Abbildungen sind in den verschiedenen verwendeten Publikationen sehr verchiedenartig dargestellt. Es werden hier folgende Bezeichnungen verwendet

1) die wirkliche Grösse der Form ist durch eine Linie neben der Abbildung dargestellt.
2) die Vergrösserungsziffer steht nach dem Artnamen in der Tafelbeschreibung.
3) alle anderen Abbildungen geben die natürliche Grösse der Art wieder.

Tafel 1

(Kautsky 1945) Fig. 1: Strenuella gripi Kauts (3x) Unterkambrium Schweden.

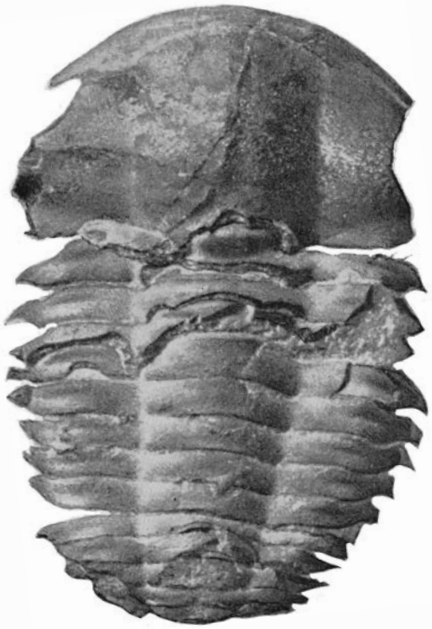
(Kautsky 1945) Fig. 2: Strenuella gripi Kauts (3x) Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 3: Strenuella gripi Kauts (3x) Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 4: Strenuella gripi Kauts (3x) Unterkambrium Schweden.

(Kiaer 1917) Fig. 5: Strenuella linnarssoni Kiaer Unterkambrium Norwegen.

(Kiaer 1917) Fig. 6: Strenuella linnarssoni Kiaer Unterkambrium Norwegen.



1

3

4

2

5

6

Tafel 2

(Westergård 1936) Fig. 1: Ellipsocephalus polytomus Linn (3/2x) Mittelkambrium Schweden.

(Westergård 1950) Fig. 2: Ellipsocephalus lejostracus Ang (1,5x) Mittelkambrium Schweden.

(Westergård 1950) Fig. 3: Ellipsocephalus lejostracus Ang (2x) Mittelkambrium Schweden.

(Wiman 1905) Fig. 4: Ellipsocephalus latus Wim Unterkambrium Schweden.

(Kiaer 1917) Fig. 5: Ellipsocephalus nordenskjöldi Linn Unterkambrium Norwegen.

(Kiaer 1917) Fig. 6: Ellipsocephalus nordenskjöldi Linn Unterkambrium Norwegen.

(Cobbold 1910) Fig. 7: Mohicana lata Cobb (3x) Unterkambrium England.

(Cobbold 1910) Fig. 8: Mohicana clavata Cobb freie Wange (3x) Unterkambrium England.

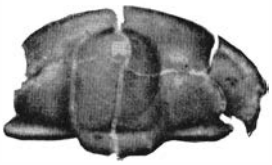
(Cobbold 1910) Fig. 9: Micmacca ellipsocephaloides Cobb (3x) Unterkambrium England.

(Westergård 1950) Fig. 10: Anomocare laeve Ang (2x) Mittelkambrium Schweden.

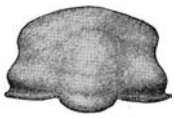
(Westergård 1950) Fig. 11: Anomocare laeve Ang freie Wange (3x) Mittelkambrium Schweden.

1

2



3

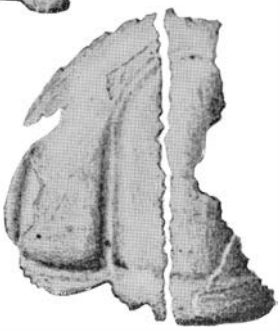


4

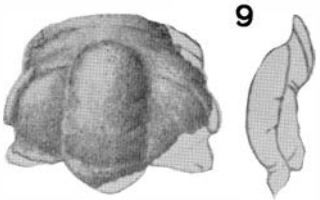
5

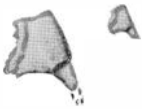
6

7

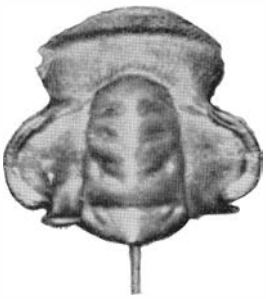


9





8



10

11

Tafel 3

(Cobbold 1910) Fig. 1: Protolenus latouchei Cobb (3x) Unterkambrium England.

(Cobbold 1931) Fig. 2: Protolenus latouchei Cobb (4x) Unterkambrium England.

(Cobbold 1910) Fig. 3: Protolenus latouchei Cobb freie Wange (3x) Unterkambrium England.

(Kautsky 1945) Fig. 4: Strenuella gripi Kauts freie Wange Meraspis Stadium 3 (35x) Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 5: Strenuella gripi Kauts freie Wange Meraspis Stadium 5 (10x) Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 6: Strenuella gripi Kauts freie Wange Meraspis späteres Stadium (10x) Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 7: Strenuella gripi Kauts freie Wange Frühholaspis (3x) Unterkambrium Schweden.

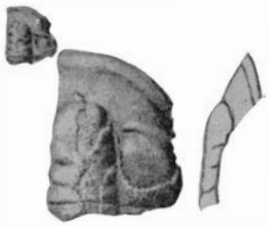
(Kautsky 1945) Fig. 8: Strenuella gripi Kauts freie Wange Holaspis (3x) Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 9: Strenuella gripi Kauts (35x) Frühprotaspis Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 10: Strenuella gripi Kauts (35x) Spätprotaspis Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 11: Strenuella gripi Kauts (35x) Frühmeraspis Stad. 1 Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 12: Strenuella gripi Kauts (35x) Frühmeraspis Stad. 1 Unterkambrium Schweden.



1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

12

Tafel 4

(Kautsky 1945) Fig. 1: Strenuella gripi Kauts (35x) Frühmeraspis Stad. 2 Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 2: Strenuella gripi Kauts (35x) Frühmeraspis Stad. 3 Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 3: Strenuella gripi Kauts (10x) Spätmeraspis Stad. 4 Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 4: Strenuella gripi Kauts (10x) Spätmeraspis Stad. 5 Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 5: Strenuella gripi Kauts (10x) Spätmeraspis Stad. 5 Unterkambrium Schweden.

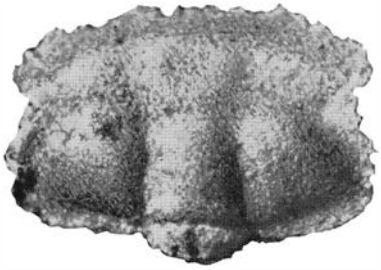
(Kautsky 1945) Fig. 6: Strenuella gripi Kauts (10x) Spätmeraspis Stad. 6 Unterkambrium Schweden.

(Westergård 1936) Fig. 7: Ellipsocephalus polytomus Linn (4x) Spätmeraspis Mittelkambrium Schweden.

(Westergård 1936) Fig. 8: Ellipsocephalus polytomus Linn (4x) Spätmeraspis Mittelkambrium Schweden.

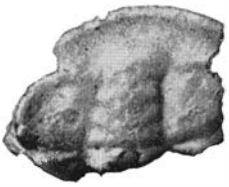
(Westergård 1936) Fig. 9: Ellipsocephalus polytomus Linn (6x) Spätmeraspis Mittelkambrium Schweden.

(Westergård 1936) Fig. 10: Ellipsocephalus polytomus Linn (3x) Frühholaspis Mittelkambrium Schweden.

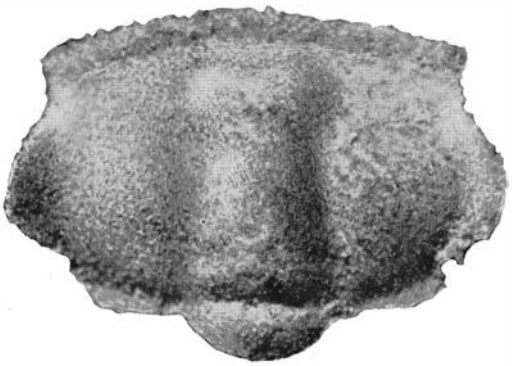


1

3

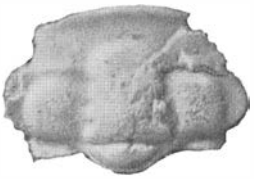


4



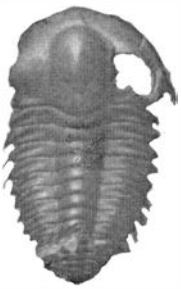
2

5



6

9



10

7

8

Tafel 5

(Westergård 1936) Fig. 1: Paradoxides pinus Holm frühlarvale Entwicklungsreihe in verschiedenen Vergrösserungen Mittelkambrium Schweden.

(Westergård 1946) Fig. 2: Tomagnostus fissus Lundgren (6x) Mittelkambrium Schweden.

(Westergård 1946) Fig. 3: Diplagnostus planicauda bilobatus Kobayashi (6x) Mittelkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 4: Strenuella gripi Kauts Pygidium (10x) Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1945) Fig. 5: Strenuella gripi Kauts abnormes Pygidium (10x) Unterkambrium Schweden.

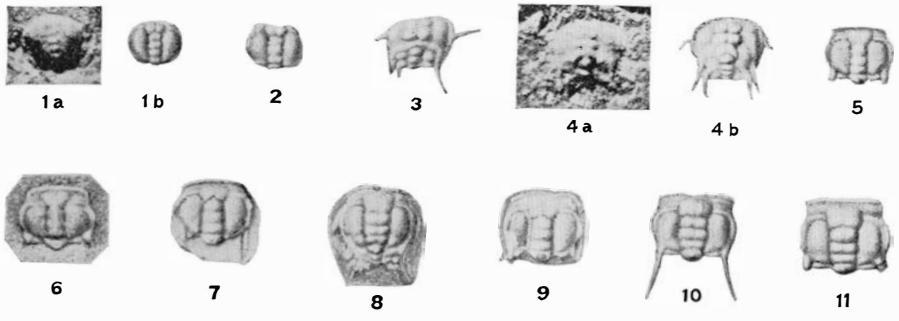
(Kautsky 1945) Fig. 6: Strenuella gripi Kauts (3x) Unterkambrium Schweden.

(Kautsky 1925a) Fig. 7: Streptochetus thielei Kauts Mitt.Mioc. Nordseebecken.

(Kautsky 1925a) Fig. 8: Streptochetus sexcostatus Beyr Mitt.Mioc. Nordseebecken.

(Beyrich 1856) Fig. 9: Aquilofusus elegantulus Phil Oligocaen Nordseebecken.

(Beyrich 1856) Fig. 10: Aquilofusus elegantulus Phil Oligocaen Nordseebecken.



1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

Tafel 6

(Beyrich 1856) Fig. 1: Aquilofusus elegantulus Phil Gewindespitze vergrössert Nordseebecken.

(Gripp 1913) Fig. 2: Aquilofusus elegantulus Phil Unt.Mioc. Nordseebecken

(Gripp 1913) Fig. 3: Aquilofusus elegantulus Phil var. cancellata Boll Unt. Mioc. Nordseebecken.

(Kautsky 1925a) Fig. 4: Aquilofusus waeli Nyst Mitt.Mioc. Nordseebecken.

(Kautsky 1925a) Fig. 5: Aquilofusus hemmoorensis Kauts Mitt.Mioc. Nordseebecken.

(Beyrich 1856) Fig. 6: Aquilofusus lüneburgensis Beyr Ob.Mioc. Nordseebecken.

(Hinsch 1952) Fig. 7: Aquilofusus lüneburgensis Beyr (2x) Ob.Mioc. Nordseebecken.

(Hinsch 1952) Fig. 8: Aquilofusus lüneburgensis Beyr Gewindespitze (10x) Ob. Mioc. Nordseebecken.

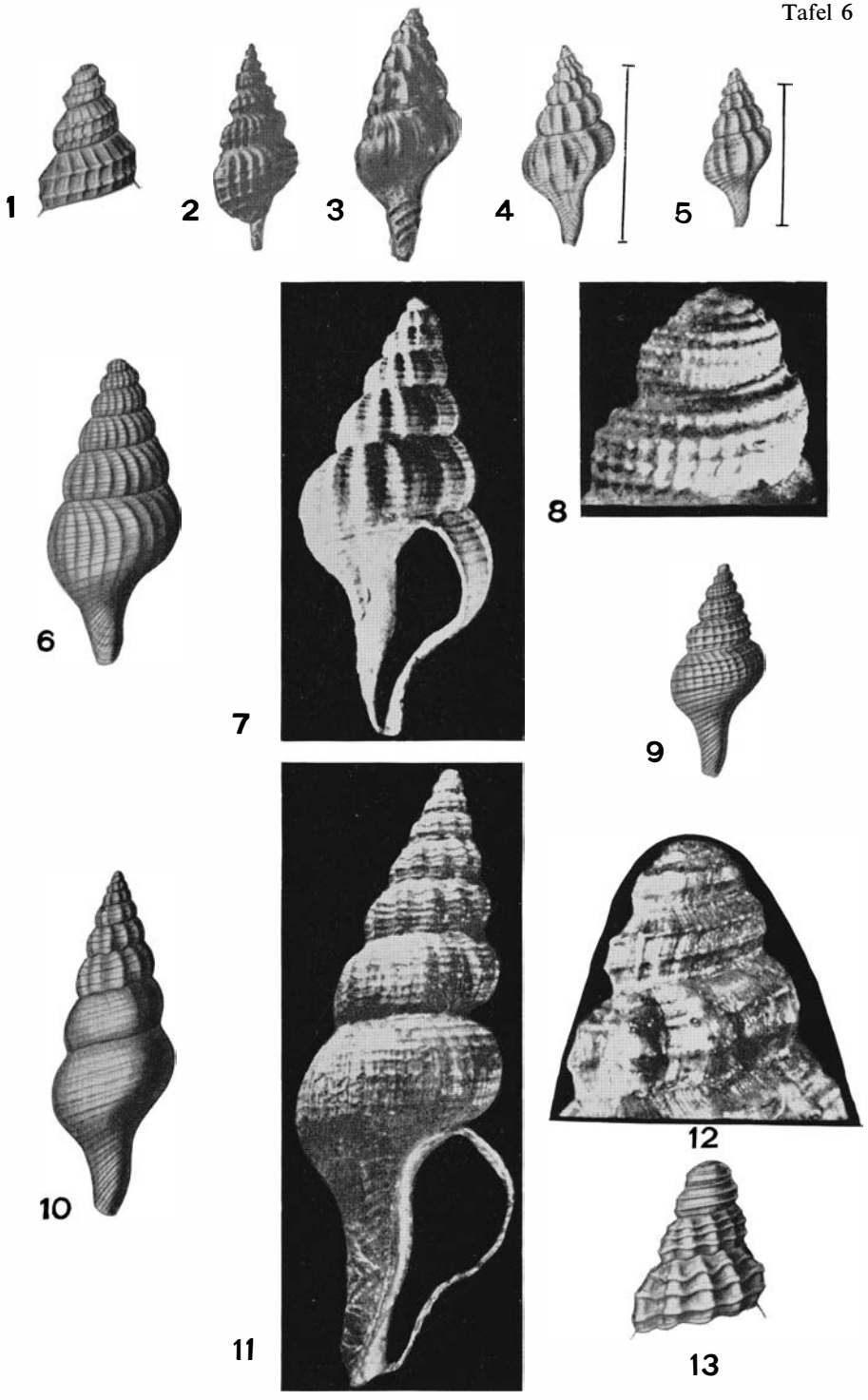
(Beyrich 1856) Fig. 9: Aquilofusus lüneburgensis Beyr (= A. tricinctus Beyr) Ob. Mioc. Nordseebecken.

(Beyrich 1856) Fig. 10: Aquilofusus semiglaber Beyr Ob.Mioc. Nordseebecken.

(Hinsch 1952) Fig. 11: Aquilofusus semiglaber Beyr (2x) Ob.Mioc. Nordseebecken.

(Hinsch 1952) Fig. 12: Aquilofusus semiglaber Beyr Gewindespitze (10x) Ob.Mioc. Nordseebecken.

(Beyrich 1856) Fig. 13: Aquilofusus semiglaber Beyr Gewindespitze vergrössert Ob.Mioc. Nordseebecken.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

Tafel 7

(Beyrich 1856) Fig. 1: Aquilofusus eximius Beyr Ob.Mioc. Nordseebecken.

(Beyrich 1856) Fig. 2: Aquilofusus eximius Beyr Gewindespitze vergrössert Ob. Mioc. Nordseebecken.

(Hinsch 1952) Fig. 3: Aquilofusus puggaardi Beyr(2x) Ob.Mioc. Nordseebecken.

(Beyrich 1856) Fig. 4: Aquilofusus puggaardi Beyr Ob.Mioc. Nordseebecken.

(Kautsky 1925a) Fig. 5: Aquilofusus beyrichi Nyst Mitt.Mioc. Nordseebecken.

(Kautsky 1925a) Fig. 6: Aquilofusus beyrichi Nyst Mitt.Mioc. Nordseebecken.

(Kautsky 1925a) Fig. 7: Aquilofusus siebsi Kauts Mitt.Mioc. Nordseebecken.

(Beyrich 1856) Fig. 8: Aquilofusus glabriculus Beyr Ob.Mioc. Nordseebecken.

(Kautsky 1925a) Fig. 9: Aquilofusus oppenheimi Kauts Mitt.Mioc. Nordseebecken.

(Kautsky 1925a) Fig. 10: Aquilofusus oppenheimi Kauts Oberer Gewindeteil Mitt. Mioc. Nordseebecken.

(Gripp 1913) Fig. 11: Aquilofusus gürichi Gripp Unt.Mioc. Nordseebecken.

(Gripp 1913) Fig. 12: Aquilofusus gürichi Gripp Oberer Gewindeteil (2x) Unt. Mioc. Nordseebecken.

(Gripp 1913) Fig. 13: Aquilofusus gürichi Gripp Oberer Gewindeteil (2x) Unt. Mioc. Nordseebecken.

(Beyrich 1856) Fig. 14: Aquilofusus festivus Beyr Mitt. Mioc. Nordseebecken.

(Beyrich 1856) Fig. 15: Aquilofusus festivus Beyr Gewindespitze Mitt.Mioc. Nordseebecken.

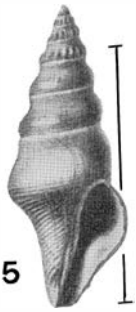
(Kautsky 1925a) Fig. 16: Aquilofusus lategradatus Kauts Ob.Mioc. Nordseebecken.

1

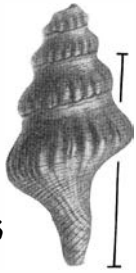
2

3

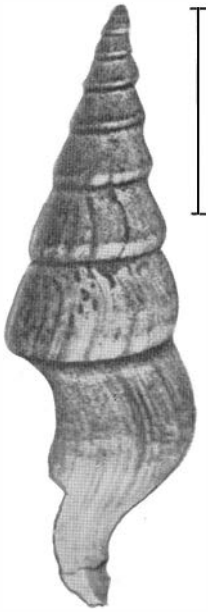
4



5

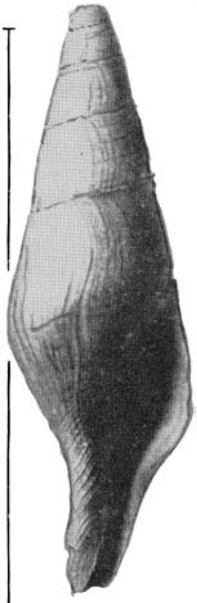


6

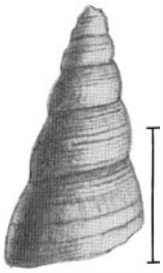


7

8



9

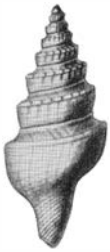


10

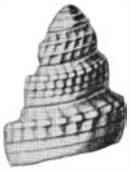
11

12

13



14



15

16

Tafel 8

Fig. 1: Macrocallista erycina L rechte Klappe rezent Australien.

Fig. 2: Macrocallista erycina L linke Klappe rezent Australien.

1

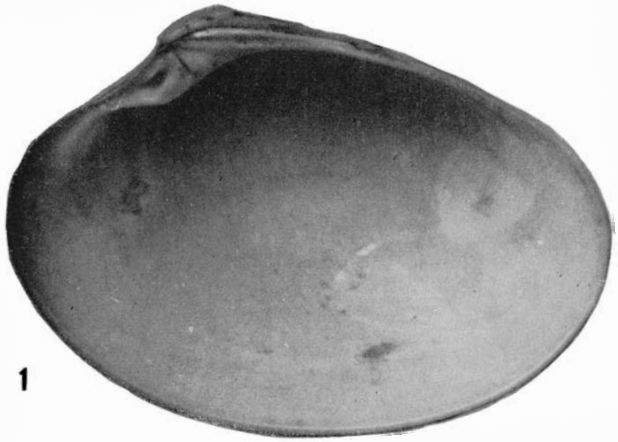
2

Tafel 9

Fig. 1: Macrocallista erycina L rechte Klappe rezent Australien.

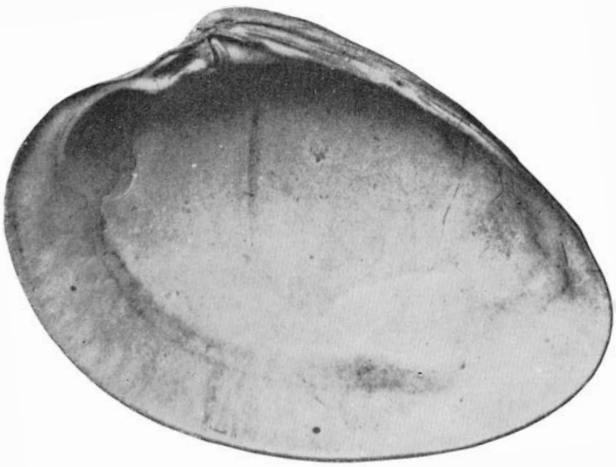
Fig. 2: Macrocallista erycina L linke Klappe rezent Australien.

(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 3: Macrocallista erycinoides Lamk rechte Klappe Burd. W. Frankreich.



1

2



3

Tafel 10

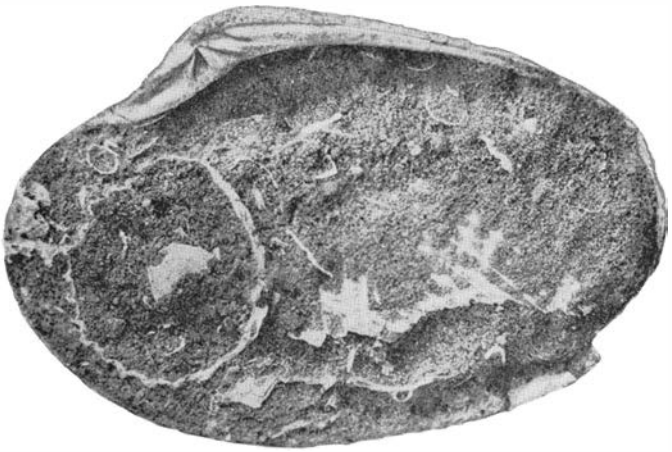
(Schaffer 1910) Fig. 1: Macrocallista lilacinoides Schaff rechte Klappe Burd. Österreich.

(Römer 1869) Fig. 2: Macrocallista lilacina Lamk rechte Klappe rezent Australien.

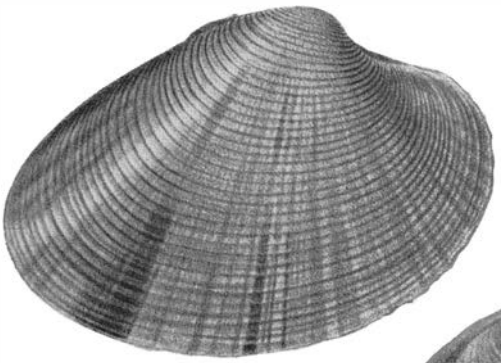
(Römer 1869) Fig. 3: Macrocallista lilacina Lamk linke Klappe rezent Australien.

(Sacco 1900) Fig. 4: Macrocallista taurorugosa Sacc rechte Klappe Helv. Italien.

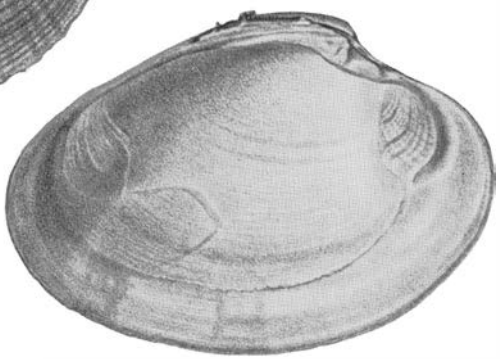
(Sacco 1900) Fig. 5: Macrocallista taurorugosa Sacc rechte Klappe Helv. Italien.



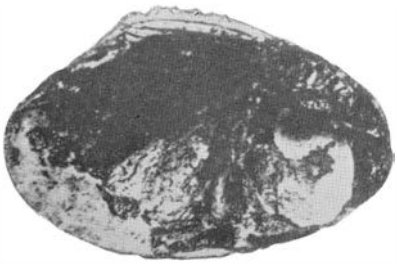
1



2



3



4

5

Tafel 11

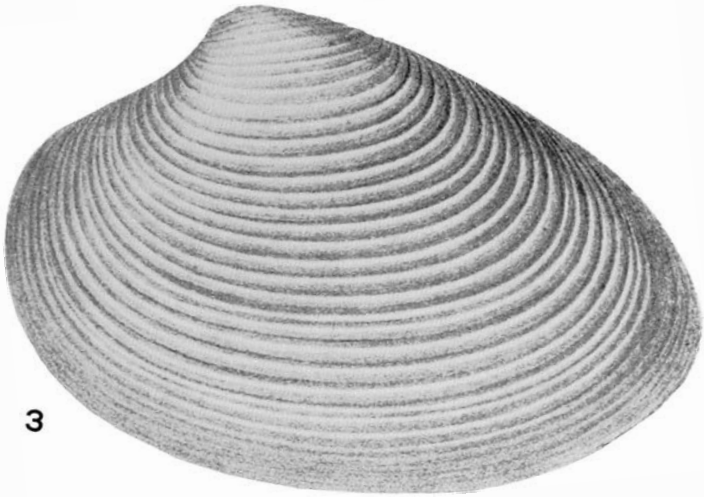
(Schaffer 1910) Fig. 1: Macrocallista lilacinoides Schaff rechte Klappe Burd. Österreich.

(Schaffer 1910) Fig. 2: Macrocallista lilacinoides Schaff linke Klappe Burd. Österreich.

(Hörnes 1870) Fig. 3: Macrocallista lilacinoides Schaff (erycina) linke Klappe Burd. Österreich.

1

2



3

Tafel 12

(Schaffer 1910) Fig. 1: Macrocallista erycinoides Lamk (lilacinoides) linke Klappe Burd. Österreich.

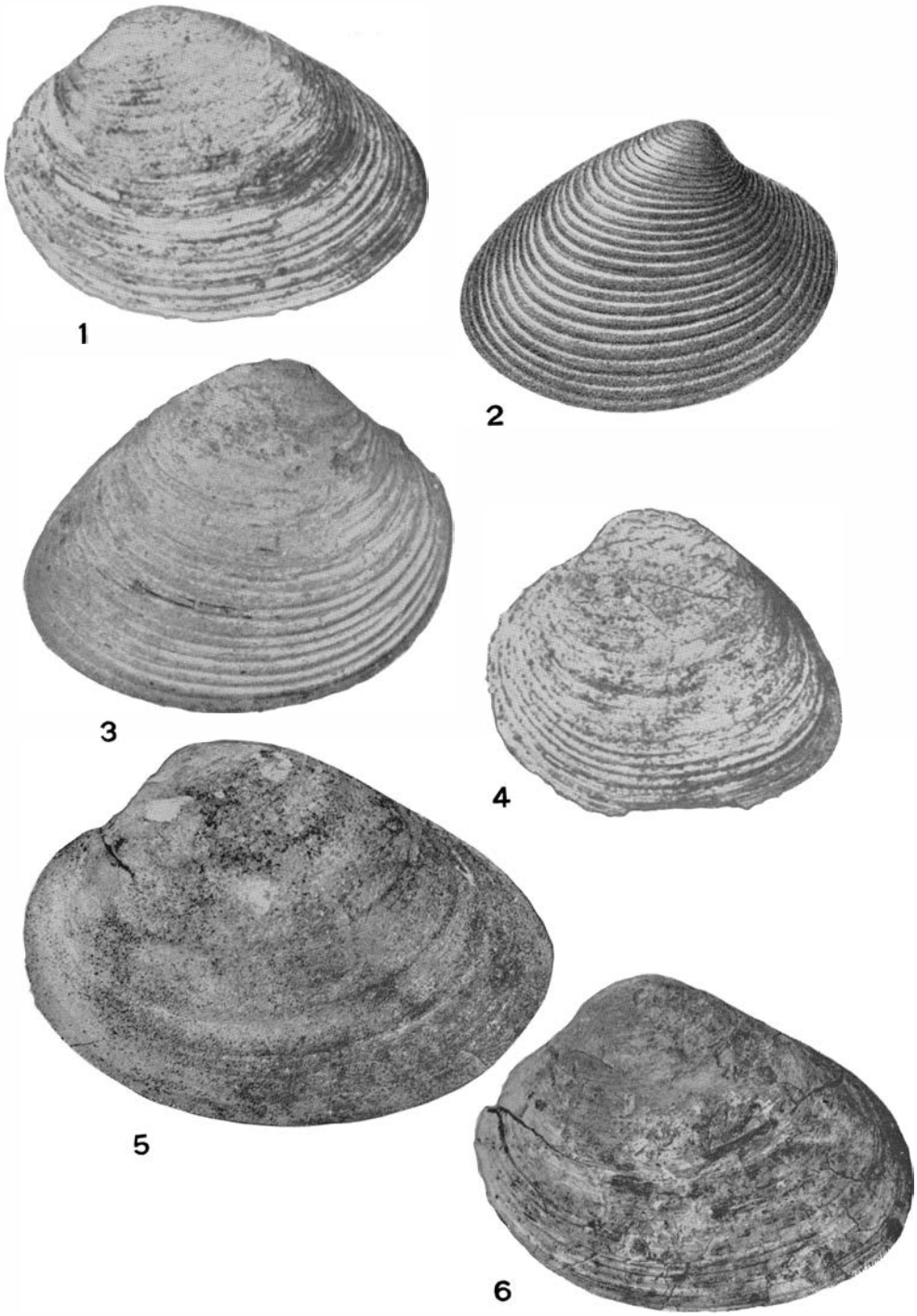
(Hörnes 1870) Fig. 2: Macrocallista erycina L var. subtriangula Sacc rechte Klappe Burd. Österreich.

(Schaffer 1910) Fig. 3: Macrocallista erycina L var. subtriangula Sacc rechte Klappe Burd. Österreich.

(Schaffer 1910) Fig. 4: Macrocallista erycina L var. subtriangula Sacc linke Klappe Burd. Österreich.

(Schaffer 1910) Fig. 5: Macrocallista homoeochione Kauts (chione) linke Klappe Burd. Österreich.

(Schaffer 1910) Fig. 6: Macrocallista homoeochione Kauts Übergang zu M.erycina linke Klappe Burd. Österreich.


1
2
3
4
5
6

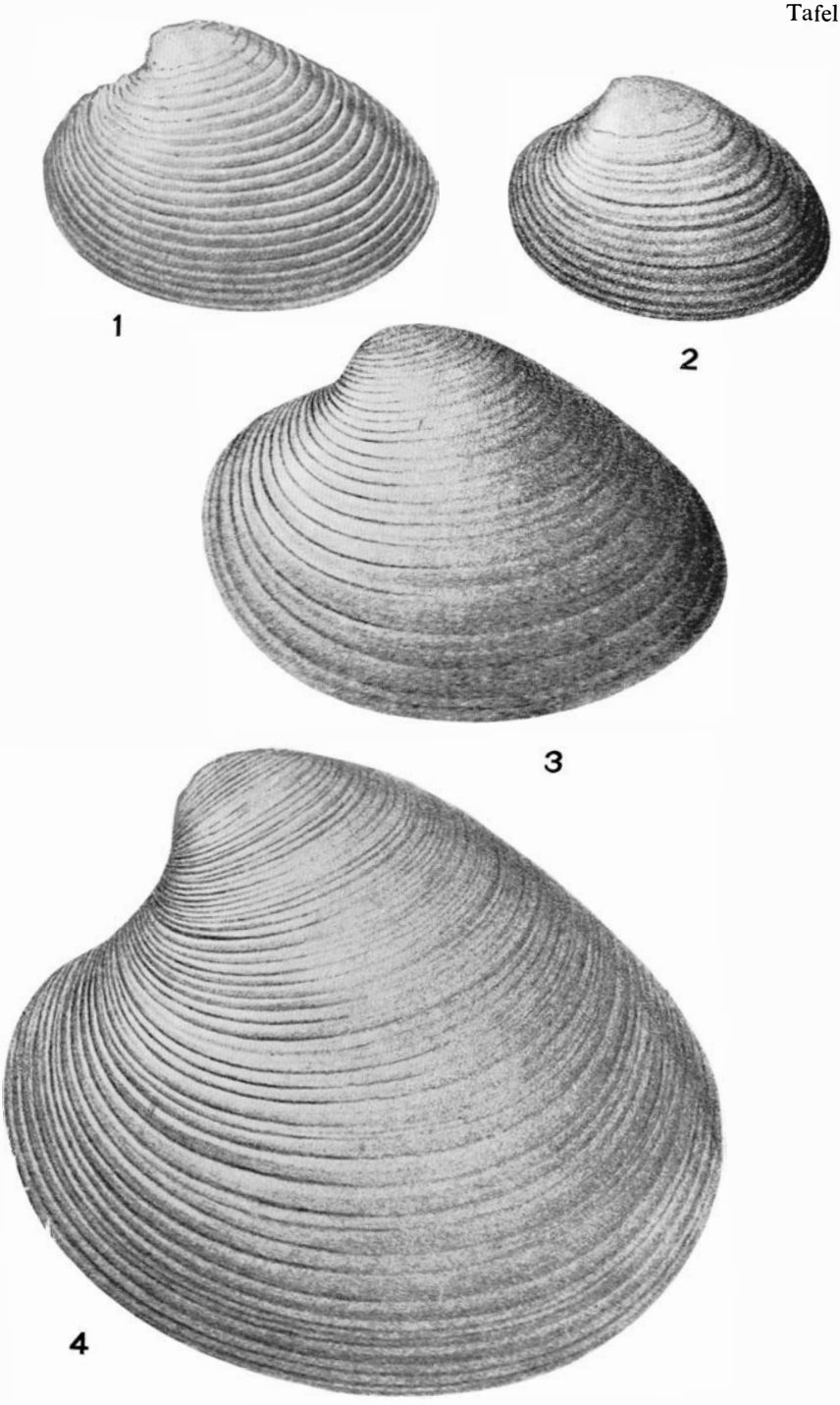
Tafel 13

(Hörnes 1870) Fig. 1: Macrocallista italica Defr (M.pedemontana) ganz gerippte Form Helv. Österreich.

(Hörnes 1870) Fig. 2: Macrocallista italica Defr (M.pedemontana) ganz gerippte Form Helv. Österreich.

(Hörnes 1870) Fig. 3: Macrocallista italica Defr (M.pedemontana) ganz gerippte Form Helv. Österreich.

(Hörnes 1870) Fig. 4: Macrocallista italica Defr (M.pedemontana) Tort. Österreich.


1
2
3
4

Tafel 14

(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 1: Macrocallista erycinoides Lamk linke Klappe Burdigal W. Frankreich.

(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 2: Macrocallista miochione Kauts (chione) rechte Klappe Tort. W. Frankreich.

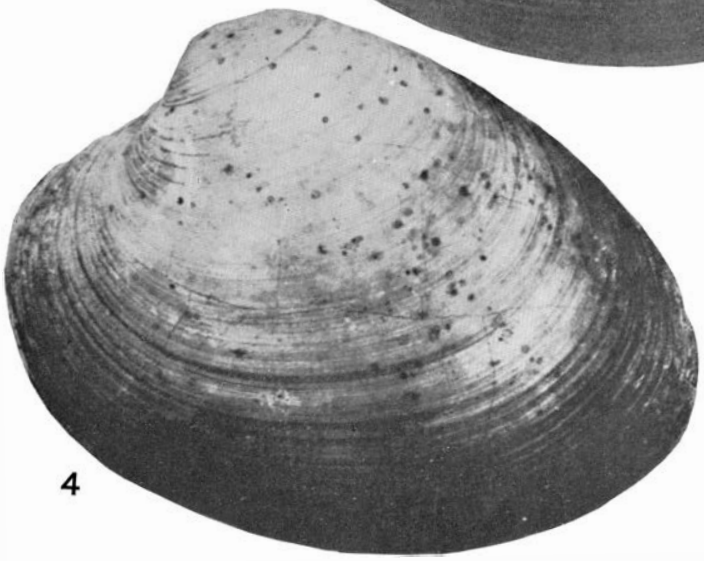
(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 3: Macrocallista italica Defr linke Klappe Helv. W. Frankreich.

(Sacco 1900) Fig. 4: Macrocallista italica Defr (pedemontana) linke Klappe Plioc. Italien.

1

2

3



4

Tafel 15

(Sacco 1900) Fig. 1: Macrocallista pliochione Kauts (chione) linke Klappe Plioc. Italien.

(Schaffer 1910) Fig. 2: Macrocallista homoeochione Kauts (chione) rechte Klappe Burd. Österreich.

(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 3: Macrocallista miochione Kauts (chione) rechte Klappe Tort.W. Frankreich.

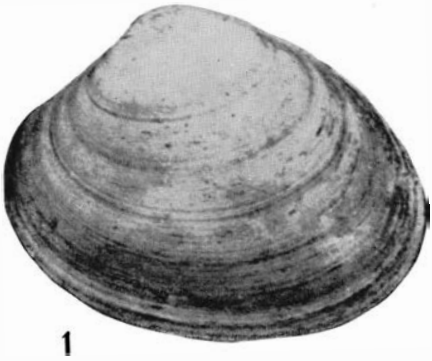
(Sacco 1900) Fig. 4: Macrocallista pliochione Kauts (chione) rechte Klappe Ob. Plioc. Italien.

Fig. 5: Macrocallista chione L rechte Klappe rezent Spanien.

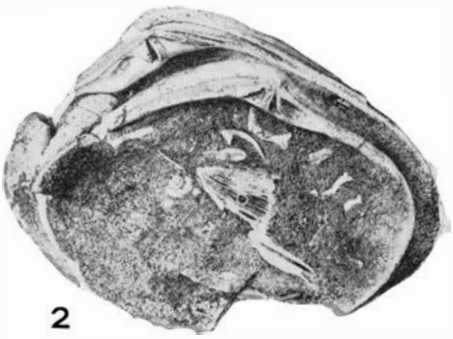
Fig. 6: Macrocallista chione L rechte Klappe rezent Spanien.

Fig. 7: Macrocallista spathulata Sow rechte Klappe rezent Australien.

Fig. 8: Macrocallista spathulata Sow rechte Klappe rezent Australien.

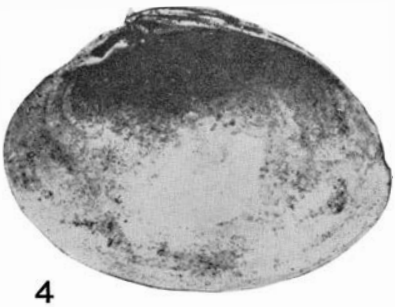


1

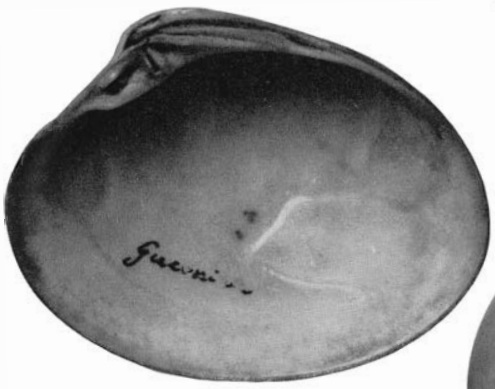


2

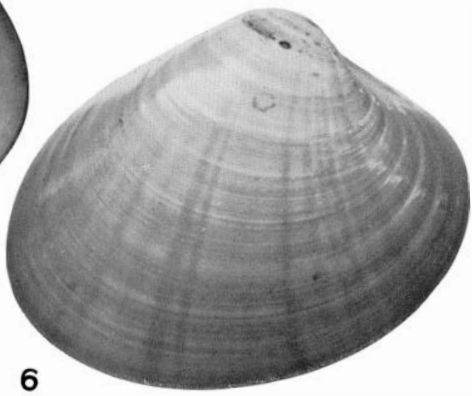
3



4



5



6

7

8

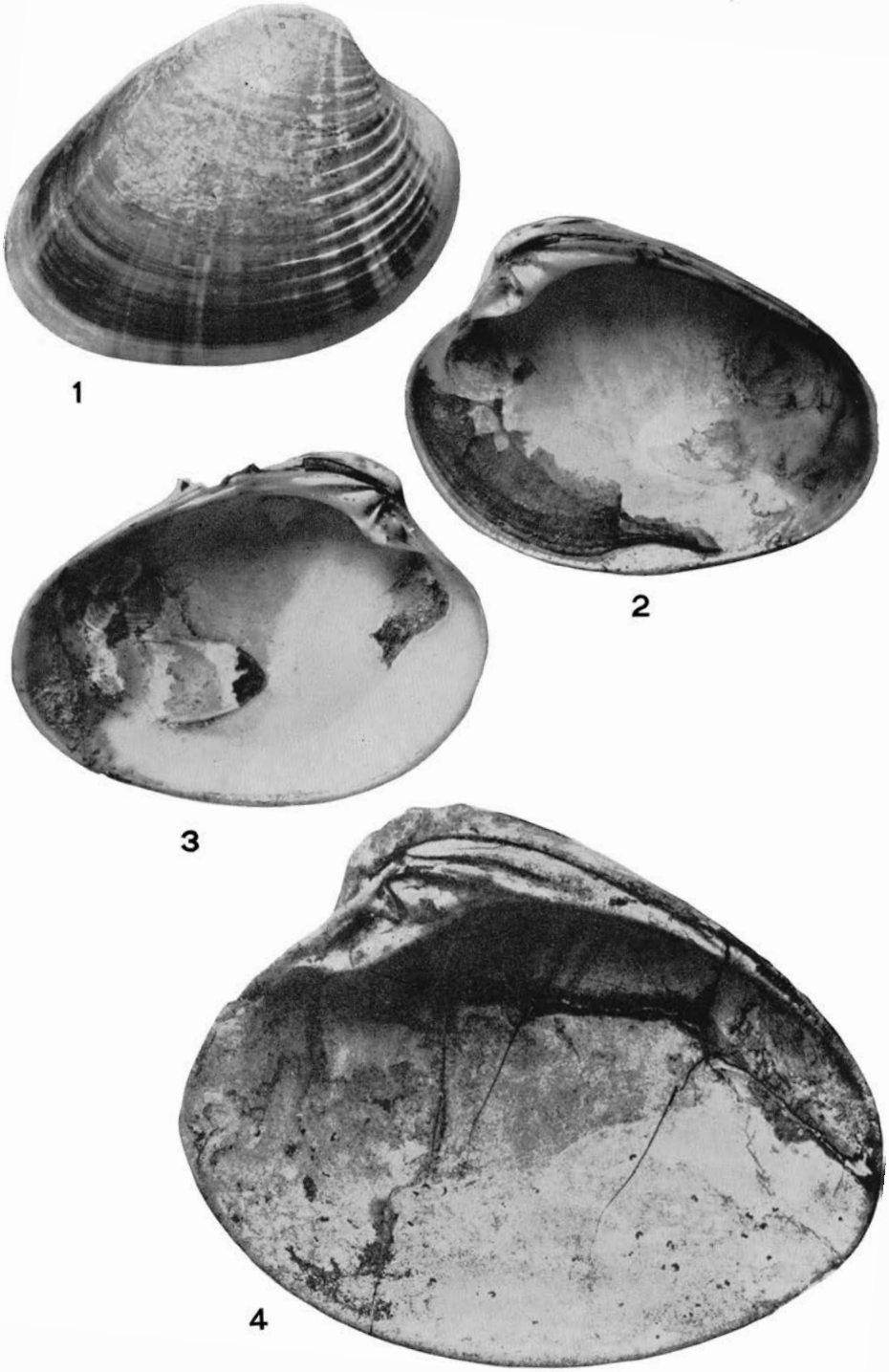
TAFEL 16

Fig. 1: Macrocallista impar Lamk rechte Klappe rezent Australien.

Fig. 2: Macrocallista impar Lamk rechte Klappe rezent Australien.

Fig. 3: Macrocallista impar Lamk linke Klappe rezent Australien.

(COSSMAN U. PEYR 1910) Fig. 4: Macrocallista italica Defr rechte Klappe Helv. W Frankreich.


1
2
3
4

Tafel 17

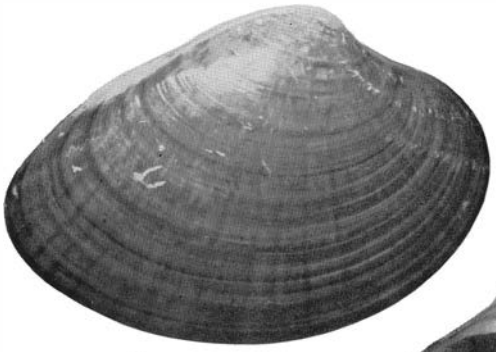
Fig. 1: Macrocallista chinensis Chemn rechte Klappe rezent China.

Fig. 2: Macrocallista chinensis Chemn rechte Klappe rezent China.

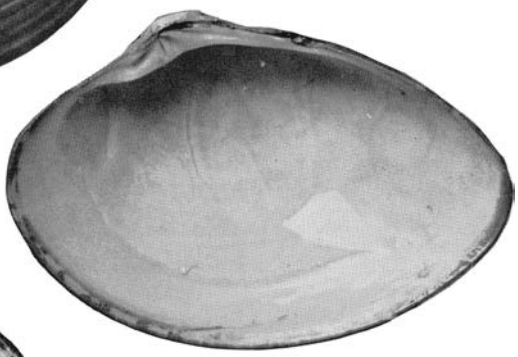
(Csepreghy 1954) Fig. 3: Macrocallista italica Defr rechte Klappe Tort. Ungarn.

(Csepreghy 1954) Fig. 4: Macrocallista italica Defr rechte Klappe Tort. Ungarn.

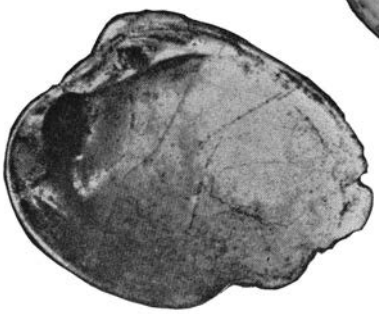
(Sacco 1898) Fig. 5: Barbatia candida Gmel linke Klappe Plioc. Italien.



1

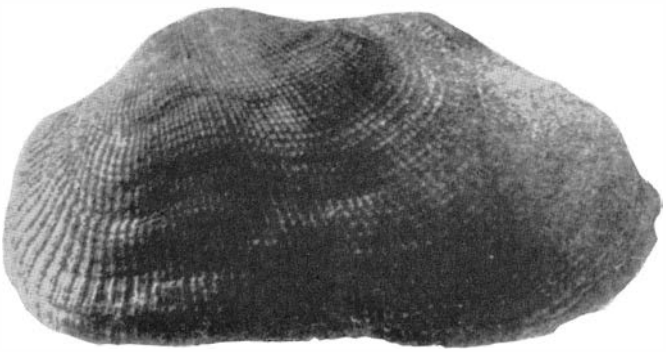


2



3

4



5

Tafel 18

(Sacco 1898) Fig. 1: Barbatia candida Gmel var. idae Fucc linke Klappe Plioc. Italien.

(Sacco 1898) Fig. 2: Barbatia candida Gmel var. idae Fucc rechte Klappe Plioc. Italien.

(Sacco 1898) Fig. 3: Barbatia barbata L linke Klappe Plioc. Italien.

(Hörnes 1870) Fig. 4: Barbatia barbata L linke Klappe Tort. Österreich.

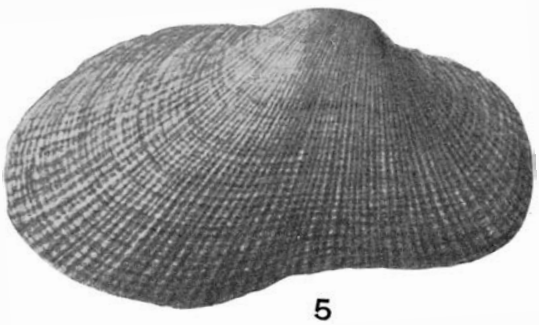
(Hörnes 1870) Fig. 5: Barbatia barbata L (Übergang barbata—candida) rechte Klappe Helv. Österreich.

1

2

3

4



5

Tafel 19

(Hörnes 1870) Fig. 1: Barbatia barbata L (Übergang barbata—nivea) linke Klappe Helv. Österreich.

(Cossman u. Peyr 1912) Fig. 2: Barbatia barbata L rechte Klappe Helv. W. Frankreich.

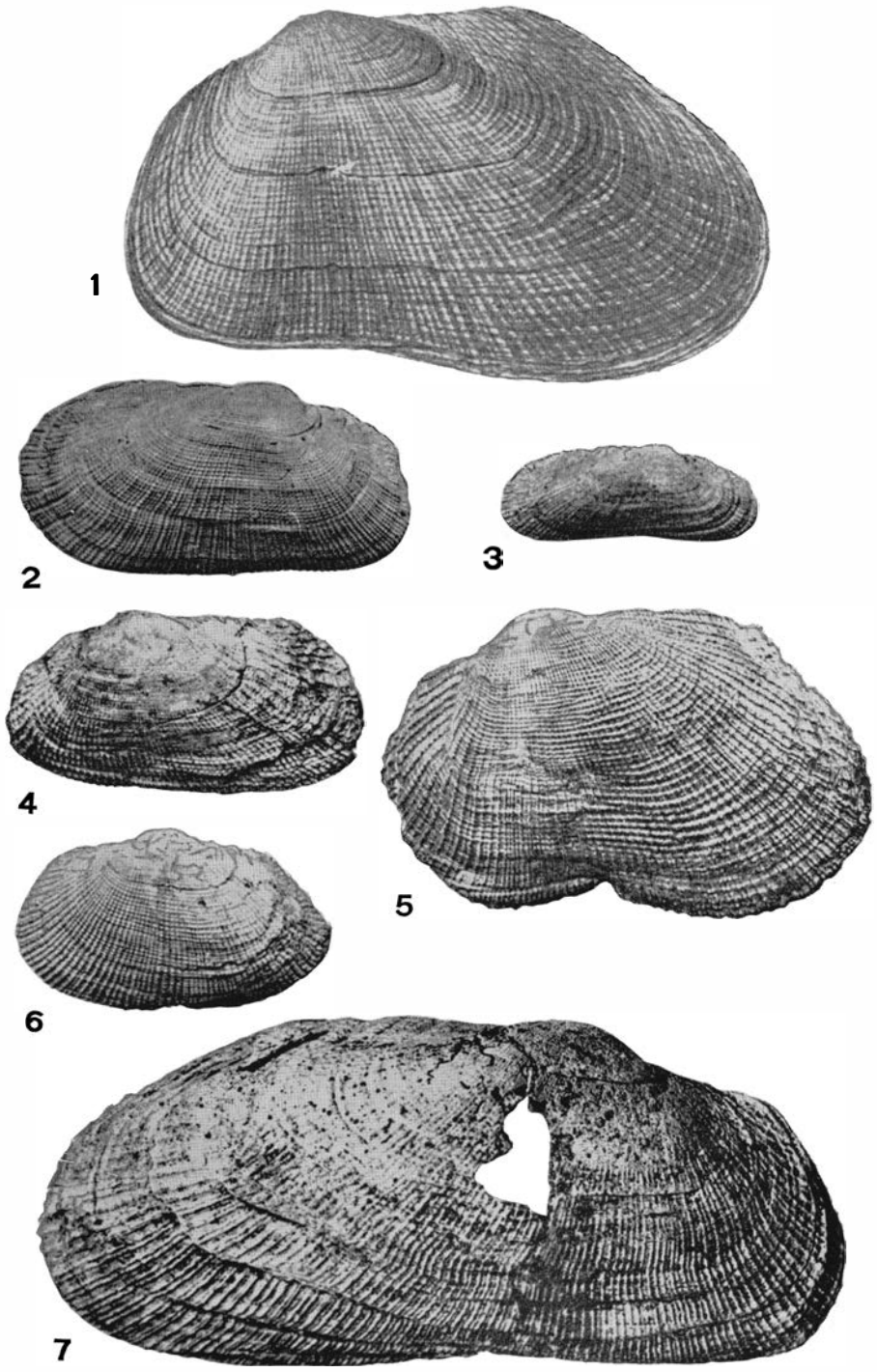
(Cossman u. Peyr 1912) Fig. 3: Barbatia barbata L var. elongata BDD rechte Klappe Helv. W. Frankreich.

(Cossman u. Peyr 1912) Fig. 4: Barbatia variabilis May linke Klappe Aquit. W. Frankreich.

(Cossman u. Peyr 1912) Fig. 5: Barbatia variabilis May linke Klappe Aquit. W. Frankreich.

(Cossman u. Peyr 1912) Fig. 6: Barbatia variabilis May rechte Klappe Aquit. W. Frankreich.

(Cossman u. Peyr 1912) Fig. 7: Barbatia subhelbingi D'Orb rechte Klappe Helv. W. Frankreich.


1
2
3
4
5
6
7

Tafel 20

(Kautsky 1936) Fig. 1: Venus vindobonensis May linke Klappe Helv. Österreich.

(Hörnes 1870) Fig. 2: Venus vindobonensis May rechte Klappe Helv. Österreich.

(Hörnes 1870) Fig. 3: Venus vindobonensis May Schalen von oben Helv. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 4: Erycina letochai Hörn (5,2x) linke Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 5: Erycina letochai Hörn (5,2x) linke Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 6: Erycina letochai Hörn (5,2x) rechte Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 7: Erycina letochai Hörn (5,2x) rechte Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 8: Lutetia nitida Reuss (6,7x) linke Klappe Tort. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 9: Lutetia nitida Reuss (6,7x) linke Klappe Tort. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 10: Lutetia nitida Reuss (6,7x) rechte Klappe Tort. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 11: Lutetia nitida Reuss (6,7x) rechte Klappe Tort. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 12: Kellyella miliaris Phil (9,6x) linke Klappe Tort. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 13: Kellyella miliaris Phil (9,6x) linke Klappe Tort. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 14: Mysella bidentata Mont (9,6x) rechte Klappe Tort. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 15: Mysella bidentata Mont (9,6x) rechte Klappe Tort. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 16: Mysella modioliformis Kauts (5,9x) rechte Klappe Helv. Österreich.

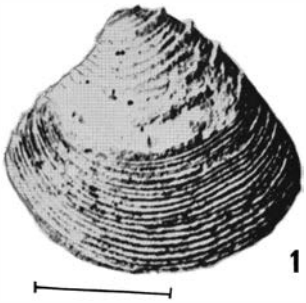
(Kautsky 1939) Fig. 17: Mysella modioliformis Kauts (5,9x) rechte Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 18: Erycina backlundi Kauts (3,1x) rechte Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 19: Erycina backlundi Kauts (3,1x) rechte Klappe Helv. Österreich.

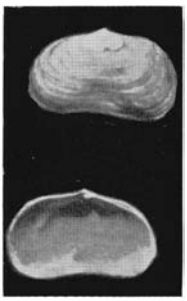
(Kautsky 1939) Fig. 20: Erycina piai Kauts (3,4x) rechte Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1939) Fig. 21: Erycina piai Kauts (3,4x) rechte Klappe Helv. Österreich.


1

2

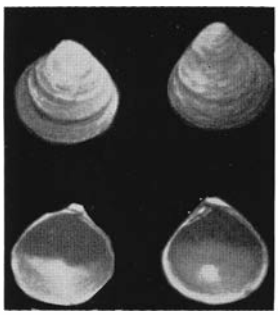
3


4

5

6

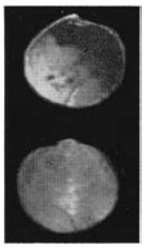
7


8

9

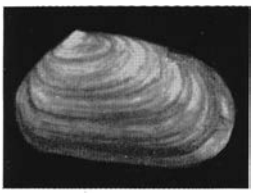
10

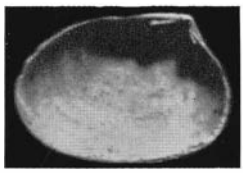
11

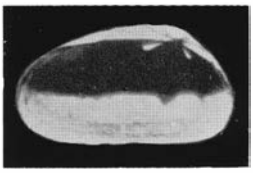

12

13

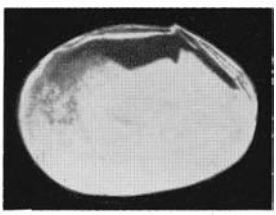
14


16

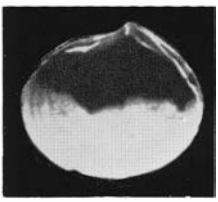

15


17

18


19

20


21

Tafel 21

(Kautsky 1936) Fig. 1: Venerupis geographica Gmel rechte Klappe rezent Mittelmeer.

(Kautsky 1936) Fig. 2: Venerupis geographica Gmel rechte Klappe rezent Mittelmeer.

(Kautsky 1936) Fig. 3: Venerupis geographica Gmel (= saxicola Sandri) rechte Klappe rezent Mittelmeer.

(Kautsky 1936) Fig. 4: Venerupis geographica Gmel (= saxicola Sandri) rechte Klappe rezent Mittelmeer.

(Kautsky 1936) Fig. 5: Catelysia trauthi Kauts rechte Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1936) Fig. 6: Catelysia trauthi Kauts rechte Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1936) Fig. 7: Catelysia miogrundensis Sacc rechte Klappe Helv. Österreich.

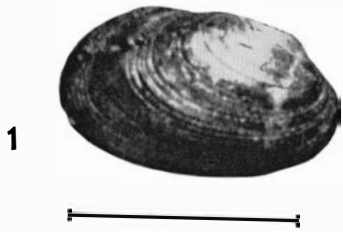
(Kautsky 1936) Fig. 8: Catelysia miogrundensis Sacc rechte Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1929a) Fig. 9: Gomphomarcia abeli Kautsrechte Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1929a) Fig. 10: Gomphomarcia abeli Kauts rechte Klappe Helv. Österreich.

(Kautsky 1929a) Fig. 11: Gomphomarcia abeli Kauts linke Klappe Helv. Österreich.

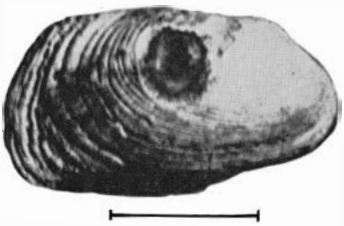
(Kautsky 1929a) Fig. 12: Gomphomarcia abeli Kauts linke Klappe Helv. Österreich.

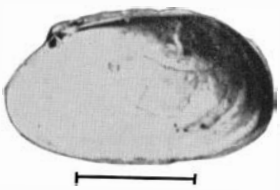

1

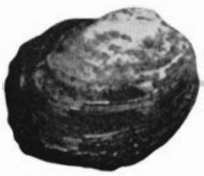
2

3

4


5


6


7

8

9

10

11

12

TAFEL 22

(SACCO 1900) Fig. 1: Dosinia exoleta L rechte Klappe Pliocaen Italien.

(SACCO 1900) Fig. 2: Dosinia exoleta L (orbicularis Ag) rechte Klappe Pliocaen Italien.

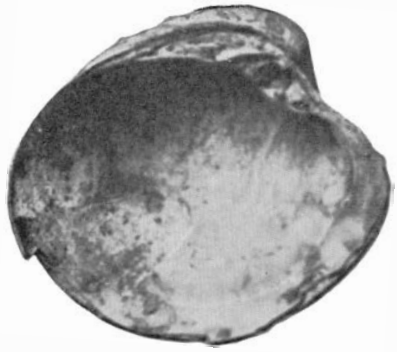
1

2

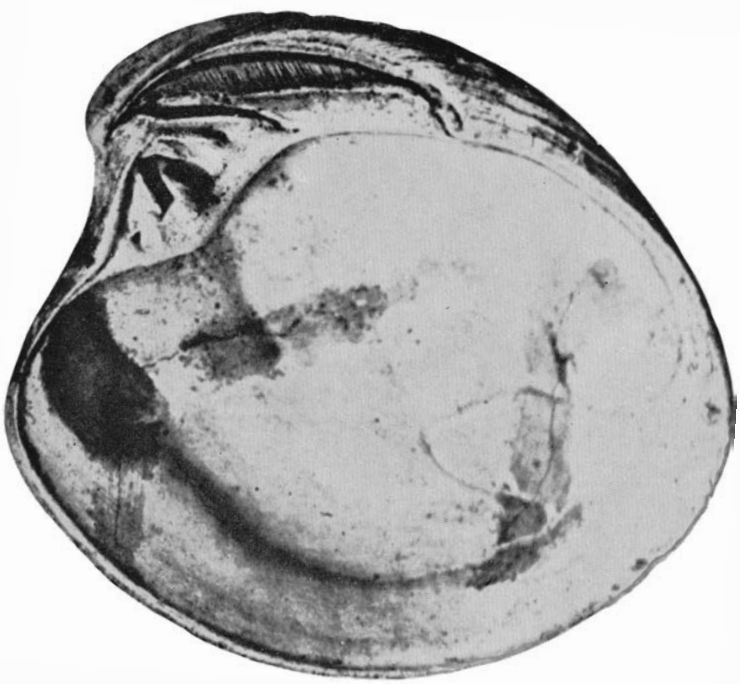
Tafel 23

(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 1: Cordiopsis incrassata Sow linke Klappe Aquit. Frankreich.

(Kautsky 1936) Fig. 2: Cordiopsis schafferi Kauts rechte Klappe Burd. Österreich.



1

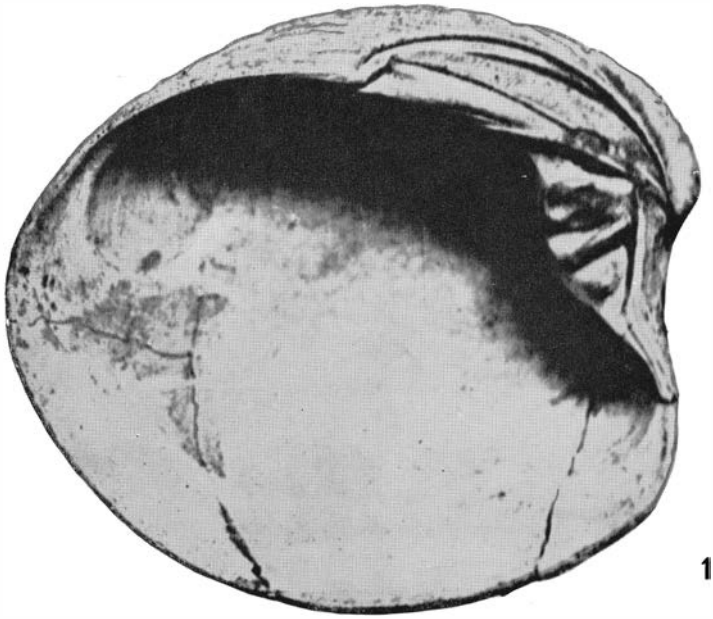


2

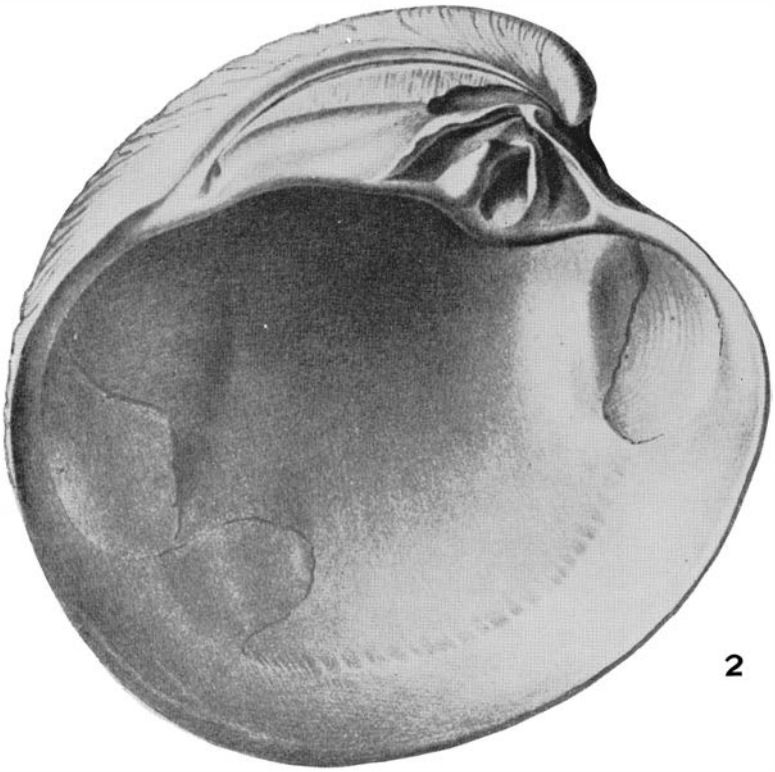
Tafel 24

(Kautsky 1936) Fig. 1: Cordiopsis schafferi Kauts linke Klappe Burd. Österreich.

(Hörnes 1870) Fig. 2: Cordiopsis gigas Lamk linke Klappe Tort. Österreich.



1

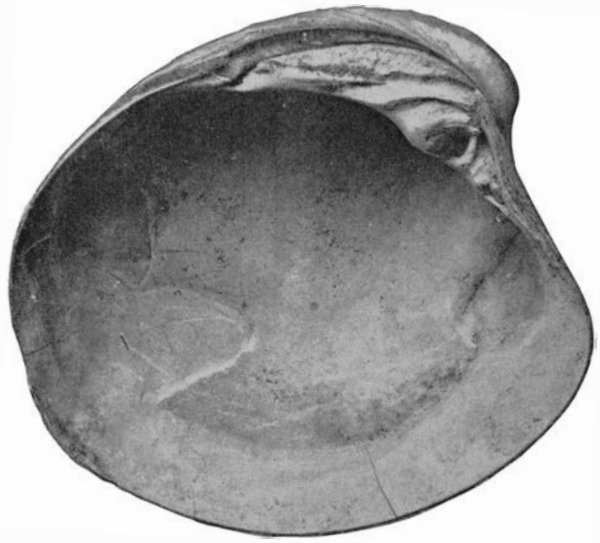


2

Tafel 25

(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 1: Cordiopsis intercalaris Cossm u. Peyr linke Klappe Burd. W. Frankreich.

(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 2: Cordiopsis intercalaris Cossm u. Peyr rechte Klappe Burd. W. Frankreich.



1

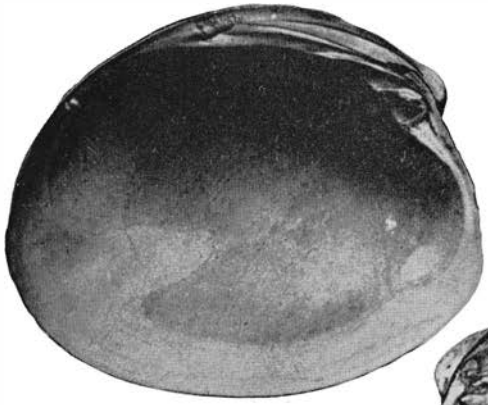
2

Tafel 26

(Sacco 1900) Fig. 1: Cordiopsis brocchii Desh linke Klappe Ob.Plioc. Italien.

(Sacco 1900) Fig. 2: Cordiopsis brocchii Desh rechte Klappe Ob. Plioc.Italien.

(Kautsky 1925a) Fig. 3: Cordiopsis flexicostulata Kauts rechte Klappe Helv. N. Deutschland.



1

2

3

Tafel 27

(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 1: Cordiopsis incrassata Sow rechte Klappe Aquit. W. Frankreich.

(Kautsky 1936) Fig. 2: Cordiopsis incrassata Sow rechte Klappe Burd. Österreich.

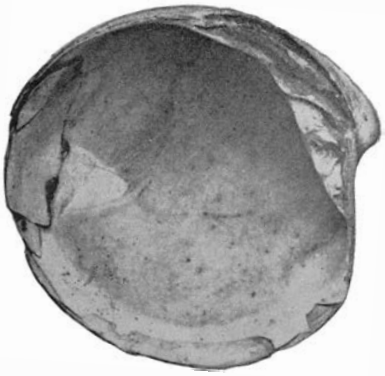
(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 3: Cordiopsis islandicoides Lamk linke Klappe Tort. W. Frankreich.

(Sacco 1900) Fig. 4: Cordiopsis islandicoides Lamk linke Klappe Unt. Plioc. Italien.

(Cossman u. Peyr 1910) Fig. 5: Cordiopsis islandicoides Lamk rechte Klappe Tort. W. Frankreich.

1

2



3

4

5

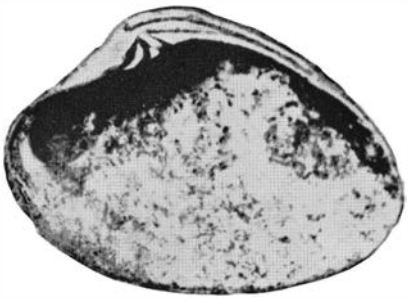
Tafel 28

(Kautsky 1936) Fig. 1: Paphia sallomacensis Fisch rechte Klappe Helvet Österreich.

(Kautsky 1936) Fig. 2: Paphia subcarinata Schaff rechte Klappe Helvet Österreich.

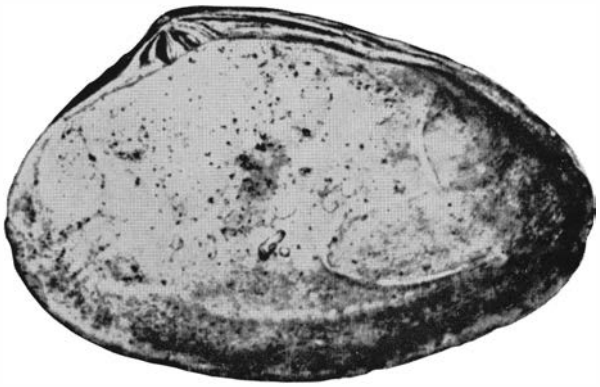
(Kautsky 1936) Fig. 3: Paphia benoisti Cossm u. Peyr rechte Klappe Helvet Österreich.

(Kautsky 1936) Fig. 4: Paphia waldmanni Kauts rechte Klappe Torton Österreich.

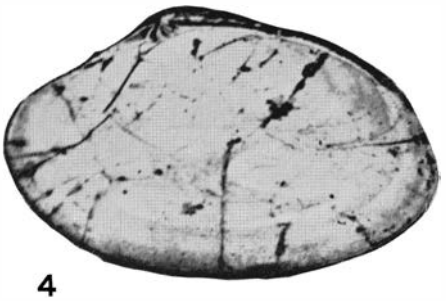


1

2



3



4

N:o 580 GORBATSCHEV, R., Dolerites of the Eskilstuna region. 1961. 3,50
» 581 KAUTSKY, FRITZ, Phylogenetische Studien an fossilen Invertebraten. Mit 28 Tafeln. With an English summary. 1962 40,00
» 582 LUNDEGÅRDH, PER H., The petrology of the Parteboda tunnel east of Ånge, Central Sweden. 1962 2,00
» 583 LUNDQVIST, J., Patterned ground and related frost phenomena in Sweden. 1962 8,00
» 584 ASKLUND, B., The extension of the Serv Nappe in the Scandinavian Mountain Chain. 1961. 2,50

Årsbok 56 (1962)

» 586 TEGENGREN, F., Vassbo blymalmsfyndighet i Idre och dess geologiska inramning. Summary: The Vassbo lead ore deposit in Idre, Western Sweden. Med en plansch. 1962. 12,00
» 587 STÅLHÖS, GÖRAN, Nya synpunkter på sörmlandsgnejsernas geologi. Med särskild hänsyn till Stockholmstrakten. Summary: Aspects of the Sörmland Gneisses in Eastern Sweden. Med en plansch. 1962 15,00

Ser. Ba. Översiktskartor (Survey maps)

N:o 16 Karta över Sveriges berggrund. (Pre-Quaternary rocks of Sweden.) Skala 1 : 1 milj. Sammanställd av N. H. MAGNUSSON m. fl. 1958. Karta i tre blad. (Map in three sheets; each 15 Sw. cr.) Pris per blad 15,00
Description to this map in English by N. H. MAGNUSSON, P. THORSLUND, F. BROTZEN, B. ASKLUND, and O. KULLING. 1960 15,00
» 17 Karta över Sveriges jordarter. (Quaternary deposits of Sweden.) Skala 1 : 1 milj. Sammanställd av G. LUNDQVIST 1958. Karta i tre blad. (Map in three sheets; each 15 Sw. cr.) Pris per blad 15,00
Beskrivning till Jordartskarta över Sverige. Av G. LUNDQVIST 1958 . . . 5,00
Description to accompany the Map of the Quaternary deposits of Sweden. By G. LUNDQVIST 1959 5,00
» 18 Karta över landisens avsmältning och högsta kustlinjen i Sverige. (The deglaciation and the highest shore-line in Sweden.) Skala 1:1 milj. Utarbetad av G. LUNDQVIST 1961. Karta i tre blad. (Map in three sheets; each 15 Sw. cr.) Pris per blad 15,00
Beskrivning till Karta över landisens avsmältning och högsta kustlinjen i Sverige. Summary: Outline of the deglaciation in Sweden. Av G. LUNDQVIST 1961 10,00
» 20 Jordartskarta över Götaälvdalen. (Quaternary deposits in the Göta älv valley.) Skala 1 : 20 000. Av B. JÄRNEFORS 1959. Karta i tre blad. (Map in three sheets; each 11 Sw. cr.) Pris per blad 11,00
» 21 Beskrivning till karta över berggrunden inom Västerbottens fjällområde. Av P. QUENSEL. Zusammenfassung: Beschreibung zur geologischen Karte über das Hochgebirge Västerbottens, Nordschweden. Karta i skalan 1 : 200 000. 1960 10,00

Ser. Ca.

N:o 38 LUNDQVIST, J., Beskrivning till jordartskarta över Värmlands län. (Quaternary deposits of the county of Värmland.) Karta i skala 1 : 200 000. 1958. Beskrivning med karta (Text with map) 65,00
Karta i två blad. (Map in two sheets) 30,00
» 39 FROMM, E., Jordartskarta över Norrbottens län nedanför lappmarksgränsen. (Quaternary deposits of the Southern part of the Norrbotten County.) Karta i två blad i skala 1:200 000. (Map in two sheets.) 1961 40,00
» 41 ÖDMAN, O. H., Beskrivning till berggrundskarta över urberget i Norrbottens län. English summary: Description to map of the Pre-Cambrian rocks of the Norrbotten County, N. Sweden, excl. the Caledonian mountain range. Karta i skala 1 : 400 000. 1957. Beskrivning med karta. (Text with map) 45,00
Karta i två blad. (Map in two sheets) 20,00

Meddelanden i stencil

N:o 4 STÅLHÖS, G., Bidrag till kännedomen om den radioaktiva strålningens fördelning inom den svenska berggrunden. Summary: Contribution to the knowledge of the distribution of the radioactivity in the bedrock of Sweden. 1960. 3,00

21. International Geological Congress — Excursions in Sweden

Excursion nr	Guide-book	Price	Excursion nr	Guide-book	Price
C 15	a	5.00	A 25-C 20	g	6.00
A 20	b	6.00	A 26-C 21	h	6.00
A 21-C 18	c	2.00	A 27-C 22	i	5.00
A 22-C 17	d	8.00	A 28-C 23	j	4.00
A 23-C 16	e	6.00	A 32-C 26	k	5.00
A 24-C 19	f	6.00	C 27	l	4.00
Complete set					63.00

Pris 40 kronor

Distribueras genom

Generalstabens Litografiska Anstalts Förlag, Vasagatan 16, Stockholm 1

KUNGL. BOKTR. STHLM 1962

PRINTED IN SWEDEN