

Der Großablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung

Von

Dr. Arno Hermann Müller

Professor der Paläontologie an der Universität Jena

Mit 25 Abbildungen im Text



VEB GUSTAV FISCHER VERLAG · JENA

1955

Der Großablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung

Von

Dr. Arno Hermann Müller

Professor der Paläontologie an der Universität Jena

Mit 25 Abbildungen im Text



VEB GUSTAV FISCHER VERLAG · JENA

1955

Alle Rechte vorbehalten

Copyright 1955 by VEB Gustav Fischer Verlag, Jena

Lizenznummer 261 215/76/55

Satz und Druck: Buchdruckerei F. Mitzlaff KG., Rudolstadt i. Thür. V/14/7 (666)

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung	1
B. Allgemeine Bemerkungen zur Methodik	2
C. Einzelbetrachtung verschiedener Tiergruppen	6
1. Die Trilobiten	6
2. Die <i>Nautiloidea</i>	10
3. Die <i>Ammonoidea</i>	16
4. Die Brachiopoden	21
5. Die Foraminiferen	25
6. Die <i>Echinoidea</i>	27
7. Die Fische im weiteren Sinne	28
8. Die Amphibien	32
9. Die Reptilien	35
10. Die Säugetiere	37
11. Die Wirbeltiere insgesamt	39
D. Die verschiedenen Ablaufformen der stammesgeschichtlichen Großentwicklung . .	39
E. Über die mutmaßlichen Faktoren, welche den Großablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung lenken	42
F. Welche Aussagen ergeben sich über die künftige stammesgeschichtliche Entwicklung?	45
G. Zusammenfassung	47
H. Literaturverzeichnis	48

A. Einleitung

Experimentelle Phylogenetik und Paläontologie bemühen sich in zunehmendem Maße, die stammesgeschichtlichen Abläufe und Erscheinungen in ihren verschiedenen Ausbildungsformen verstehen zu lernen. Dabei hat die Phylogenetik während der letzten Jahrzehnte ein derart großes Tatsachenmaterial angesammelt, daß sie als die wesentlichste Grundlage aller biologischen Betrachtungen bezeichnet werden muß. So besitzt die moderne Biologie z. B. bereits ein wohlbegründetes Bild von den Vorgängen, die zur Rassen- und Artbildung führen. Aber auch die Paläontologie hat viel Material beigetragen, das jetzt einer vertieften, kausalen Fragestellung offensteht und auch weiterhin zahlreiche Erkenntnisse verspricht. Trotzdem existiert heute noch keine allgemeine Theorie der Evolution, d. h. eine Theorie, in welcher sowohl die Befunde der Evolutionsgenetik als auch der Paläontologie gleichmäßig berücksichtigt sind. Wichtige Ansätze, die dem Ziel zum Teil schon recht nahe kommen, liegen allerdings vor. So bringt G. G. SIMPSON (1947) eine besondere Auffassung des Selektionsmechanismus und kombiniert Tatsachen sowie theoretische Ableitungen aus allen Zweigen der Biologie und der Paläontologie. Ähnliche Wege beschreitet B. RENSCH (1947, 1953). Zum anderen geht O. H. SCHINDEWOLF (1947) von der Systematik aus und nimmt dabei sukzessive auf Populationsgenetik und Paläontologie Bezug.

Eine der Voraussetzungen für die Aufstellung einer allgemeinen Theorie der Evolution besteht darin, daß man sich Klarheit über den Großablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung bei den verschiedenen Organismengruppen verschafft. In der Literatur findet man hierüber verständlicherweise bis in die jüngste Zeit hinein nur wenige Angaben; denn die Ausgangsbasis war und ist z. T. auch heute noch bei den meisten Gruppen recht unsicher. Dabei wurden Einzelfälle, welche bereits eine entsprechende Bearbeitung gefunden haben, von ihren Autoren verallgemeinert und zur Grundlage entwicklungsgeschichtlicher Hypothesen gemacht, falls es sich nicht überhaupt nur um sehr allgemein gehaltene, mitunter sogar rein gefühlsmäßige Betrachtungen gehandelt hat. Aber all diese Untersuchungen besitzen trotz der Mängel, die ihnen anhaften, ein großes Interesse. Sie stellen Zwischenbilanzen — wenn auch mehr oder weniger gute — dar, welche die weitere Arbeit richtunggebend zu beeinflussen vermögen und mithelfen, verworrene Vorstellungen zu klären.

Erst neuerdings wurden entsprechende Arbeiten auf breiterer Basis durch G. A. COOPER, R. C. MOORE, N. D. NEWELL, G. G. SIMPSON und A. WILLIAMS ausgeführt und im Bd. 26 des *Journal of Paleontology* (1952) veröffentlicht. Von diesen Autoren untersuchten G. G. SIMPSON und N. D. NEWELL mehrere Klassen der Vertebraten und Invertebraten, indem sie vor allem die stratigraphische Verteilung der Familien und Gattungen darstellten. Sie ermittelten für die einzelnen Formationen Faktoren, die sich ergeben, wenn man die Zahl der in ihnen nachgewiesenen Familien, Gattungen usw. durch die Gesamtdauer der betreffenden Zeitabschnitte (in Millionen Jahren) dividiert. Eine ähnliche Arbeit von R. C. MOORE (1952), bei welcher die Zahl der bisher nachgewiesenen Arten im Rahmen der Familien, unter Berücksichtigung ihrer geographischen Verbreitung, betrachtet wurde, beschäftigt sich mit den Crinoiden. Es dürfte nun von Interesse sein, der Frage nach dem Großablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung auch von einem anderen Gesichtspunkt und mit einer anderen Methode nachzugehen. Dabei wären vor allem zwei Fragen einheitlich und unter Zurendelegung eines größeren Materials zu behandeln:

1. Wie vollzieht sich — möglichst exakt und quantitativ gesehen — der Großablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung bei den Tiergruppen, die fossil durch ausreichendes Material belegt sind, und welche Gesetzmäßigkeiten lassen sich dabei vor allem im Hinblick auf die Phasenhaftigkeit der Evolution erkennen?
2. Welche Veränderungen zeigt die durchschnittliche Lebensdauer bestimmter systematischer Kategorien im Verlauf der Stammesgeschichte?

Dabei ist zu beachten, daß Phylogenetik, wenigstens so weit es sich um Fossilien handelt, immer einen hypothetischen Charakter tragen wird.

B. Allgemeine Bemerkungen zur Methodik

Als erstes ist die Frage zu klären, auf welche Weise diese Zusammenhänge am günstigsten sichtbar gemacht werden können. Hierbei ergeben sich folgende Überlegungen:

a) Da es sich in der Phylogenetik um historische Probleme handelt, spielt der Zeitfaktor eine ausschlaggebende Rolle. Durch Einbeziehung absoluter Zeitzahlen wird, wie vor allem G. G. SIMPSON (1944, 1947, 1949), F. E. ZEUNER (1946 a—c) und O. H. SCHINDEWOLF (1950 b) an Hand erster Beispiele zeigen konnten, die Entwicklungsgeschichte einer quantitativen Behandlung zugänglich. So ergeben sich, wenn auch nur angenähert und größenordnungsmäßig, begründete Vorstellungen über die Geschwindigkeit, mit welcher sich der stammesgeschichtliche Wandel bei den verschiedenen systematischen Kategorien vollzogen hat. Da derartige Untersuchungen erst in den Anfängen stehen, versprechen sie noch viele Er-

kenntnisse. Erschwerend fällt allerdings ins Gewicht, daß die absoluten Zeitangaben, die vor allem mit Hilfe radioaktiver Methoden gewonnen wurden, heute nur als relativ grobe Schätzungen zu betrachten sind. Nachstehend finden hauptsächlich die von A. HOLMES (1947) zusammengestellten Zeitzahlen Verwendung (Tab. 1).

Formationen	Beginn der Formationen vor der Gegenwart	Gesamtdauer der Formationen	Die Zeitzahlen, welche der vorstehenden Arbeit zugrunde gelegt wurden
Tertiär	58 (— 68)	58 (—68)	65
Kreide	127 (—140)	69 (—72)	70
Jura	152 (—167)	25 (—27)	30
Trias	182 (—196)	29 (—30)	30
Perm	203 (—320)	21 (—24)	25
Karbon	255 (—275)	52 (—55)	55
Devon	313 (—318)	43 (—58)	45
Gotlandium . . .	ca. 350	ca. 37	37
Ordovizium . . .	ca. 430	ca. 80	80
Kambrium	ca. 510	ca. 80	80

b) Als Grundlage für die durchzuführenden statistischen Erhebungen ist am besten die *Gattung* geeignet; denn sie stellt heute zweifellos die am einheitlichsten umgrenzte systematische Kategorie dar. Zudem ist sie ihrem Umfang nach nicht so unhandlich wie die Art sowie aus vielen Gruppen des Tierreiches mit genügender Sicherheit und Anzahl bekannt. Voraussetzung ist nur, daß zu enggefaßte Gattungen kritisch ausgemerzt werden. Dann sind die bestehenden Verschiedenheiten in der Fassung für den vorliegenden Zweck tragbar. Als Unterlage wurden außer zahlreichen Spezialarbeiten vor allem Sammelwerke benutzt, wie F. ROMAN (1938) für die jurassischen und kretazischen Ammoniten, A. S. ROMER (1953) für die Wirbeltiere, das *Traité de Paléontologie* von J. PIVETEAU, der Fossilkatalog usw. Gegen das Argument, daß noch viele Gattungen im Laufe der Zeit hinzukommen dürften, ist zu sagen, daß dies zweifellos bei den bisher vernachlässigten Tiergruppen zutreffen mag. Bei den im nachstehenden behandelten Beispielen ist aber der Neuzugang meist derartig gering geworden, daß keine nennenswerten Veränderungen der grundsätzlichen Dinge mehr zu erwarten sind. Es ist ohne weiteres möglich, heute eine Zwischenbilanz zu ziehen.

c) Als *Rahmen*, in dem die zahlenmäßige und zeitliche Verteilung der Gattungen unter Berücksichtigung ihrer mutmaßlichen Lebensdauer betrachtet werden sollen, ist wohl die *Klasse*, resp. in manchen Fällen die *Unterklasse* oder *Oberordnung* am besten geeignet.

Dann ergeben sich aus der Gesamtzahl der in einer bestimmten Zeiteinheit vorhandenen Gattungen gewisse Anhalte für das Wirken der endogenen und exogenen Faktoren, durch welche ständig die Gestaltung des Lebens verändert wird. Da weiterhin das Leben ein hierarchisches Gefüge darstellt und höhere Lebensgestalten sich jeweils aus niederen aufbauen (Zelle aus Molekülgruppen, Gewebe aus Zellen, Organe aus Geweben, ferner Symbiosen, Biozönosen, Staaten aus Einzelindividuen usw.) und außer ihrem räumlichen auch ein zeitliches Gefüge zeigen, kann man letzten Endes auch Klassen, Unterklassen, Oberordnungen usw. bis zu einem gewissen Grade als Lebensgestalten höherer Ordnung betrachten.

So wurde, um den Grob Ablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung darstellen zu können, von verschiedenen Klassen, Unterklassen resp. Oberordnungen solcher Tiergruppen, die fossil reich und weitgehend lückenlos belegt sind, eine möglichst große Zahl der in verschiedenen Zeitabschnitten vorhandenen Gattungen bestimmt. Die Zeitabschnitte umfassen durchschnittlich 15—18 Millionen Jahre. Kleine Differenzen ergeben sich durch die Lage der Formationsgrenzen. Die so gewonnenen Zahlen wurden (vgl. etwa Abb. 1) in halbschematischen Schaubildern ausgewertet, welche vertikal die absoluten Zeitverhältnisse, waagrecht die Zahl der jeweils an der betreffenden Stelle betrachteten Gattungen zeigen. Will man diese Zahlen rückläufig ermitteln, so mißt man mit Hilfe des Maßstabes, der den Abbildungen beigegeben ist, horizontal die Breite der Figur an der gewünschten Stelle. In Abb. 1 erhält man z. B. zwischen den eingezeichneten Punkten A und B eine Gesamtzahl von ca. 140 Gattungen. — Die zweiseitige und halbschematische Darstellung wurde gewählt, um den stammbaumähnlichen Charakter der Bilder deutlicher hervortreten zu lassen und die Anschaulichkeit zu erhöhen. Das Quartär fand meist keine Berücksichtigung.

d) Die absolute Lebensdauer einer Gattung kann nur in den wenigsten Fällen mit ausreichender Sicherheit bestimmt werden, da die auf radioaktiven Methoden beruhenden Zeitangaben viel zu grob sind. Will man aber trotzdem die Lebensdauer der Gattungen berücksichtigen und die Fehlergrenzen eng gestalten, so müssen Lebensdauer-Gruppen unterschieden werden, die möglichst weite Zeiträume umfassen. Als günstigster Wert wurden 30 Mill. Jahre angenommen, so daß im allgemeinen jeweils Gruppen unterschieden werden können, die eine Lebensdauer bis zu 30 Millionen, 30—60, 60—90 Millionen Jahre usw. aufweisen. Nur bei Kategorien mit zahlreichen kurzlebigen Gattungen (z. B. *Ammonoidea*, Säugetiere) macht sich eine Verengung des Zeitraumes auf 15 Mill. Jahre notwendig.

In viele der nachfolgenden Abbildungen wurde auf dieser Grundlage die zahlenmäßige und zeitliche Verteilung der Gattungen summarisch eingetragen. Will man also rückläufig den Anteil der verschiedenen Lebensdauer-Gruppen an irgendeiner Stelle ermitteln, so bestimmt man dort mit Hilfe des Maßstabes die Gesamtbreite der mit gleicher Signatur (entsprechend den Lebensdauer-Gruppen) bedeckten und von der horizontalen

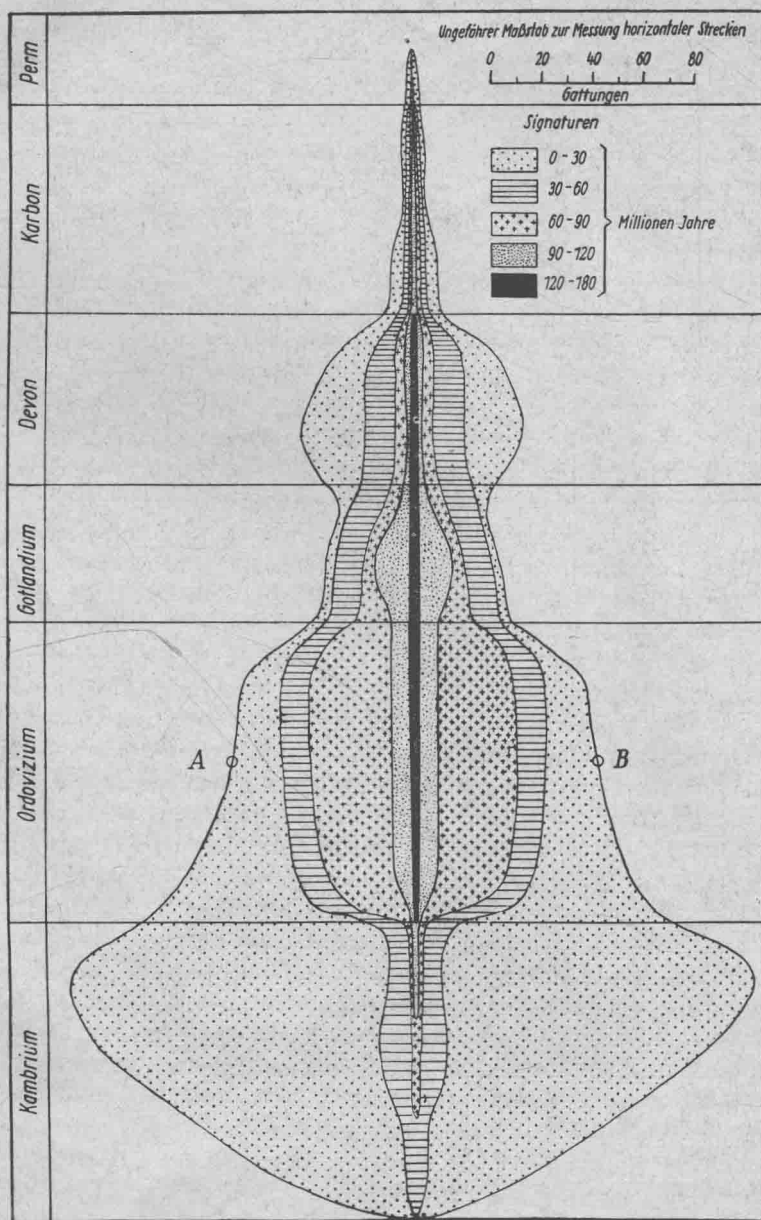


Abb. 1. Halbschematisches Schaubild, das die ungefähre zahlenmäßige und zeitliche Verteilung von 996 Trilobitengattungen unter Berücksichtigung der mutmaßlichen Lebensdauer zeigt. Messungen sind an der gewünschten Stelle mit Hilfe des oben angegebenen Maßstabes in der Horizontalen derart vorzunehmen, daß die Gesamtbreite der mit gleicher Signatur bedeckten Flächen bestimmt wird. — Beispiel: Die Messung zwischen den Punkten A und B im Mittl. Ordovizium ergibt eine Gesamtzahl von 143 Gattungen. Von diesen zeigen 41 eine ungefähre Lebensdauer bis 30 Mill. Jahre, 22 eine solche von 30—60 Mill., 62 von 60—90 Mill., 14 von 90—120 und 4 von 120—180 Mill. — Als Grundlage dienen vor allem Angaben bei P. HUPÉ (1953) und R. & E. RICHTER.

Meßlinie geschnittenen Flächen. In Abb. 1 ergibt z. B. eine Messung zwischen den Punkten A und B bei einer Gesamtzahl von 143 Gattungen 41 Gattungen mit einer Lebensdauer bis 30 Mill., 22 mit einer solchen von 30—60, 62 von 60—90, 14 von 90—120 und 4 von 120—180 Millionen Jahren.

e) Zu beachten ist die genaue Lage und Dauer der Zeiten, in welchen es zur Herausbildung besonders großer Formenfülle kommt (Phasen und Perioden der Virenz). Nachzuspüren ist auch den eventuell auftretenden Gesetzmäßigkeiten, mit welchen Riesenformen im Großablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung auftreten, sofern sie als Endglieder typolytischer Entwicklungsreihen und somit als Ausdruck phyletischer Größenzunahme betrachtet werden müssen.

Unter Berücksichtigung dieser Punkte wurde nachstehend eine ganze Anzahl verschiedener Klassen und Unterklassen analysiert. Dabei stehen die Gruppen an erster Stelle, deren Stammesgeschichte heute völlig oder nahezu abgeschlossen ist. Sie wurden deshalb eingehend besprochen. Dafür gestatten die anderen Gruppen gewisse Aussagen über die künftige stammesgeschichtliche Entwicklung, worauf in einem späteren Kapitel besonders eingegangen werden soll.

Bei der Beurteilung der Ergebnisse sind weitere Fehlerquellen zu berücksichtigen, von denen zweifellos manche die Statistiken und graphischen Darstellungen beeinflußt haben. Dies gilt z. B. für die biologisch und geologisch bedingten Kenntnislücken. Doch möchte ich sie bei den betrachteten Gruppen für relativ gering einschätzen und mich weitgehend den Argumenten anschließen, die O. H. SCHINDEWOLF (1950 a, 1952) vorbringt. Schwerwiegender sind wohl die Mängel, die sich gelegentlich bei der Abgrenzung einzelner Formationen sowie ihrer Unterglieder ergeben und auf welche z. B. C. L. CAMP (1952) eingegangen ist. Hinsichtlich sonstiger Fehlerquellen und der Einschränkungen, die aus diesen resultieren, sei auf N. D. NEWELL (1952), G. G. SIMPSON (1952) und die Diskussionsbemerkungen verwiesen, welche sich im Heft 3 des *Journal of Paleontology*, Bd. 26 (1952) finden.

C. Einzelbetrachtung verschiedener Tiergruppen

1. Die Trilobiten

Die Trilobiten nehmen wohl, ähnlich wie die Cheliceraten und die Crustaceen, ihren Ursprung bei den Proarthropoden. Über den Zeitraum dieser Abzweigung ist aber nichts Genauereres bekannt. Man weiß lediglich (Abb. 1), daß die Trilobiten nach einigen jungalgonkischen Vorläufern im Unt. Kambrium \pm plötzlich mit einer ganzen Reihe von Gattungen in Erscheinung treten, deren Zahl dann im Verlauf des Kambrium rasch zunimmt, um im Ob. Kambrium das absolute Maximum der Entwicklung zu erreichen. Von da ab vollzieht sich bis in das Gotlandium ein allmäh-

licher, aber deutlicher Rückgang. Erst im Devon vergrößert sich die Zahl der Gattungen wieder, so daß ein zweites, aber viel schwächeres Maximum entsteht. Der dann erneut einsetzende Rückgang führt rasch zum definitiven und nachkommenlosen Erlöschen im Mittl. Perm.

Insgesamt lassen sich also bei den Trilobiten zwei Phasen der Virenz unterscheiden. Eine erste, stärkere, erstreckt sich vom Unt. Kambrium bis zum Ende des Ordovizium (ca. 160 Mill. Jahre). Die zweite, wesentlich schwächere, ist auf das Devon (ca. 45 Mill. Jahre) beschränkt.

Betrachtet man die Verteilung der einzelnen Lebensdauer-Gruppen, so finden sich die Gattungen, welche zwischen 120 und 160 Millionen Jahre alt wurden, lediglich in der Zeit vom Unt. Ordovizium bis Ob. Devon (z. B. *Otarion*, Ordovizium—Ob. Devon; *Scutellum*, Ordovizium—Mittl. Devon). Ihr Bereich bildet also etwa den Kern der Abb. 1. — Etwas früher setzt die nächste Gruppe mit einer Lebensdauer zwischen 90 und 120 Millionen Jahren ein. Sie erscheint erstmals im Ob. Kambrium, hält sich etwa bis zur Karbon—Perm-Grenze und zeigt ein deutliches Maximum im Gotlandium.

Die nächste Gruppe umfaßt alle die Gattungen, welche eine Lebensdauer zwischen 60 und 90 Millionen aufweisen. Sie beginnt schon im Mittl. Kambrium, erreicht ein sehr starkes Maximum während des Ordovizium und klingt dann allmählich bis zum Mittl. Perm aus. Die Formen mit einer Lebensdauer zwischen 30 und 60 Millionen Jahren zeigen sich noch etwas früher, und zwar bereits im Unt. Kambrium. Interessanterweise liegt ihr Maximum, wenn es auch nicht sehr deutlich ist, ebenfalls wieder etwas früher als das der vorhergehenden Gruppe, im Mittl. Kambrium. Die Formen mit einer Lebensdauer bis zu 30 Millionen Jahren verhalten sich schließlich etwas unabhängig von der bisherigen Tendenz und bilden die bereits besprochenen Maxima der stammesgeschichtlichen Entwicklung im großen. Es sind dies einmal das Hauptmaximum im Ob. Kambrium, zum anderen das schwächere Maximum im Mittl. Devon.

Ganz allgemein kann man also sagen, daß sich die verschiedenen Lebensdauer-Gruppen in ganz bestimmter Weise dem stammesgeschichtlichen Großablauf einpassen. Sie treten mit steigender Lebensdauer sukzessiv in Erscheinung. Das gleiche gilt für ihre Maxima. Während zu Beginn der Entwicklung die Gruppen mit der kürzesten Lebensdauer überwiegen, zeigen sich nach oben hin zunehmend langlebigere Formen. Lediglich der letzte Abschnitt, der kurz vor dem Aussterben liegt, verhält sich etwas anders. Hier vollzieht sich nach der zweiten Phase eine gewisse „Verjüngung“.

Und nun zur Frage, ob die bei den Trilobiten auftretenden Riesenformen eine bestimmte und gesetzmäßige Bindung an den phasenhaften Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung zeigen.

Phyletische Größenzunahme ist nicht sonderlich charakteristisch für die Arthropoden. Sie tritt hier selten offen zutage und läßt sich meist nur statistisch sicher erfassen. Bei den Trilobiten kommt sie deutlich vor allem

bei den *Ptychopariidae*, *Redlichoidae*, *Asaphidae*, *Lichadiidae*, *Dalmanitidae* und *Homalonotidae* vor. Dem Unt. Kambrium fehlen sehr große Trilobiten anscheinend völlig, aber auch im Mittl. und Ob. Kambrium

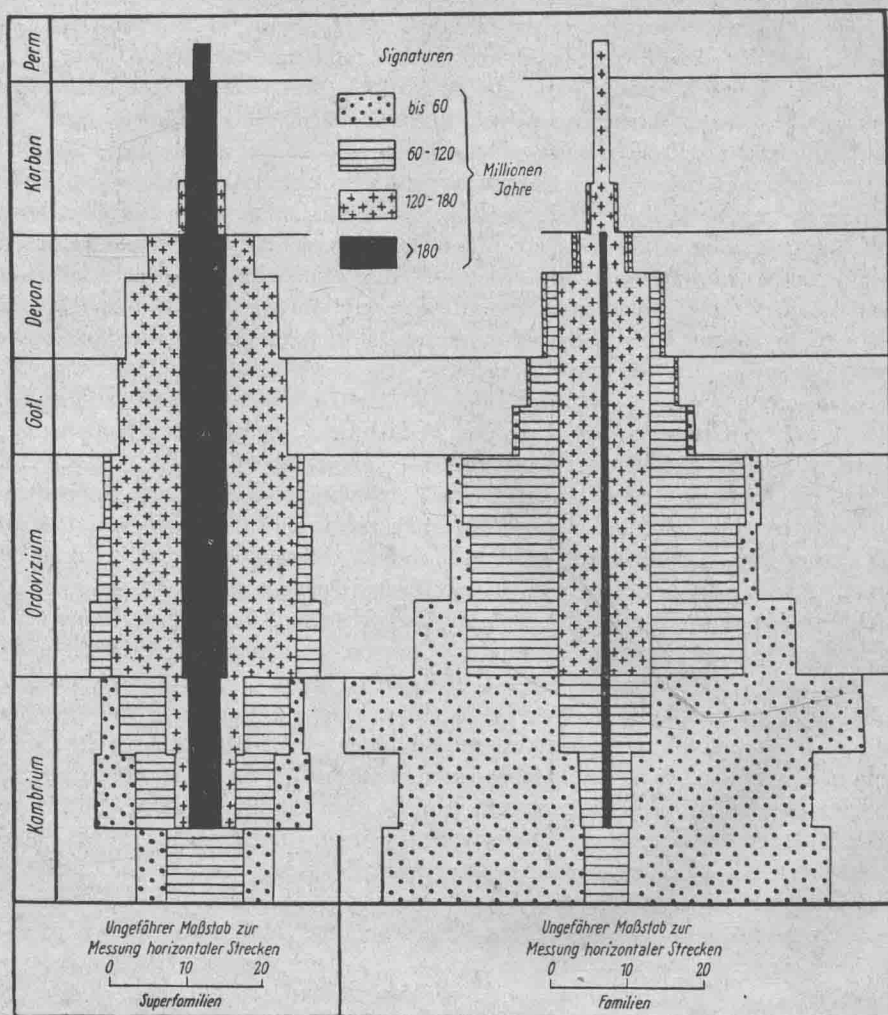


Abb. 2. A. Schaubild, das die ungefähre zahlenmäßige und zeitliche Verteilung von 24 Oberfamilien der Trilobiten unter Berücksichtigung ihrer mutmaßlichen Lebensdauer zeigt. — B. desgl. für 43 Familien der Trilobiten.

sind sie weit seltener als etwa im Ordovizium und Devon. Doch findet sich mit *Paradoxides harlani*, der bis 45 cm lang wird, schon im Mittl. Kambrium ein ganz respektable Vertreter. Der größte bisher bekannte Trilobit

ist aber *Uralichas riberoi* aus dem Mittl. Ordovizium. Er gehört zu den *Lichadidae* und erreicht eine Länge von 75 cm. Eine Bindung an das Maximum der ersten Phase ist also nicht zu erkennen, sondern lediglich die Tatsache, daß der größte bekannte Trilobit in der ersten und stärksten Phase auftritt. Die zweitgrößte Form dürfte *Terataspis grandis* aus dem Mittl. Devon sein. Sie wird bis 60 cm lang und gehört ebenfalls zu den *Lichadidae*. Da sie im Maximum der zweiten Phase erscheint, besteht die Möglichkeit, daß auch darin die allmählich nachlassende Gestaltungskraft der alternden und schließlich erlöschenden Gruppe einen Ausdruck findet.

Die hier als Klasse der *Antennata* aufgefaßten Trilobiten werden nach O. JAEKEL (1909) in zwei Gruppen gegliedert, denen man den Rang von Ordnung zusprechen kann. Es handelt sich einmal um die *Miomera* (Kambrium—Ordovizium), zum anderen um die *Polymera* (Kambrium—Mittl. Perm). Von diesen hat, wenn man die allgemeine Verbreitung berücksichtigt, die erste eine Lebensdauer von etwa 160 Millionen, die zweite eine solche von ca. 320 Millionen.

Untersuchen wir nun ausnahmsweise und zum Vergleich auch die zahlenmäßige und zeitliche Verbreitung der 24 bisher aufgestellten Oberfamilien, so ergeben sich interessante Zusammenhänge (Abb. 2 A). Die langlebigsten (180—270 Mill. Jahre) setzen wiederum nicht zu Beginn der Entwicklung ein, sondern erst im Mittl. Kambrium. Sie erreichen ihr Maximum vom Ordovizium bis Devon und überschreiten als einzige die Grenze Unter/Oberkarbon. Ähnliche Verhältnisse zeigt auch die nächste Lebensdauergruppe (120—180 Mill. Jahre). Sie beginnt ebenfalls im Mittl. Kambrium, bildet ihr Maximum im Ordovizium und erstreckt sich aber nur bis zum Unt. Karbon. Noch früher erlöschen die beiden kurzlebigsten Gruppen. So endet die Gruppe mit einer Lebensdauer von 60—120 Mill. Jahren schon im Ob. Ordovizium, nachdem sie ihr Maximum im Ob. Kambrium durchschritten hat. Die Gruppe mit einer Lebensdauer bis zu 60 Mill. Jahren geht sogar nur bis zum Ob. Kambrium (Maximum im Mittl. Kambrium). Somit erlöschen also die einzelnen Lebensdauer-Gruppen progressiv derart, daß die langlebigsten Vertreter bis zum Aussterben der Trilobiten anhalten, die anderen immer früher von der Bildfläche verschwinden.

Berechnet man aus der Lebensdauer der 24 Oberfamilien den Mittelwert, so erhält man ca. 123 Mill. Jahre. Die langlebigste Oberfamilie sind die *Solenopleuroidea* (Mittl. Kambrium—Devon, ca. 215 Mill.). Als Beispiel für kurzlebige Superfamilien seien u. a. genannt die *Eodiscoidea* (Unt.—Mittl. Kambrium), die *Redlichioidea* (Unt.—Mittl. Kambrium) und die *Burlingioidea* (Mittl.—Ob. Kambrium).

Im Hinblick auf die Familien der Trilobiten erhält man schließlich die aus Abb. 2 B ersichtlichen Zusammenhänge. Auch hier setzen die langlebigsten (180—205 Mill. Jahre) nicht zu Beginn der Entwicklung ein, sondern erst im Mittl. Kambrium. Sie reichen nur bis zur Devon—Karbon-Grenze.

Ähnliche Verhältnisse zeigt auch die nächste Lebensdauer-Gruppe (120 bis 180 Mill. Jahre). Sie beginnt aber erst mit dem Ordovizium, gestaltet sodann ihr Maximum vom Ordovizium bis Mittl. Devon und erstreckt sich als einzige bis ins Mittl. Perm. Lediglich die beiden kurzlebigsten Gruppen setzen bereits mit dem Unt. Kambrium ein, erlöschen aber viel früher als die anderen. So enden die Familien mit einer Lebensdauer von 60—120 Millionen im Unt. Karbon (Maximum während des Ordovizium) und die mit einer Lebensdauer bis 60 Millionen bereits im Ob. Devon (Maximum während des Ob. Kambrium).

Aus der Lebensdauer der 153 Familien erhält man einen Mittelwert von ca. 53 Millionen Jahren, eine Zahl, die etwa um das 2,3 fache kleiner ist als die für die mittlere Lebensdauer der Oberfamilien. Am langlebigen sind die *Olenidae* (Ob. Mittelkambrium—Devon), dann folgen u. a. die *Phacopidae* (Ordovizium—Unterkarbon) und die vom Ordovizium bis Devon auftretenden *Odontopleuridae*, *Dalmanitidae* usw.

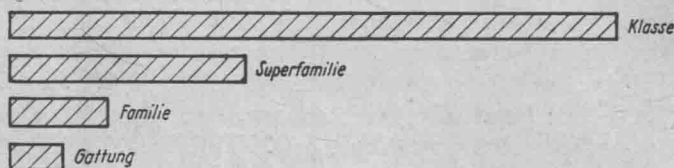


Abb. 3. Schematische Darstellung über die bei den Gattungen, Familien und Oberfamilien der Trilobiten erreichte durchschnittliche Lebensdauer, verglichen mit der Lebensdauer der gesamten Klasse.

Stellen wir nun auch noch die Verhältnisse bei den Gattungen gegenüber, so erhalten wir aus 996 Gattungen eine mittlere Lebensdauer von 29,5 Millionen Jahren. Bei den Trilobiten ergibt sich also nach unseren Berechnungen ein Verhältnis für die mittlere resp. ungefähre Lebensdauer von Klasse : Familie : Gattung von etwa 10 : 4 : 2 : 1 (vgl. Abb. 3).

2. Die *Nautiloidea*

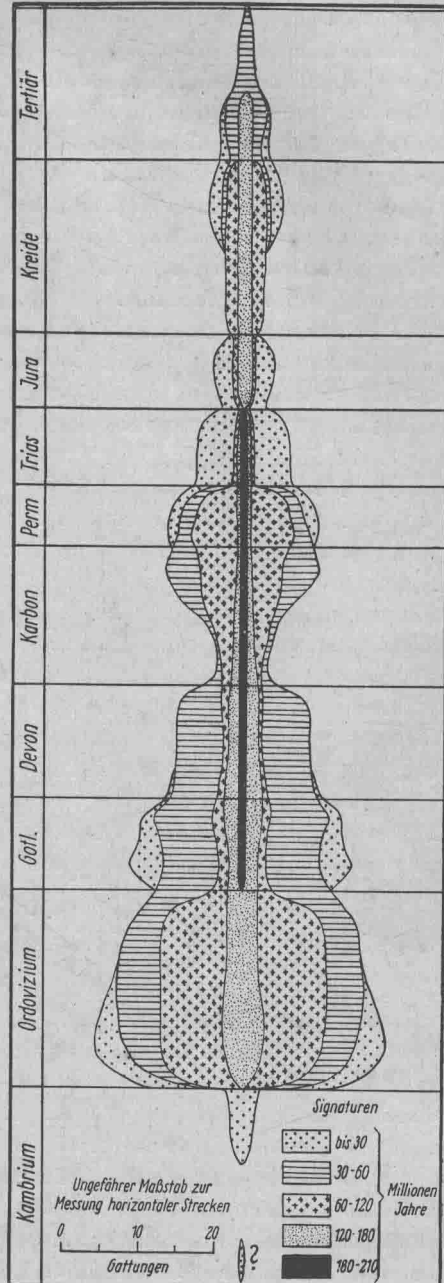
Ein ähnliches Bild wie bei den Trilobiten ergibt sich, wenn man die *Nautiloidea* betrachtet (Abb. 4). Sie lassen, abgesehen von einer schwachen Zwischenphase im Jura, vier Phasen abnehmender Stärke erkennen. Hier von entfällt die erste und stärkste auf das Ordovizium, die zweite und etwas schwächere auf die Zeit von Gotlandium bis Ob. Devon. Die dritte und noch etwas schwächere erstreckt sich vom Mittl. Karbon bis zur Ob. Trias. In allen Fällen liegt das Maximum jeweils am Anfang der Phasen; d. h. bei der ersten im Unt. Ordovizium, bei der zweiten im Unt. und Mittl. Gotlandium und bei der dritten im Ob. Karbon. Die vierte und schwächste zeigt sich schließlich etwa zwischen Ob. Kreide und Miozän. Aus der Gegen-

wart sind nur noch zwei Arten der Gattung *Nautilus* bekannt, so daß das Schicksal dieser einst so formenreichen Gruppe bald entschieden sein dürfte (siehe S. 46).

Entsprechende Verhältnisse, allerdings nur unter Ausbildung einer einzigen Phase, finden sich nicht selten im Rahmen niederer systematischer Kategorien, etwa von Familien und Oberfamilien. Verschiedene Beispiele dieser Art hat O. H. SCHINDEWOLF (1950 a, 1950 b) mitgeteilt. Hier soll lediglich auf die *Manticoceratidae* verwiesen werden (Abb. 6b), bei welchen mit Beginn der Entfaltung so gleich sieben verschiedene Gattungen (*Ponticeras*, *Manticoceras*, *Koenenites*, *Timanites*, *Pharciceras*, *Sandbergeroceras* und *Sympharciceras*) auf der Bildfläche erscheinen. Von diesen sterben aber die höher differenzierten Formen bereits wieder in der Basalzone (I a) aus, so daß sich lediglich die einfacher gebauten Vertreter bis an das Ende von Ob. Devon I erstrecken.

Betrachtet man die Lebensdauer der Gattungen bei den *Nautiloidea*, so zeigt sich, daß die Zahl der persistenten, d. h. langlebigen Formen sehr viel größer ist als etwa bei den *Ammonoidea*. So konnte eine Gruppe ausgeschieden werden, welche eine Lebensdauer von 180—210 Mill. Jahren aufweist. Diese Gattungen finden sich bei etwa gleichbleibender Zahl lediglich in der Zeit von Gotlandium bis Trias und bilden deshalb den Kern unserer Abb. 4. Überraschend ist dabei, daß der Bereich dieser Formen nicht von Anfang an einsetzt und nicht bis zu Ende der Entwicklung durchzieht. Das gleiche gilt auch für die nächste Lebensdauer-Gruppe (120 bis

Abb. 4. Halbschematisches Schaubild, das die ungefähre zahlenmäßige und zeitliche Verteilung von 186 *Nautiloidea*-Gattungen unter Berücksichtigung der mutmaßlichen Lebensdauer zeigt. — Als Grundlage dienten vor allem Angaben von E. BASSE (1952 b) und verschiedenen anderen Autoren.



180 Millionen). Sie beginnt aber bereits mit dem Ordovizium und läßt sich bis zum Eozän einschließlich verfolgen. Ihr stärkstes Maximum liegt im Unt. Ordovizium, das zweite, schwächere, an der Wende Gotlandium/Devon und das dritte, noch schwächere, zwischen Jura und Eozän. Die nächste und ebenfalls mit dem Ordovizium einsetzende Lebensdauer-Gruppe (60—120 Millionen) zeigt ihr Hauptmaximum im Ordovizium, klingt dann stark ab und weist lediglich im Ob. Gotlandium eine schwache Verstärkung auf. Sie erreicht unter allmählicher Zunahme, die mit dem Unt. Karbon beginnt, während des Unt. Perm ihr zweites Maximum, nimmt dann aber wieder rasch ab, um während der Kreide ein drittes und recht schwaches Maximum zu erreichen. Auch hier zeigt sich die im Gesamtverlauf zutage tretende allmähliche Intensitätsabnahme. Die aufeinanderfolgenden Maxima werden immer schwächer.

Der horizontal schraffierte Bereich zeigt den Anteil der Gattungen mit einer Lebensdauer zwischen 30 und 60 Mill. Jahren. Diese Gruppe beginnt ebenfalls im Unt. Ordovizium, erreicht aber ihr Maximum erst zwischen Gotlandium und Devon. Nach einem scharfen Rückgang während des Unt. Karbon folgt im Ob. Karbon das zweite Maximum. Sie endet vorübergehend im Ob. Perm, um erst in der Oberkreide mit wenigen Formen wieder zu erscheinen. Während der Tertiärzeit zeigt sich sodann ein drittes, wenn auch sehr schwaches Maximum. Zu dieser Gruppe gehören die einzigen rezenten Vertreter der *Nautiloidea*. Die letzte Gruppe mit den kurzlebigen Vertretern (bis 30 Mill. Jahre) beginnt während der kurzen „Anlaufzeit“ im Ob. Kambrium. Das erste Maximum wird im Unt. Ordovizium, das zweite, etwa gleich starke im Unt. Gotlandium, das dritte und stärkste während der Trias erreicht. Etwas abgeschwächt zeigt sich die Gruppe im Jura. Das vierte und recht schwache Maximum erscheint sodann während der letzten Phase in der Ob. Kreide.

Ganz allgemein betrachtet, nimmt also die Intensität nach oben ab. In der ersten und zweiten Phase weisen, ähnlich wie bei den Trilobiten, die kurzlebigsten Gattungen ihre Maxima zu Beginn auf. Lediglich am Ende der dritten Phase ist es umgekehrt. Hier kommt es während Trias und Jura zu einer spontanen Entwicklung von Formen mit einer Lebensdauer bis zu 30 Mill. Jahren, die dann entweder der großen Krise an der Trias—Jura-Grenze zum Opfer fallen oder während der Jurazeit von der Bildfläche verschwinden. Als langlebigste Gattungen der *Nautiloidea* mögen *Orthoceras* und *Michelinoceras* (Silur—Ob. Trias) genannt sein.

Die längsten orthoconen Formen und somit die größten *Nautiloidea* überhaupt finden sich nach A. K. MILLER im Mittl. und Ob. Ordovizium. Es sind holochaoanitische Vertreter, die eine Länge von 3—4,5 m erreichen, ein Maß, das später nicht wieder beobachtet werden konnte. Dieses absolute Größenmaximum fällt in die erste, d. h. stärkste Virenzphase. Die nächsten, etwas kleineren Formen wurden erst in der zweiten, schwächeren Phase beobachtet. Deren Maximum liegt im Unt. Gotlandium und hier kommt

Endoceras duplex vor, das bis 2 m lang wird und an der Mündung einen Durchmesser bis zu 30 cm erreicht. Die größten der sodann bis zum Erlöschen

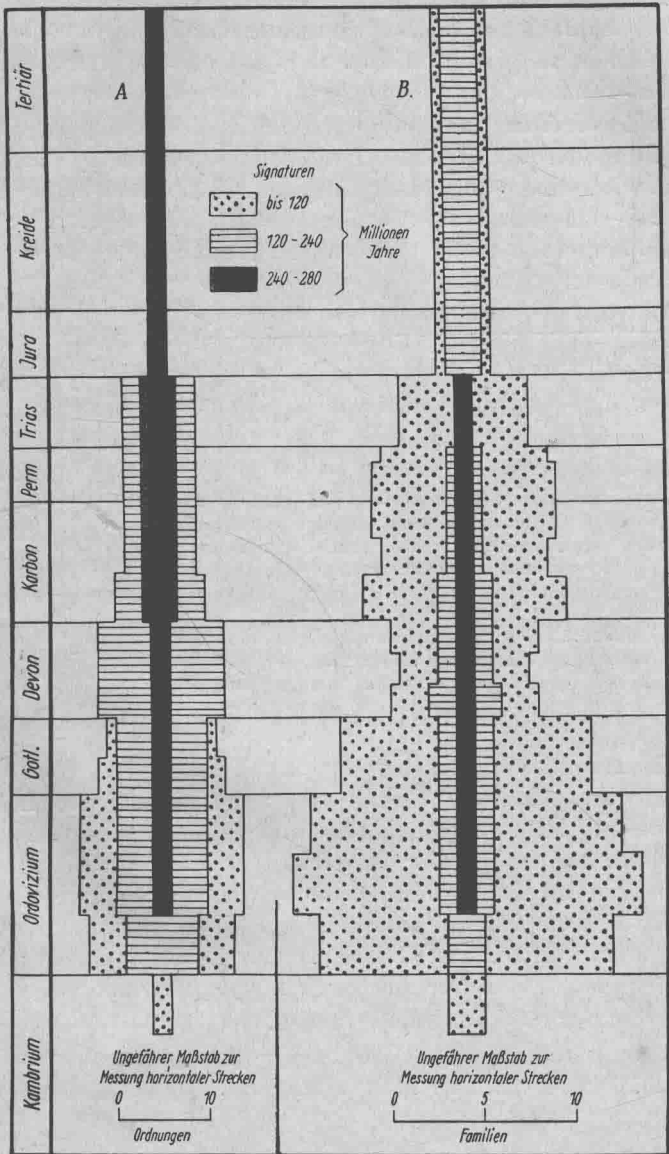


Abb. 5. A. Schaubild, das die ungefähre zahlenmäßige und zeitliche Verteilung von 13 Ordnungen der Nautiloidea unter Berücksichtigung ihrer mutmaßlichen Lebensdauer zeigt. — B. desgl. für 54 Familien der Nautiloidea.

2 Müller, Stammesgeschichtliche Entwicklung.