

# EXPERIENTIA

Vol. XI - Fasc. 1

Pag. 1-44

15. I. 1955

## Zur Systematik und evolutiven Deutung der höheren Primaten

Von J. KÄLIN<sup>1</sup>, Freiburg (Schweiz)

Durch die Funde der Australopitheciden und der frühmiozänen Catarrhinen aus Ostafrika sind unsere Kenntnisse der fossilen Primaten ganz außerordentlich bereichert worden. Demgegenüber ist die Diskrepanz der Meinungen über systematische Bewertung und evolutive Deutung bestimmter Gruppen besonders auffallend.

Nach der lange Zeit vorherrschenden Meinung würde die vormenschliche Evolutionslinie nach Überwindung des Stadiums der Protocatarrhinen über eine Formstufe führen, die einem mehr oder minder generalisierten Bild unserer Grossaffen, der Pongiden und Hylobatiden, entsprach. Diese sogenannte «Anthropoidentheorie» der Menschwerdung erscheint wieder in verschiedenen Varianten, je nachdem eine frühere oder spätere Abgliederung vom Stock der «Anthropoidea» oder – systematisch korrekt – der *Pongoidea* angenommen wird. Nach GREGORY<sup>2</sup> wäre die prähominide Evolutionslinie aus der schon im Miozän in starker Formenradiation auftretenden Gruppe der Dryopitheciden ausgegliedert worden, während WEINERT<sup>3</sup> besonders enge Beziehung zur Schimpanse-Gorilla-Gruppe annimmt. WEIDENREICH<sup>4</sup> gelangt zum Schluss, dass die Vorstufen der Hominiden schon vor der Differenzierung der *Dryopithecus*-Formen aus den *Pongoidea* abgezweigt seien. Damit stimmen die ältere Auffassung von SCHULTZ<sup>5</sup> und jene von ARAMBOURG<sup>6</sup> weitgehend überein. WOOD-JONES<sup>7</sup> endlich sucht die prähominide Linie direkt auf ein *tarsioides* Stadium zurückzuführen.

In neuerer Zeit mehren sich aber die Einwände, welche gegen die klassische Form der sogenannten «Anthropidentheorie» erhoben werden. Sie fliessen in erster Linie aus vergleichend anatomischen Sachverhalten an fossilem und rezentem Material, auf welche vor allem STRAUS<sup>8</sup>, LE GROS CLARK<sup>9</sup>,

BROOM<sup>1</sup>, KÄLIN<sup>2</sup>, HEBERER<sup>3</sup> u. a. aufmerksam gemacht haben.

Die Verschiedenheit der sogenannten Stammbaumkonstruktionen beruht zum Teil auf der unterschiedlichen Bevorzugung von diesen oder jenen Kriterien der Taxonomie, in erster Linie aber auf der verschiedenen Bewertung morphologischer Gegebenheiten als Indizium bestimmter phyletischer Zusammenhänge. Diese Situation wird dadurch bedingt, dass im Blickfeld des analytischen Verfahrens in der Morphologie jene Kriterien evolutiver Synthese immer wieder vernachlässigt werden, ohne welche ein Maximum relativer Sicherheit in der objektivierenden Erfassung phylogenetischer Zusammenhänge unmöglich erscheint.

### 1. Über allgemeine Prinzipien der Evolutionsforschung

Wie schon NAEF<sup>4</sup> gezeigt hat, gibt es nur insofern eine Methode der stammesgeschichtlichen Forschung, als diese eine nach bestimmten Gesichtspunkten erfolgende Deutung abgestufter Planmässigkeiten von organismischen Gestalten und ihren funktionellen Korrelaten im Zusammenhang von Raum und Zeit darstellt.

Die evolutive Deutung betrifft den Vergleich von Typen, das heisst von koordinierten und subordinierten Grundformen bestimmter systematischer Kategorien, und zwar in bezug auf verschiedene Arten von Planmässigkeiten, die alle letztlich an *typusbezogene Homologien* gebunden sind<sup>5</sup>. Die Evolutionslehre entspricht daher in ihrer Anwendung auf bestimmte Kategorien im Prinzip stets einer hypothetischen Deutung. Aber es handelt sich um Deutungen, denen im Hinblick auf

<sup>1</sup> R. BROOM, *The Occurrence and General Structure of the South African Ape-Men*, in: R. BROOM and W. H. SCHEPERS, *The South African Fossil Ape-Men. The Australopithecinae*. Publ. by The Transvaal Museum, Pretoria (1946).

<sup>2</sup> J. KÄLIN, Verh. Schweiz. Natf. Ges. (1952).

<sup>3</sup> G. HEBERER, Ergebni. Anat. Entwicklungsgesch. 34, 499 (1952); Studium generale 4, H. 1, 1 (1951).

<sup>4</sup> A. NAEF, *Idealistische Morphologie und Phylogenetik* (Fischer, Jena 1919); *Die Gestalt als Begriff und Idee*, in: Hb. vgl. Anat. Wirbeltiere (Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien 1931).

<sup>5</sup> Wie an anderer Stelle gezeigt wurde (KÄLIN, 1941), sind in der Übereinstimmung homologer Teile verschiedener Organismen, abgesehen von der Fundamentalkategorie der Homologie selbst, weitere planmässige Kategorien der vergleichenden Morphologie unterscheidbar. Sie betreffen insbesondere die spezielle Lagebezeichnung, die histologische Differenzierung, die zytologische Differenzierung, promorphologischen Beziehungen. (J. KÄLIN, Bull. Soc. sc. nat. Fribourg, 1941.)

<sup>1</sup> Zoologisches Institut der Universität Freiburg, Schweiz.

<sup>2</sup> W. K. GREGORY, Quart. Rev. Biol. 2, 549 (1927).

<sup>3</sup> H. WEINERT, *Ursprung der Menschheit* (Fr. Enke, Stuttgart 1932); *Stammesentwicklung der Menschheit* (Viehweg & Sohn, Braunschweig 1951).

<sup>4</sup> F. WEIDENREICH, Palaeont. Sinica, n.s. D. 10 (whole S. no. 127), 266 (1943).

<sup>5</sup> A. H. SCHULTZ, Quart. Rev. Biol. 11, 259 (1936).

<sup>6</sup> C. ARAMBOURG, Mammalia 12, 123 (1948).

<sup>7</sup> F. WOOD-JONES, *The Ancestry of Man* (Gillies & Co., Brisbane 1923); *Hallmarks of Mankind* (Williams & Wilkins Co., Baltimore 1948).

<sup>8</sup> W. L. STRAUS, jr., Quart. Rev. Biol. 24, 200 (1949).

<sup>9</sup> W. E. LE GROS CLARK, Quart. J. Geol. Soc. London 105, 225 (1950); *Antiquity* 24, 179 (1950).

die vorliegenden Sachverhalte vielfach so hohe Wahrscheinlichkeit zukommt, dass man von «pragmatischer Sicherheit» sprechen kann. Ein *faktenmässiger* Nachweis *genealogischer* Beziehungen ist im Bereich der Evolutionsforschung aus methodologischen Gründen unmöglich, weil die Methodik die konkreten zeugungsmässigen Zusammenhänge, die als solche stets an Individuen geknüpft sind, nicht zu erfassen vermag. Es handelt sich hier um die als Subordination und Koordination sich auswirkenden typologischen Beziehungen, welche in Berücksichtigung des Zeitfaktors zweckmässig durch Trichterflächen dargestellt werden. Die Erweiterung der Trichter in Annäherung an die Gegenwart (entsprechend der Ordinate) gibt in sehr schematischer Weise die Zunahme der Formenmannigfaltigkeit innerhalb der einzelnen Gruppen an. Das ist in Abb. 1 für die höheren Primaten, die Pithecoidea (STRAUS<sup>1</sup>) = Anthropoidea (SIMPSON<sup>2</sup>) mit Ausschluss der Cebidae, also für die von mir in Anlehnung an STRAUS<sup>1</sup> als Infraordnung aufgefasste altweltliche Gruppe der *Catarrhinae* geschehen. Abgesehen von der heute fast allgemein in ihrem taxonomischen Rang anerkannten Superfamilie der *Cercopithecoidea* umfassen die *Catarrhinae* drei Gruppen, deren rangmässige Koordination auch SIMPSON anerkennt, indem er sie als Familien der *Parapithecidae*, *Pongidae* und *Hominidae* anführt. Die *Pongidae* würden nach SIMPSON ausser den *Dryopithecinae*, den *Ponginae* und den *Hylobatinae* auch die *Australopithecusgruppe* als *Australopithecinae* umfassen. Indessen haben namentlich HEBERER<sup>3</sup>, LE GROS CLARK<sup>4</sup> und EHGARTNER<sup>5</sup> in einer Reihe von Publikationen die Züge eines für die *Australopithecusgruppe* und die *Hominidae* gemeinsamen übergeordneten Bauplanes in anschaulicher Weise herausgestellt. Und im Hinblick auf die Kennzeichnung der typologischen Beziehungen dieser Gruppen entsprach es einem dringenden Bedürfnis, wenn HEBERER die *Australopithecinae* SIMPSONS mit den *Hominidae* SIMPSONS als rangmässig koordinierte Gruppen in eine übergeordnete Einheit zusammenfasste. Allerdings berechtigten uns die biologischen Korrelate der in den *Hominidae* allein realisierten objektivierenden Umweltbezogenheit, den *Hominidae* den Rang einer von den *Australopitheciden* verschiedenen Familie zuzusprechen. Damit ist es aber gegeben, die nächsthöhere Einheit von *Hominidae* und *Australopitheciden* als Superfamilie der *Homoidea* einer solchen der *Pongoidea* gegenüberzustellen. Wenn wir von der übereinstimmenden Rangstufe der *Cercopithecoidea* absehen, liegen die materiellen Unterschiede des hier vorgeschlagenen Systems gegenüber jenem von HEBERER

<sup>1</sup> W. L. STRAUS, jr., Quart. Rev. Biol. 24, 200 (1949).

<sup>2</sup> G. G. SIMPSON, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 85, 1 (1945).

<sup>3</sup> G. HEBERER, Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. 34, 499 (1952).

<sup>4</sup> W. E. LE GROS CLARK, Quart. J. Geol. Soc. London 105, 225 (1950).

<sup>5</sup> W. EHGARTNER, Mitt. Anthropol. Ges. Wien 80, 157 (1950).

darin, dass wir alle Kategorien mit Ausnahme der Hylobatiden um eine Rangstufe erhöhen<sup>1</sup>, sowie in der Unterscheidung der *Oreopithecidae* als Familie der *Hominoidea*. Dadurch werden die Hylobatiden mit den *Dryopithecinae* und den *Ponginae* HEBERERS auf die gleiche Rangstufe gebracht, und die Familien der *Hominidae* und *Pongidae* HEBERERS (letztere mit Einschluss der Hylobatiden) werden rangmässig mit den *Cercopithecoidea* als Superfamilien koordiniert. Die *Parapithecidae* sind aus den *Hominoidea* ausgegliedert und werden als Vertreter einer weiteren Superfamilie gedeutet. Das unserem Schema von Abbildung 1 zugrunde liegende System unterscheidet sich von demjenigen SIMPSONS hinsichtlich der *Catarrhinae* vor allem durch die Rangerhöhung der Simpsonschen Familie der *Pongidae* mit ihren Untergruppen und durch die Ausgliederung dieser Kategorien sowie der *Parapithecidae* aus der Superfamilie der *Hominoidea*, mit Ausnahme der *Australopithecusgruppe*, die also hier wie dort innerhalb der *Hominoidea* verbleibt: dort als Subfamilie *Australopithecinae*, hier als Familie *Australopithecidae*.

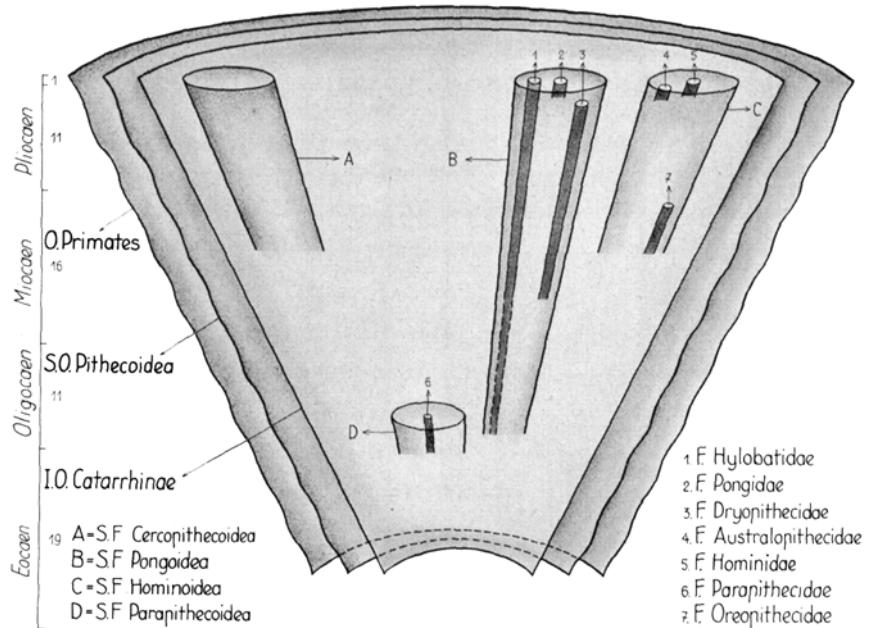
SCHULTZ<sup>2</sup> hat neuerdings in einem umfassenden «family tree» seine Anschauungen über die phyletischen Beziehungen der Primatengruppen veranschaulicht. Zwar hält er an der Simpsonschen Terminologie fest, aber das graphische Bild, welches der Autor von den phyletischen Zusammenhängen gibt, entspricht eher der rangmässigen Koordination von *Pongidae* und *Hominidae* mit den *Cercopithecoidea* im Sinne unserer Darstellung. Jedenfalls führt SCHULTZ hier die prähominide Evolutionslinie bis auf den Wurzelstock der Catarrhinen zurück und entspricht damit einer auch von KÄLIN<sup>3</sup> formulierten Deutung. Die Berechtigung, *Hominoidea* und *Pongoidea* als *Superfamilien* zu koordinieren, ergibt sich aus der Divergenz der in diesen Gruppen vorliegenden Spezialisationen und der Diskrepanz der maximalen in diesen Gruppen verwickelten Elevationen im Sinne von FRANZ. Das soll im folgenden kurz begründet werden. Dagegen wird die Sonderstellung und der systematische Rang der *Cercopithecoidea* gegenüber den beiden anderen Superfamilien heute so allgemein anerkannt, dass wir von ihrer Begründung absiehen können; sie kommt auch in den Darstellungen SIMPSONS und HEBERERS zum Ausdruck.

Dass die Hylobatiden von HEBERER als Vertreter einer eigenen Familie gewertet werden, ist vollauf gerechtfertigt durch das Ausmass der vielen gruppentypischen Divergenzen gegenüber den *Ponginae* und den *Dryopithecinae* dieses Autors. Aber hinsichtlich des Verhältnisses der *Dryopithecus*-Gruppe zu den *Ponginae* HEBERERS ist die Beurteilung in hohem

<sup>1</sup> Allerdings sind die Bezeichnungen, welche HEBERER für die Subfamilien seiner *Hominidae* anwendet, aus nomenklatorischen Gründen unhaltbar (*Praehomininae-Australopithecinae* Simpsons und *Euhomininae* = *Hominidae* Simpsons) (siehe S. 4).

<sup>2</sup> A. H. SCHULTZ, Man. 7 (1953).

<sup>3</sup> J. KÄLIN, Verh. Schw. Natf. Ges. (1951).



Masse eine Frage des Ermessens. Auch wenn wir mit HEBERER die für die stammesgeschichtliche Perspektive der höheren Catarrhinen so bedeutsame *Proconsul*-gruppe aus dem unteren Miozän von Kenya ausdrücklich als zu den *Pongoidea* (*Pongidae* HEBERERS) gehörig betrachten wollten, lägen gegenüber den weiteren *Pongoidea* doch so viele Abweichungen und anderseits Anklänge an protocatarrhine Zustände vor, dass man der Gruppe zumindest den Rang einer Subfamilie zubilligen müsste. Da aber die *Proconsul*-gruppe, wie HEBERER mit Recht betont, im morphologisch-evolutiven Übergangsfeld von einer protocatarrhinen Wurzelgruppe zu einerseits den *Pongoidea* und anderseits den *Hominoidea* liegt, erscheint es berechtigt, vorläufig von einer Rangbezeichnung der *Proconsul*-gruppe abzusehen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Es handelt sich um Dokumente, welche seit 1947 durch die British-Kenya-Expedition und zum Teil früher durch Horwood, LEAKEY und MACINNES in den Ablagerungen des unteren Miozäns von Kenya (Ostafrika) gehoben wurden. Das Material stammt in erster Linie von Rusinga Islands und dürfte über zwanzig Millionen Jahre alt sein. Die Dokumente umfassen neben anderen Formen mit *Proconsul africanus* Horwood den ältesten bis heute bekannt gewordenen Affenschädel. *Proconsul africanus* Horwood weist trotz den weitgehenden Anklängen an den Gebissotyp unsrer Grossaffen in Schädel und Extremitäten sehr viele Übereinstimmungen vor allem mit den durch die Cercopithecidien in der heutigen Fauna vertretenen niederen Affen der Alten Welt auf. Die bekannt gewordenen Übereinstimmungen betreffen den Schädel und die Extremitäten. Es handelt sich um Eigenschaften, welche nicht für die *Cercopithecoidea* als solche eindeutig kennzeichnend, sondern als typophäre Merkmale der Catarrhinae in allen ihren Wurzelgruppen verwirklicht waren. Wie LE GROS CLARK (1951) zeigen konnte, haben wir es mit einer Form zu tun, welche noch nicht für die arborikole Lokomotion im Sinne des «brachiating type» spezialisiert war. Besonders «cercopithecoid» (besser: protocatarrhin) sind die Konfiguration von Talus (Sprungbein) und Calcaneus (Fersenbein). Am Calcaneus ist ein Tuberculum basale vorhanden, und die maximale Inversion der eigentümlichen Einsenkung am medialen Rand der Facies articularis cuboidea ist viel geringer als bei den Pongiden. Ferner ist am Talus die innere Partie an der Gelenkfläche für den

Unterschenkel (Facies malleolaris medialis) viel steiler gestellt. «Cercopithecoid» ist ferner die Beschaffenheit des Oberarmfragments mit der nach vorn gerichteten Krümmung und der schwachen Ausbildung jener Knochengerüste, an welche bei den Pongiden der starke Musculus brachioradialis ansetzt. Für die *Proconsul* naheliegende Gattung *Limnopithecus* konnte der Brachialindex errechnet werden. (Relative Länge des Radius [im Verhältnis zur Länge des Humerus].) Dieser Index beläuft sich bei *Limnopithecus* auf 103,6 (LE GROS CLARK) gegenüber 100,8 (SCHÜTZ) bei Cercopitheciden und rund 111 bis 113 (SCHÜTZ) bei den Hylobatiden. Am Schädel von *Proconsul* zeigen sich «cercopithecoid» Züge vor allem im Fehlen der Oberaugenbrauenwülste, in der Schmalheit der Zwischenkiefergegend, in der umgekehrte birnförmigen Gestalt der knöchernen Nasenöffnung und in der Schwäche des Jochbogens. Ebenfalls dem Typus primitiver Altweltaffen näherstehend ist die Unterkiefersymphyse durch ihre Kürze und das Fehlen einer Basalplatte. Auch die Steilstellung und vor allem die geringe Größe der unteren Schneidezähne sind hier von Bedeutung. Der teilweise Ausguss der Schädelhöhle zeigt, dass das Furchensystem des Gehirns mit stark nach vorn gerücktem Sulcus centralis ebenfalls weitgehend dem «cercopithecoid» Typus entsprach, und dasselbe gilt wahrscheinlich für den Zerebralisationsindex.

<sup>1</sup> G. G. SIMPSON, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 85, 1 (1945).

<sup>2</sup> G. HEBERER, Ergebni. Anat. Entwicklungsgesch. 34, 499 (1952).

Tabelle I

SIMPSON (1945)	HEBERER (1952)	KÄLIN (1954)
<b>Superfamilia Hominoidea</b>	<b>Superfamilia Hominoidea</b>	<b>KÄLIN (1954)</b>
<i>Familia Parapithecidae</i>	<i>Familia Parapithecidae</i>	<b>(Superfamilia Parapithecoidea)</b>
<i>Familia Pongidae</i>		<i>Familia Parapithecidae</i>
<i>Subfamilia Hylobatinae</i>	<i>Familia Hylobatidae</i>	<b>Superfamilia Pongoidea</b>
	<i>Familia Pongidae</i>	<i>Familia Hylobatidae</i>
<i>Subfamilia Dryopithecinae</i>	<i>Subfamilia Dryopithecinae</i>	<i>Familia Dryopithecidae</i>
<i>Subfamilia Ponginae</i>	<i>Subfamilia Ponginae</i>	<i>Familia Pongidae</i>
<i>Subfamilia Australopithecinae</i>		
<i>Familia Hominidae</i>	<i>Familia Hominidae</i>	<b>Superfamilia Hominoidae</b>
	<i>Subfamilia Praehomininae</i>	<i>Familia Australopithecidae</i>
	<i>Subfamilia Euhomininae</i>	<i>Familia Hominidae</i>
		<i>Familia Oreopithecidae</i>

vorliegenden System berücksichtigten Merkmalskomplexe hervorgegangen sein können. Oder anders ausgedrückt: das den morphologischen Typus einer Kategorie kennzeichnende Merkmalskombinat kann nicht historisch jünger, das heisst von geringerem Alter sein als das Merkmalskombinat vom Typus einer subordinierten Gruppe. Diese Feststellung ergibt sich mit zwingender Notwendigkeit aus der allein dem Bedürfnisse der vergleichenden Morphologie als Basis der Evolutionsforschung genügenden Fassung des Typusbegriffes. Denn der morphologische Typus bezeichnet eine durch den Vergleich von in Raum und Zeit liegenden Formenreihen erfasste Grundform der Gestaltungsgesetzmässigkeit einer Gruppe, aus welcher subordinierte Gestaltungstypen in zeitlicher Folge und gestaltlicher Kontinuität ableitbar sind. Dabei ist für die Fruchtbarkeit des Typusbegriffes in der Evolutionsforschung ein Dreifaches entscheidend:

I. Der morphologische Typus umfasst Eigenschaften, die nicht allen Vertretern der Gruppe gemeinsam sind. Schon NAEF<sup>1</sup> hat auf diesen Sachverhalt hingewiesen: «Typen sind konkret-bildhafte Normen, und als solche wesentlich mehr als die mehr oder minder abstrakten Baupläne und Diagnosen. Während diese letzteren nur das für die Vertreter je einer Gruppe Gemeinsame enthalten, umfassen die Typen alles für dieselbe Normale und in einem ganz allgemeinen, aber grundsätzlich rein formalen, ordnenden Sinne Primäre. Nun ist vieles normgemäß, was durchaus nicht allgemein vorkommt, dagegen natürlich alles Gemeinsame auch normal und typisch...» Die Merkmale des Typus umfassen also 1. generelle Formeigenschaften, welche die diagnostischen Merkmale der betreffenden Gruppe bilden, und 2. gestalthaft und zeitlich primäre Baumerkmale, welche bei den subordinierten Kategorien

nicht allgemein verwirklicht sind, indem die betreffenden Formteile umgebildet, weiterdifferenziert, verlagert oder rückgebildet erscheinen.

II. Jeder Organismus vertritt als Individuum gleichzeitig eine Hierarchie von subordinierten morphologischen Typen. Das gilt auch für die historisch erste Spezies irgendeiner höheren Gruppe. Auch die erste Population der konkret-ältesten cercopitheciden Affenform zeigte ein reales Kombinat von Merkmalen, welches als für die Gruppe eindeutig primär und kennzeichnend anzusehen ist. Sofern die *Cercopithecoidea* (was durchaus fraglich ist) monoradikal, das heisst aus nur einer Grundspezies abzuleiten sind, bilden die typophären<sup>1</sup> Eigenschaften dieser Spezies gleichzeitig jene der Superfamilie *Cercopithecoidea*. Die typophären Eigenschaften einer Gruppe können sich also mit den typophären Eigenschaften einer subordinierten Kategorie vollkommen decken!

Ist eine Gruppe polyradikalen Ursprungs (das heisst aus mehreren Spezies oder supraspezifischen Wurzelgruppen entsprungen), dann bildet ein Teil der typophären Eigenschaften der historisch ersten Spezies gleichzeitig das Merkmalskombinat vom Typus jener polyradikalen Gruppe. Der Inhalt des typophären Eigenschaftskombinats einer polyradikalen Gruppe ist um so kleiner, je grösser die Zahl und gestaltliche Verschiedenheit der Ursprungsarten ist, welche auf verschiedenen evolutiven Wegen das kennzeichnende Merkmalskombinat des morphologischen Gruppentypus erreicht haben. So sind die *Pithecoidea* polyradikalen Ursprungs, und das kennzeichnende Merkmalskombinat (die Organisationsstufe des zentralen Nervensystems, die Gestalt des Tympanicums mit Beteiligung am Meatus acusticus externus ohne Bildung einer

<sup>1</sup> A. NAEF, *Die Gestalt als Begriff und Idee*, in: Hb. vgl. Anat. Wirbeltiere (Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien 1931).

<sup>2</sup> Als typophän bezeichne ich Merkmale, welche im morphologischen Typus einer bestimmten Kategorie realisiert sind (KÄLIN<sup>2</sup>).

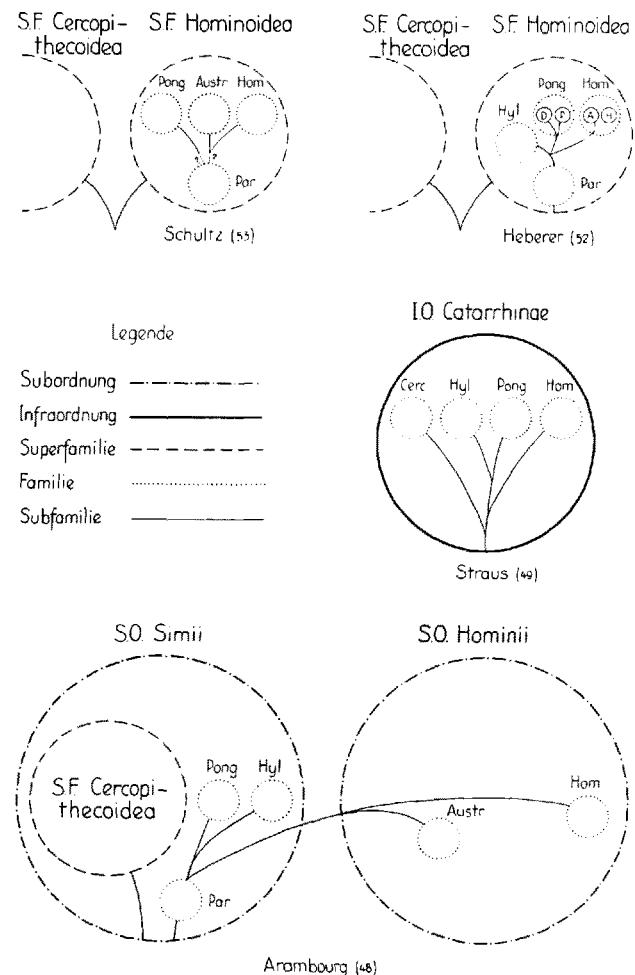
<sup>2</sup> J. KÄLIN, Bull. Soc. Fribourg. Sci. Nat. 37, 5 (1945).

Bulla, der Uterus simplex usw.) ist auf verschiedenen Evolutionslinien erreicht worden. Jeder Organismus veranschaulicht also ein ganzes System typologischer Subordinationen. Durch die Verkennung dieser Sachlage werden viele Diskussionen um den Homologiebegriff und seine Anwendung so unfruchtbar. Denn der Begriff der Homologie ist *typusbezogen*, ein Sachverhalt, den ich an anderer Stelle ausführlicher dargelegt habe (KÄLIN<sup>1</sup>).

III. Der Typus ist vierdimensional, das heisst, er ist eine Zeitgestalt, in welcher die Zeit als vierte Dimension auch die für den Typus charakteristischen ontogenetischen Formänderungen umfasst. Aus diesem Gesichtswinkel habe ich schon früher den morphologischen Typus als einen *Werdetypus* bezeichnet; er umfasst die Dynamik der Ontogenese, von der die Zustände der Adultform nur einen willkürlich herausgegriffenen Querschnitt bedeuten.

Die klare Fassung des morphologischen Typusbegriffes ist für die Evolutionsforschung deshalb so wichtig, weil andernfalls die Sicherheit der Methode für die Erfassung und Wertung typologischer Beziehungen insbesondere der Homologie beeinträchtigt ist<sup>2</sup>. Auf dieser mangelnden Einsicht in Begriffe der vergleichenden Morphologie und in methodologische

Voraussetzungen beruht zum Teil die Verschiedenheit der taxonomischen Bewertungen von Primatengruppen. Die Differenzen, welche in diesem Punkte zwischen einigen neueren Autoren bestehen, sind in Abbildung 2 schematisch dargestellt worden.



<sup>1</sup> J. KÄLIN, Bull. Soc. Fribourg. Sci. Nat. 37, 5 (1945).

<sup>2</sup> Die Schwierigkeiten in der Anwendung des Homologiebegriffes beruhen vor allem auf dem Mangel an Vertrautheit mit den allgemeinen Prinzipien der vergleichenden Morphologie. Die Planmässigkeit, welche in der typusbezogenen Homologie zum Ausdruck kommt, hat mit wirkursächlicher Äquivalenz im Sinne der entwicklungsphysiologischen Betrachtungsweise nichts zu tun. Durch die Erkenntnis, dass in gewissen Problemstellungen, welche wesensmässig nicht-morphologischer Natur sind, der Homologiebegriff keine Dienste leistet, wird die Tragweite dieser planmässigen Fundamentalkategorie (KÄLIN<sup>3</sup>) nicht beeinträchtigt: «that the total breakdown of the homology concept in the field of developmental mechanics does in no way invalidate it in morphology.» (ZANGERL<sup>4</sup>) Eine, wie NAEF sich ausdrückt, ganz unheilvolle Verwirrung des Homologiebegriffes ergibt sich, wenn man andere planmässige Kategorien der Morphologie mit ihr verwechselt. Ob die von BALTZER<sup>5</sup> und anderen nachgewiesenen Beziehungen von Urodelen-Haftfäden und Anuren-Haftdrüsen in Bezug auf einen bestimmten Stamm-Typus homologe Organe betreffen, ist heute kaum zu entscheiden, weil die stegocephalen Stammlinien der Urodelen wie der Anuren (die ältesten *Batrachomorpha* und *Urodelomorpha*) auf verschiedene Wurzeln innerhalb der Crossopterygier-Ahnen zurückgehen. Unter der Voraussetzung der Homologie im Typus der Amphibienklasse würde aber durch die Ausführungen BALTZERS deutlich werden, dass diese homologen Organe in der planmässigen Kategorie der spezifischen Eigenform wie in jeder der histologischen Differenzierung nicht übereinstimmen. Die intraindividuell-planmässige Beziehung der Homodynamic GEGENBAURS (= Beziehung metamer-homologer Teile) hat mit der Homodynamic im Sinne BALTZERS<sup>6</sup>, wo der Begriff eine nichtspezifische Wirkursache einer Organbildung in entwicklungsphysiologischer Entsprechung andeutet, nichts zu tun. Entgegen anderslautenden Meinungsaussserungen kann von einer weitgehenden Übereinstimmung der Meinungen, «dass Homologien als stammesgeschichtliche Verwandtschaften erklärt werden müssen», nicht gesprochen werden: «It must here be stated that it is to the credit of NAEFF, JAKOBSEN, and KÄLIN that they further evolved the concept within the realm of its applicability, and KÄLIN, in particular, has furnished a clear and modern definition which in itself well demonstrates the advances made in morphology since the days of OWEN... A great deal of the confusion is due to the phylogenetic implication that has been injected into the concept. It was repeatedly pointed out that such procedure involves a circulus vitiosus.» (ZANGERL<sup>4</sup>) Auch D. DAVIS<sup>6</sup> hat die Bedeutung des typusbezogenen, vom Gedanken des evolu-

Abb. 2. Schema systematischer Kategorien höherer Primaten, nach taxonomischen Bewertungen durch verschiedene Autoren. Die Kategorien sind durch Kreise in unterschiedlicher Manier dargestellt. Die Bezugslinien zwischen den Kreisen veranschaulichen die evolutive Deutung des betreffenden Autors. Man erkennt, dass die Unterschiede in den taxonomischen Bewertungen viel grösser sind als die Unterschiede der evolutiven Deutungen.

Eine erste Forderung in der Rekonstruktion stammesgeschichtlicher Zusammenhänge ist es, mit Hilfe der Korrelationsregel im Rahmen des Möglichen das Ganze der betreffenden Lebensformen zu berücksichtigen, und zwar in der Gesamtheit ontogenetischer

tiven Zusammenhangs unabhängigen Homologiebegriffes unterstrichen.

<sup>3</sup> J. KÄLIN, C. r. XII<sup>e</sup> Congr. internat. Zool. Lisabonne, S. 647 (1935).

<sup>4</sup> R. ZANGERL, Evolution 2, 351 (1948).

<sup>5</sup> F. BALTZER, Rev. Suisse Zool. 57, 451 (1950); Exper. 8, 285 (1935).

<sup>6</sup> D. D. DAVIS, Comparative Anatomy and the evolution of Vertebrates, in Genetics, Paleontology and evolution (Princeton University Press, Princeton 1949).

Stadien (zu denen als letztes die Adultform gehört). Denn ein konkretes Abstammungsverhältnis betrifft ja stets den totalen Umfang der Individualgeschichte. Aber phyletische Verwandtschaft kann auch nicht nach summenhaften Ähnlichkeitsgraden abgezählt werden. Vielmehr verlangt jede Eigenschaft im Gefüge des Ganzen eine differenzierte evolutive Bewertung. Die Wertigkeit der Merkmale bezieht sich dabei stets auf den Typus einer systematischen Kategorie, der die Bedeutung einer Stammgruppe zukommt. Im Hinblick auf eine bestimmte Stammgruppe können wir typophäne, das heißt in ihrem morphologischen Typus verankerte, und atypophäne, also abgeleitete Eigenschaften, feststellen. Die atypophänen Eigenschaften gliedern sich wieder in Merkmale der Einpassung in einen bestimmten Lebensraum: die Spezialisationen *sensu stricto*, sowie in Zeichen einer Steigerung der allgemeinen Organisationshöhe im Sinne der Elevation von FRANZ.

Für eine optimale Deutung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge ist auch die phyletische Valenz der morphologischen Eigenschaften von grösster Bedeutung<sup>1</sup>. Die phyletische Valenz eines Merkmals hängt ab vom Grade seiner Bindung an den Bauplan einer Gruppe und der systematischen Ranghöhe des letzteren – Merkmalsunterschiede, welche in konstanter Weise mit tiefgreifenden Verschiedenheiten der Baupläne verbunden sind, besitzen eine hohe phyletische Valenz. In diesem Zusammenhang sind bei den Catarrhinen gewisse Eigenschaften des Gebisses ausserordentlich überschätzt worden. Das gilt zum Beispiel für die Ausbildung eines lingualen Höckers an den ersten unteren Prämolaaren. Hier wie in anderen Formeigenschaften zeigen die Pongiden eine sehr grosse Variabilität sogar im intraspezifischen Bereich (REMANE<sup>2</sup>).

Unter den Dryopitheciden ist bei *Sivapithecus sivalensis* ein bedeutender Innenhöcker neben dem labialen Haupthöcker des ersten unteren Prämolars verwirklicht worden. Und bei dem obermiozänen *Oreopithecus*, dessen angeblich vermittelnde Stellung zu den *Cercopithecoidea* HÜRZELER<sup>3</sup> in verdienstvoller Weise widerlegt hat, erreicht der linguale Höcker bei nahe die Höhe des labialen. Aber wie bei den Hominiden überragt auch der Aussenhöcker nicht die Höhe der Molaren. Dagegen sind die Höcker auffallend zugespitzt. Nicht durch seine Präsenz an sich, sondern in Gemeinschaft mit der relativen Höhe der Krone zum Niveau der okklusalen Molarenfläche und mit seiner Eigengestalt entspricht der Höcker einem kombinativen morphologischen Sachverhalt von gruppentypischer Art und bedeutender Valenz. Umgekehrt wird die phyletische Valenz der heteromorphen Caninusgruppe bei den Pongiden nicht durch die sektoriale

Gestalt des vorderen unteren Prämolaaren an sich bestimmt, sondern nur in Kombination mit der relativen Höhe von Innen- und Aussenhöcker sowie der Formbeziehung zum Caninus. Hominiden und Pongiden

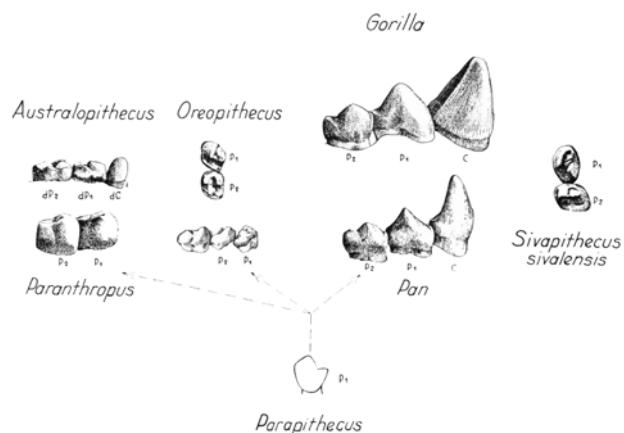


Abb. 3. Untere Prämolairen und unterer Caninus verschiedener Catarrhinen (labiale Seite für *Parapithecus*, *Australopithecus*, *Paranthropus*, *Oreopithecus*, *Gorilla* und *Pan*; okklusale Oberfläche für *Oreopithecus* und *Sivapithecus sivalensis*). C = Caninus; P1 = unterer erster Prämolar; P2 = unterer zweiter Prämolar. dC = Milchcaninus; dP1, dP2 = Milchmolaren. Man erkennt, dass bei *Sivapithecus* als Vertreter der *Dryopithecidae* am 1. Prämolar ein beträchtlicher Innenhöcker vorkommen kann, obwohl der Gesamtbau des Zahnes durch die relative Höhe des labialen Höckers und die mesiobukkale Vorwölbung das Merkmalskombinat der Pongiden zeigt. Bei *Parapithecus* ist noch kein Innenhöcker differenziert, und der Zahn ragt nicht oder kaum über die Molaren hinaus. Bei den Australopitheciden (*Australopithecus*, *Paranthropus*, etc.) entspricht dieser Zahn dem hominiden Typus.

überschneiden sich sowohl in der relativen Armlänge als auch in der relativen Beinlänge, während dagegen die Intermembralindizes weitgehend gruppenspezifisch sind (SCHULTZ<sup>1</sup>, HEBERER<sup>2</sup>). Viele Einzelmerkmale sind also für sich allein von sehr geringer, in kombinativem Zusammenspiel indessen von grosser phyletischer Valenz (Abb. 3 und 4).

Auf der ungenügenden Beurteilung der phyletischen Valenz beruhen viele jener Deutungen, die nicht dem Stande der Tatsachen gerecht werden. Das gilt zum Beispiel für die Weinertsche «Begründung» seiner Schimpansentheorie durch die Stirnhöhlen, den Spermientypus, die Präsenz des Os centrale usw.

Massgebend für die Rangstufe einer Gruppe sind vor allem: 1. das Ausmass der maximalen morphologischen Differenzen, welches innerhalb einer Gruppe im Vergleich zum Typus derselben erreicht wird; 2. die evolutive Wertigkeit dieser Differenzen (wobei die Zeichen der Elevation relativ viel stärker ins Gewicht fallen als die Spezialisationen s.str.) und 3. Ausmass und evolutive Wertigkeit der Differenzen zwischen dem morphologischen Typus der Gruppe und anderen ihr nicht subordinierten Kategorien.

<sup>1</sup> J. KÄLIN, Exper. 2, 272 (1946).

<sup>2</sup> A. REMANE, Z. Morph. Anthropol. 42, 288 (1952).

<sup>3</sup> J. HÜRZELER, Schweiz. Pal. Abhandl. (1949).

<sup>1</sup> A. H. SCHULTZ, Hum. Biol. 2, 303 (1930).

<sup>2</sup> G. HEBERER, Ergebni. Anat. Entwicklungsgesch. 34, 499 (1952).

## 2. Zur Nomenklatur der höheren Primaten

Gross sind gelegentlich die Schwierigkeiten, welche sich aus der Nichtbeachtung der internationalen Regeln der zoologischen Nomenklatur für die Klarstellung von Evolutionsfragen ergeben. Dadurch werden oft sachliche Differenzen in den Anschauungen über evolutive Zusammenhänge vorgetäuscht, die als solche nicht vorhanden sind. (Wie RICHTER<sup>1</sup> ausführt und aus der Gutachtenpraxis der internationalen Nomenklaturkommission, aus den Regeln selbst, sowie aus der Mitarbeit der paläontologischen Sektion an der Ausarbeitung der Regeln anlässlich der internationalen Zoologenkongresse hervorgeht, sind die Regeln für die Paläontologie nicht weniger gültig als für die Neozoologie.)

Schliesslich trägt zur Verwirrung auch die vielfach unzweckmässige Nomenklatur jener Kategorien bei, für welche die Regeln als solche nicht «verpflichten» oder bloss «Ratschläge» beschlossen wurden.

HEBERER<sup>2</sup> hält die Nomenklaturregeln als für die Paläontologie nicht verbindlich. Zur Begründung dieser Auffassung verweist er auf «die Benennungen, die häufig sogar nach den Regeln selbst unverbindlich sind, da sie nicht mit einer ausreichenden Diagnose verknüpft wurden». Der Einwand ist nicht stichhaltig, weil es sich ja hier um Fälle handelt, in welchen eine Voraussetzung eines gültigen Namens, das heisst die zureichende Diagnose des Typus (*nomenklatiorischen Typus*), nicht erfüllt wurde. Und wenn HEBERER bemerkt, «die Namen haben vielmehr nur den Wert individueller Fundkennzeichnung ohne taxonomische Geltung», so dürfte hier wieder eine ungenügende Beachtung der Beziehung von Nomenklatur und Taxonomie vorliegen. Die Aufgabe der Nomenklatur liegt nicht nur in der Einheitlichkeit der Namengebung; eine besondere Bedeutung derselben liegt darin, dass jeder Name eine bestimmte systematische Wertung zum Ausdruck bringt, das heisst eine Wertung des betreffenden *nomenklatiorischen Typus* als Vertreter einer bestimmten systematischen Kategorie. Der Name ist aber, wenn einmal gültig, unauslöschlich an ein bestimmtes *Individuum* gebunden, das *nomenklatiorische Typusindividuum*.

«An dem Typusindividuum, gleichviel unter welchem Artbegriff es von der Wissenschaft in dem unvermeidlichen Wechsel der taxonomischen Auffassungen jeweils untergebracht wird, haftet unlösbar der Name der Art und haften durch diesen dann die Namen aller höheren Einheiten» (RICHTER<sup>1</sup>). Für den Namen ist also, ob Gattungs- oder Artname oder Name einer Subspezies, das *nomenklatiorische Typusindividuum*

ein unabänderliches Richtmass. Diese Bindung ist die Garantie für den Anschluss des wissenschaftlichen Fortschrittes in der Systematik an das früher erreichte Wissen. Gerade dort, wo die Anschauungen über den Umfang der systematischen Einheiten und ihre Begriffe so verschieden sind wie in der Paläanthropologie, ist die korrekte Anwendung der «Regeln» dringend notwendig.



Abb. 4. Erster und zweiter unterer Prämolar (links) von *Oreopithecus bamboli* GERVAIS (Photo nach einem Gipsabguss von J. HÜRZELER). Okklusale Oberfläche.

Obwohl aber jeder Name eine ganz bestimmte taxonomische Wertung des betreffenden Typus zum Ausdruck bringt, ist die *Wertung als solche nicht ein nomenklatiorisches, sondern ein taxonomisches Problem*. Man kann also die Bedeutung und Zweckmässigkeit der Nomenklaturregeln nicht durch die mit dem Fortschritt der Genetik bedingten Änderungen des Artbegriffes in der Populationsgenetik entkräften; vielmehr ist gerade dann, wenn eine Änderung des Begriffes der betreffenden systematischen Rangstufe sich empfiehlt, die strikte Beobachtung der Regeln zu fordern.

HEBERER gliedert seine Familie der *Hominidae* in die Subfamilien der *Euhomininae* (= *Hominidae* SIMPSON) und *Praehomininae* (= *Australopithecinae* SIMPSON). Diese Bezeichnungen *Praehomininae* und *Euhomininae* für die Subfamilien sind ungültig. Artikel 4 der Regeln bestimmt: «Der Name der Familie wird gebildet durch Anfügung der Endung -idae, der Name der Unterfamilie durch Anfügung der Endung -inae an den Stamm des Namens derjenigen Gattung, die als Typus dient (Typusgattung, Familiencyclus).» Für die *Australopithecinae* ist *Australopithecus africanus* DART (1924) die Typusspezies der Typusgattung *Australopithecus*; der *nomenklatiorische Typus* ist ein Holotypus, gegeben durch den Kinderschädel von Taungs. Die Typusart ist ein Hologenotypus kraft Monotypie, weil der Autor bei der Veröffentlichung des Gattungs-

<sup>1</sup> R. RICHTER, *Einführung in die zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln* (Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, Frankfurt a.M. 1943).

<sup>2</sup> G. HEBERER, *Moderne Biologie*, Festschrift für Hans Nachtsheim (Berlin 1950), S. 131; *Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch.* 34, 499 (1952).

namens (DART, 1924) diesem nur eine Spezies zugeordnet hat.

Es ist nicht zu erkennen, dass innerhalb der Hominiden eine Mannigfaltigkeit von subordinierten und koordinierten Untergruppen der Art vorliegt, die in gewisser Hinsicht eine Parallele zeigen zu Differenzierungen von Haustierrassen. Es handelt sich hier um Vorgänge, welche mit dem Kulturleben zusammenhängen. Indessen darf nicht verkannt werden, dass bei der Rassenbildung von Mensch und Haustier doch weitgehend verschiedene Faktoren massgebend sind. Das Haustier wird vom Menschen in das Kulturmilieu eingefügt, ohne dass dieses vom Tier wesentlich und aus eigenem Antrieb verändert würde; das Haustier verhält sich also gegenüber dem Kulturmilieu in gewissem Sinne passiv. Der Mensch dagegen verändert und gestaltet seinen kulturellen Lebensraum in rastloser Dynamik, so dass fortschreitend die Kulturfaktoren immer mannigfaltiger werden. Auf das Haustier sind nur wenige und relativ konstante Kulturfaktoren, namentlich aber jener der Zuchtwahl, wirksam, während auf den Menschen *cum grano salis* das gesamte Kulturmilieu irgendwie einwirkt und für ihn direkt oder indirekt biologischer Bedeutungsträger wird. Die biologischen Wirkungen der Kulturräume auf den Menschen sind also ausserordentlich viel mannigfaltiger als ihre Wirkungen auf das Haustier<sup>1</sup>.

Schon in den rezenten Menschheitsgruppen liegen Kategorien vor, die nach der Auffassung mancher Autoren (VON EICKSTEDT<sup>2</sup>, PETERS<sup>3</sup>) im Rang unterhalb der Subspezies liegen. Diese Auffassung ist heute voll gerechtfertigt, da sie sich aus dem beim rezenten Menschen allein anzuwendenden genetischen Artbegriff ergibt. MAYR<sup>4</sup> hat am Cold Spring Harbor Symposium über quantitative Biologie schon 1950 alle Hominiden mit Ausnahme der *Pithecanthropus*-Gruppe (*Archaeanthropi*) unter die Speziesbezeichnung *Homo sapiens* gestellt. Die *Palaeanthropi* (Neandertalergruppe) und die *Neanthropi* (*sapiens*-Gruppe) werden von MAYR lediglich als Subspezies aufgefasst. Nimmt man diese Auffassung an, dann wäre es im Hinblick auf die Angleichungen von *Palaeanthropi* und *Archaeanthropi* gerechtfertigt, auch die letzteren als Subspezies anzusehen. Die Gruppenbezeichnung *Pithecanthropus* würde aber damit hinfällig, und die Bezeichnung für die *Archaeanthropi* von Peking und Java würde gesamthaft *Homo sapiens erectus* sein. Diese simplifizierende Systematik kann aber der realen Gruppenbildung in ihrer deutlichen Differenziertheit

nicht genügen. Sowohl die Funde von Peking als auch jene von Ngandong [*Pithecanthropus soloensis* (OPPEN-OORTH)] sind gegenüber der Typusform von *Pithecanthropus erectus* als rassenmässig verschieden zu bewerten. Infolgedessen muss die Unterscheidung von rangmässig unmittelbar anschliessenden Untergruppen der *Pithecanthropus*-Gruppe gewahrt bleiben, gleichviel, welchen systematischen Rang wir diesen Gruppen zuzubilligen wollen. Auf alle Fälle scheint es aber gerechtfertigt, den Hauptgruppen der fossilen Hominiden einen systematischen Rang zuzubilligen, welcher der Subspezies entspricht. Wenn wir aber die ganze *Pithecanthropus*-Gruppe zur Subspezies machen, geht nach den Nomenklaturregeln der Name *Pithecanthropus* verloren. Artikel 7 und 12 der Nomenklaturregeln bestimmen, dass ein gültiger Gattungsname zum Namen der Untergattung und ebenso ein gültiger Artnname zum Namen der Unterart wird, wenn eine Gattung zur Untergattung bzw. die Art zur Unterart wurde (und umgekehrt). Es wäre deshalb empfehlenswert, auf dem nächsten internationalen Anthropologenkongress ausdrücklich die Gültigkeit der zoologischen Nomenklaturregeln auch für die Anthropologie anzuerkennen, aber gleichzeitig eine Revision in diesem Sinne zu beantragen, dass in der Anthropologie ein gültig bestimmter Gattungs- oder Artnname auf alle Fälle zum Namen irgendeiner untergeordneten Gruppe werden soll, wenn die betreffende Kategorie zu einer solchen subordinierten Gruppe geworden ist. Die Bezeichnungen *Pithecanthropus pekinensis*, *Pithecanthropus erectus* und *Pithecanthropus soloensis* würden als solche dann bestehenbleiben, und der vollausgeschriebene Name wäre *Homo sapiens pithecanthropus erectus*, *Homo sapiens pithecanthropus pekinensis*, *Homo sapiens pithecanthropus soloensis* usw. Natürlich müssten dann die ständigen Wiederholungen des Gattungs- und Artnamens als überaus ermüdend empfunden werden. Dem wäre aber abzuholen durch die Bestimmung, dass in der Anthropologie für die Art *Homo sapiens* im Hinblick auf die sonst unvermeidbaren ständigen Wiederholungen Gattungs- und Artname auch bloss durch ihren Anfangsbuchstaben wiedergegeben werden dürfen, also *H. s. pithecanthropus erectus* usw.

Die Divergenzen zwischen den «Stammbaum»-Konstruktionen verschiedener Autoren beruhen zum Teil auf unzweckmässiger, irreführender Nomenklatur. Vielfache Verwirrung ist bei den Catarrhinen durch die mehrdeutige Anwendung und die gleitenden Begriffsverschiebungen entstanden, welche mit dem Terminus «Anthropomorphe» und «Anthropoide» sowie ihren sprachlichen Varianten praktiziert wurden. So bedeutet der Terminus «Anthropomorphe(s)»:  
 1. *Pongidae* und *Hylobatidae* (VALLOIS<sup>1</sup>, ABEL<sup>2</sup>, MON-

<sup>1</sup> Bildung und Wandlung biologischer Gruppen stehen mit kulturhistorischen Ereignissen in mannigfacher Wechselwirkung (woraus sich die Gefahr ergibt, den tiefgreifenden Unterschied zu überschauen, welcher in geistesgeschichtlichen Zusammenhängen gegenüber der biologischen Kontinuität im Evolutionsgeschehen besteht).

<sup>2</sup> E. VON EICKSTEDT, *Rassenkunde und Rassengeschichte der Menschheit*, Bd. 1 (F. Enke, Stuttgart 1937).

<sup>3</sup> H. B. PETERS, *Z. Rassenkunde* 6, 211 (1937).

<sup>4</sup> E. MAYR, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, Long Island Biol. Assoc. 15, 109 (1950).

<sup>1</sup> H. V. VALLOIS, in M. BOULE, *Les Hommes Fossiles*, 3. Aufl. (Masson & Cie, Paris 1946).

<sup>2</sup> O. ABEL, *Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere* (Fischer, Jena 1931).

TANDON<sup>1</sup>), 2. *Pongidae* (WEINERT<sup>2</sup>), 3. *Pongidae*, *Hylobatidae* und *Parapithecidae* (ARAMBOURG<sup>3</sup>), 4. alle nicht-cercopithecoiden catarrhinen Affen (HÜRZELER<sup>4</sup>). Die Bezeichnung «Anthropoide» wird verwendet sowohl für die Superfamilie der *Pongoidea* (VALLOIS<sup>5</sup>, STRAUS<sup>6</sup>; bei VALLOIS gleichzeitig mit «Anthropomorphe») wie für die Familie *Pongidae* (MONTANDON<sup>1</sup>, HOOTON<sup>7</sup>). Und leider hat SIMPSON für die Subordo der *Pithecoidea* den Mivartschen Namen *Anthropoidea* (MIVART<sup>8</sup>) wieder eingesetzt. Wegen seiner Vieldeutigkeit und im Hinblick darauf, dass er für die Rangstufen von Familie und Subfamilie nach den Nomenklaturregeln ungültig ist, scheint die gänzliche Ausschaltung des Wortstammes aus der Taxonomie dringend geboten.

### 3. Die evolutive Deutung der Catarrhinen

Die *Cercopithecoidea*, *Hominoidea* und *Pongoidea* lassen in ihren maximalen Größen der Zerebralisationsindizes drei Stufen der Elevation erkennen, die wir als protocatarrhine, mesocatarrhine und känocatarrhine Stufe bezeichnen können<sup>9</sup>. Und es zeigt sich, dass der mesocatarrhinen Stufe bei den Pongiden einerseits und der meso- sowie känocatarrhinen Stufe bei den Hominiden anderseits neben den divergenten auch parallele Züge der Evolution im Sinne eines sie gemeinsam umfassenden «Trends» zugeordnet sind. Sie sind zum Teil als Korrelate der zunehmenden Körpergrösse und der teilweise konvergenten funktionellen Beanspruchung durch die Körperhaltung deutbar. Wie innerhalb der Hominiden zwischen den *Archaeanthropi*, *Palaeanthropi* und *Neanthropi*, so zeigt sich hier wieder in grösserem Rahmen eine Parallelität von evolutiven Abläufen, die als ein generelles Geschehen in vielen Gruppen der Säugetiere hervortritt und durch parallele Mutation sowie gleichgerichteten Selektionsdruck mitbedingt werden. Dabei entsprechen die Hylobatiden noch weitgehend der protocatarrhinen Stufe. Umgekehrt haben die Australopitheciden in so hohem Masse gruppentypische Züge der Hominiden in der mesocatarrhinen Zerebralisationsphase vorweggenommen, dass sie von MAYR<sup>10</sup> mit den Hominiden im Genus *Homo* vereinigt werden<sup>11</sup>. Aus diesen Verhältnissen darf auf eine be-

sondere Intensität der Hominoiden-Evolution in vorpliozäner Zeit geschlossen werden. Eine zweite Beschleunigung der Evolutionsrate ist die Voraussetzung der eigentlichen Menschwerdung. Und die Bearbeitungen der neuen Dokumente der *Proconsul*- und *Limnopithecus*-Formen sprechen dafür, dass im Frühmiozän eine intensive tachytelische Evolutionsrate auch im Übergangsfeld zu den Pongiden vorlag. In beiden Gattungen ist der «brachiating type» der Lokomotion noch nicht ausgebildet und sind viele typophähne Eigenschaften der protocatarrhinen Stufe bewahrt.

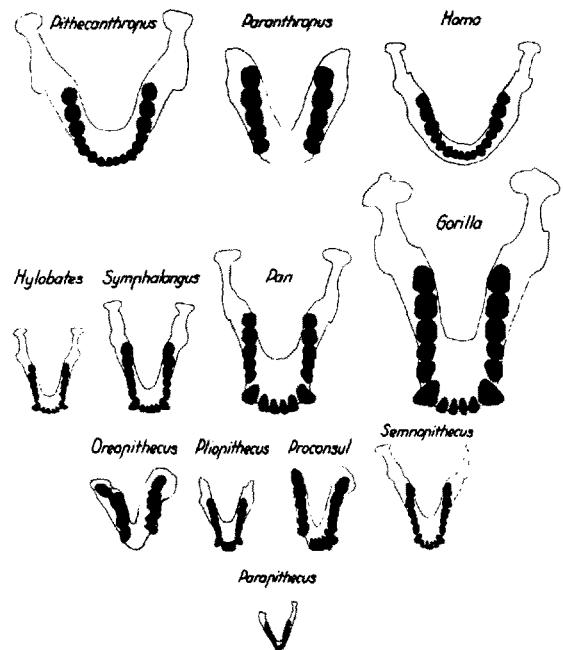


Abb. 5. Unterer Zahnbogen der Catarrhinen. Protocatarrhine Stufe: *Parapithecus* und untere Reihe; mesocatarrhine Stufe: mittlere Reihe; känocatarrhine Stufe: obere Reihe.

Im Hinblick auf die paläontologischen Dokumente ist in diesem Zusammenhang die phyletische Valenz von Unterkiefer und Gebiss besonders wichtig. Der Zahnbogen lässt im allgemeinen mit fortschreitender Elevation eine relative Verbreiterung im Bereich der Inzisiven und Canini erkennen. In der protocatarrhinen und mesocatarrhinen Stufe besteht ein «Trend» zur Verringerung der Divergenz der Unterkieferhälften (Abb. 5). Die unteren Molaren ergeben in einer präcatarrhinen Stufe, welche der protocatarrhinen Stufe vorgeschaltet ist, ein zunächst gegenüber dem Trigonid breiteres Talonid und ein deutliches Paraconid. Die oberen Molaren sind an der labialen Seite viel ausge dehnter als an der lingualen, das Trigon tritt deutlich hervor, und der Hypoconus ist in das Cingulum eingeschaltet. Einiges Licht auf die noch nicht genauer bekannten typophähnen Zustände im Gebiss der Protocatarrhinen scheinen die *Proconsul*-Gruppe und das Material von *Oreopithecus* zu werfen. Das Rudiment des Paraconids ist unverkennbar und das Talonid sehr ausgedehnt. Die Kontur der Symphyse ist wahrschein-

<sup>1</sup> G. MONTANDON, *L'homme préhistorique et les Pröhominins* (Masson & Cie, Paris 1943).

<sup>2</sup> H. WEINERT, *Ursprung der Menschheit* (Fr. Enke, Stuttgart 1932).

<sup>3</sup> C. ARAMBOURG, *Mammalia* 12, 123 (1948).

<sup>4</sup> J. HÜRZELER, Schweiz. Paläont. Abh. 66, 1 (1949).

<sup>5</sup> H. V. VALLOIS, in M. BOULE, *Les Hommes Fossiles*, 3. Aufl (Masson & Cie, Paris 1946).

<sup>6</sup> W. L. STRAUS, Jr., Quart. Rev. Biol. 24, 200 (1949).

<sup>7</sup> E. A. HOOTON, *Up from the ape*, Rev. ed. (Macmillan Comp., New York 1946).

<sup>8</sup> St. G. MIVART, Proc. Zool. Soc. London 1864, 611.

<sup>9</sup> Die Totalhirn-Indizes betragen: für die *Cercopitheidae* 52,3, für die *Pongidae* 66,1, und für rezentre Vertreter der *Hominidae* 214 [K. WIRZ, Acta Anat. 9, 134 (1950)].

<sup>10</sup> E. MAYR, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., Long Island Biol. Assoc. 15, 109 (1950).

<sup>11</sup> Diese taxonomische Praxis dürfte sich kaum durchsetzen, weil dann der Formenumfang des Genus bei weitem den «normalen» durchschnittlichen Rahmen der Gattung überschreiten würde.

lich im typophänen Zustand der Catarrhinen dem mesogeneiotischen Verhalten angenähert (Abb. 6). Im mesocatarrhinen Bereich tritt die hintere Trigonleiste als «crista obliqua» besonders hervor; der innere Molarenrand wird relativ länger, und in den unteren Molaren tritt die charakteristische Disposition der fünf Hauptköcker auf. Das Furchensystem erreicht das Bild des «Dryopithecus-pattern».

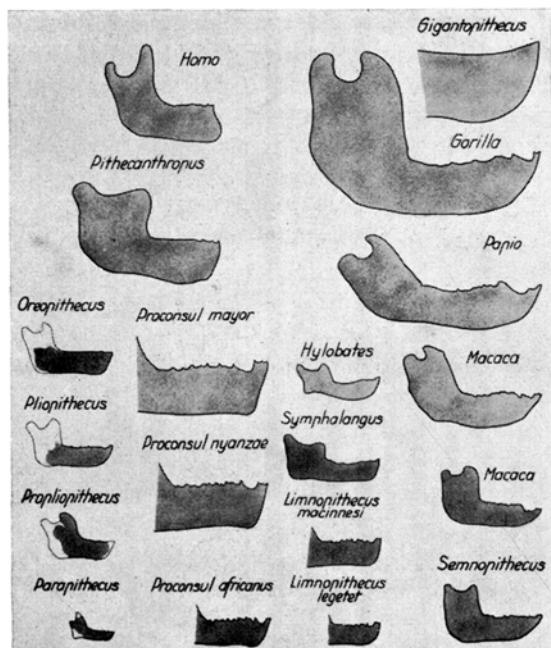


Abb. 6. Unterkiefer verschiedener Catarrhinen in normalem Größenverhältnis in der Norma lateralis. Man erkennt die geringe phyletische Valenz der Kieferform und der relativen Asthöhe. Bei *Proconsul*, *Limnopithecus*, *Oreopithecus* und einigermassen bei *Parapithecus* scheint eine gewisse Annäherung an das mesogeneiotische Profil (mit geringer Rundung der Symphysen-Kontur) den typophänen Zustand der Catarrhinen anzudeuten.

Von grösster Tragweite für die evolutive Deutung der Primaten ist durch die neuen Untersuchungen HÜRZELERS<sup>1</sup> das Material von *Oreopithecus bambolii* geworden (zur Hauptsache 8 Oberkiefer und 7 Unterkieferfragmente sowie Zähne). Die früher herrschende Deutung dieser aus dem oberen Miozän der Toscana stammenden Form als Vertreter der *Cercopithecoidea* oder im Sinne einer Vorstufe der letzteren war nur möglich auf Grund der unzulänglichen Abbildungen und Abgüsse. Die ausserordentlich sorgfältigen Untersuchungen HÜRZELERS<sup>2</sup> lassen am Gebiss Züge erkennen, welche für beide Superfamilien der höheren Catarrhinen (*Hominoidea* und *Pongoidea*) als weitgehend typophän zu erachten sind. Die unteren Molaren zeigen 4 Haupthöcker, von welchen die lingualen gegenüber den labialen schwach nach hinten verschoben sind, und eine «Crista obliqua» mit eingeschaltetem Mesoconid zwischen Metaconid und Hypoconid. Ein

Rudiment des Paraconides am 1. Molar ist noch ziemlich stark. Hierin wie in der Grösse des Talonides sind bei *Oreopithecus* primitive Züge der protocatarrhinen Stufe bewahrt worden. Auch die oberen Molaren sind durch 4 Haupthöcker ausgezeichnet, von denen die lingualen wiederum eine relative Verschiebung nach hinten aufweisen. Alles spricht dafür, dass der hintere Innenhöcker aus der primitiven Randleiste, dem «Cingulum», hervorgegangen, also ein echter Hypoconus sei. [Die Natur des hinteren Innenhöckers der *Cercopithecoidea* ist noch nicht endgültig sichergestellt; doch scheint es sich eher um einen *Pseudohypoconus*, das heisst um eine vom Cingulum primär unabhängige Bildung, zu handeln. HEBERER<sup>1</sup> hat *Oreopithecus* als Vertreter seiner Pongiden (= *Pongoidea* KÄLIN) interpretiert, allerdings mit dem bezeichnenden Hinweis, dass es sich um einen «besonderen Pongidentypus» handle. Gegen diese taxonomische Beurteilung spricht aber schon der von HEBERER selbst betonte Charakter der sogenannten «Caninusgruppe» mit ihrer Abweichung vom heteromorphen Bauplan (mit sektorialer Form des ersten unteren Prämolars und mit Diastema) sowie die Gestalt des Unterkiefers mit der Form der Symphyse (wobei wiederum protocatarrhine Eigenschaften vorliegen).]

Die Frage nach der taxonomischen Einstufung ist nun aber durch HÜRZELER<sup>2</sup> in einer Proportionsanalyse der Unterkieferzähne in neuem Lichte beantwortet worden. Die Längenproportionen der Zähne entsprechen in Ober- und Unterkiefer im wesentlichen den charakteristischen Verhältnissen der *Hominoidea*, wobei vor allem die weitgehende Parallelität der relativen Längenunterschiede in den Zähnen des Unterkiefers mit jenen bei *Paranthropus crassidens* (als Vertreter der *Australopithecidae*) besonders in die Augen springt. Ein noch unveröffentlichtes Fragment der Ulna zeigt in der Ausbildung des Olecranon und in der Konfiguration der Incisura radialis das gruppentypische Verhalten der *Hominoidea* und widerspricht ebenfalls der Einordnung in die *Pongoidea*. Dasselbe gilt für das Fehlen der Diastemata, für die Orientierung der Incisiven, und für die Grösse des Femurkopfes im Vergleich zum Ulnafragment. So ist der Schluss gerechtfertigt, dass wir *Oreopithecus* als Vertreter einer neuen Gruppe der *Hominoidea* (= *Hominidae* SIMPSONS) zu bewerten haben, deren phyletische Bedeutung schon aus dem relativ hohen Alter (oberes Miozän Europas) hervorgeht.

Die evolutive Divergenz bei Hominiden und Pongiden ist in den hinteren Extremitäten besonders deutlich (KÄLIN<sup>3</sup>). Dabei werden die Verhältnisse der Pongiden durch den Begriff des Greiffusses nur in sehr unvollkommener Weise charakterisiert. Vielmehr sind hier konstruktive Züge für die Greiffunktion kombiniert mit Sonderheiten, durch welche beim Klettern der Rumpf aufwärtsgestemmt wird: es ist

<sup>1</sup> J. HÜRZELER, Schweiz. paläont. Abh. 66, 1 (1949); Verh. naturf. Ges. Basel 65, 88 (1954).

<sup>2</sup> J. HÜRZELER, Schweiz. paläont. Abhandl. (1949).

<sup>3</sup> G. HEBERER, Ergebni. Anat. Entwicklungsgesch. 34, 499 (1952).

<sup>2</sup> J. HÜRZELER, Verh. Natf. Ges. Basel (1954).

<sup>3</sup> J. KÄLIN, Verh. Schweiz. natf. Ges. (1952).

eine Stemm-Greif-Extremität mit permanenter Flexion in Hüft- und Kniegelenk sowie Genu-varum-Stellung. Es handelt sich um eine «Hockstellung», die beim Stehen und beim Gehen in quadrupeder und in bipeder Haltung bewahrt wird. So entsteht im Fuss eine horizontale Druckkomponente, welche vom abduzier-ten 1. Strahl (dem Grosszehenstrahl) aufgefangen werden muss. [Gegenüber menschlichen Verhältnissen ist die Divergenz der evolutiven Differenzierung in folgenden Punkten besonders wichtig: Fehlen eines sogenannten Längsgewölbes mit der dabei kennzeichnenden proximalen Überlagerung der inneren Reihe von Fusswurzelknochen über die äussere Reihe, mediodialt orientierte Diarthrose des Leboucq'schen Gelenkes für den Grosszehenstrahl an Stelle der menschlichen Amphiarthrose, flachere Stellung der Facies malleolaris tibialis am Talus, geringere Neigung des Hauptdurchmessers an der Gelenkfläche vom Kopf des Talus (facies articularis navicularis), starke Neigung der Tuberachse am Calcaneus, condylusartige Bildung im Bereich der Facies articularis talaris proximalis am Calcaneus, distaler Diaphysenwinkel der Tibia viel kleiner als 90°, stärkere Ausbildung des medialen Condylus am Femur im Vergleich zum lateralen Condylus, partielle Homologie und Tendenz zur Rudimentierung des Musculus quadratus plantae, Verhinderung der Extension in Hüft- und Kniegelenk durch passive Insuffizienz der Flexoren.]

In diesem Zusammenhang ist auch die Divergenz der Beckenkonstruktionen von besonderem Interesse. Es handelt sich beim Menschen um eine Knickung zwischen dorsaler und ventraler Beckenpartie, welche im Vergleich zu anderen Catarrhinen das Resultat einer Abbiegung des Ramus ossis ischii und der Pars symphysica des Ramus ossis pubis in kaudodorsaler Richtung darstellt. Dies, zusammen mit der Bildung des Promontorium, hat die starke Neigung der Symphyse in Normalstellung zur Folge. Ferner gehört in diesen Zusammenhang die Abdrehung der Darmbeinschaufern nach vorn und die geringe Iliumlänge. Während in der Richtung der Pongidenevolution der Unterschied in der relativen Höhenlage von Symphision und Scalenion<sup>1</sup> (welches durch die Tangente vom Mittelpunkt der Gelenkpfanne zur Facies auricularis an ihrer Vorderseite bestimmt wird) vergrössert wurde, zeigt der Mensch einen gegenüber dem typophären Zustand der Catarrhinen viel geringeren Höhenunterschied dieser Punkte (Abb. 7).

Die evolutive Bewertung ergibt hier eine merkwürdige Situation. Neben den Eigenschaften, welche deutlich die progressive Evolution zur Bipedie veranschaulichen, liegen nämlich beim Menschen in weitem

Umfang Merkmale vor, welche im Hinblick auf den Catarrhinentypus als typophän oder doch typus-näher zu bewerten sind und in hohem Masse an die Verhältnisse niederer Altweltaffen erinnern. Dahin gehören: Die Grösse des distalen Diaphysenwinkels, die Steilstellung der Facies malleolaris tibialis, die stärkere Ausbildung des Condylus medialis am Femur im Vergleich zum lateralen Condylus mit der Divergenz der Condylentangenten in mediader Richtung, die geringere Neigung der Tuberachse am Fersenbein, die Proportionen der Cuneiformia I-III sowie des Naviculare tarsi, usw. Bezeichnenderweise übertrifft beim Menschen wie bei den primitiven Catarrhinen die

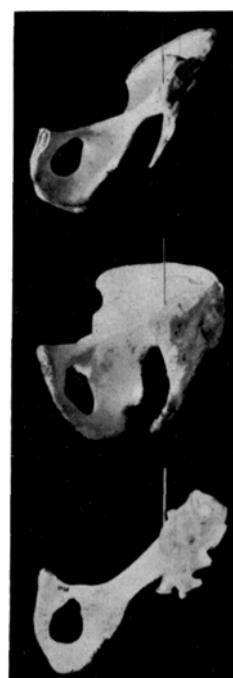


Abb. 7. Beckenkonstruktion der *Cercopithecoidea*, *Pongoidea* und *Hominoidea* (Norma medialis der rechten Beckenhälfte, ventrale Tangente in der Medianebene am ersten Sacralwirbel senkrecht orientiert). Oben: *Gorilla gorilla* WYMAN; Mitte: *Homo sapiens* L.; unten: *Lasiopyga mona* (SCHREB.).

Länge der hinteren Extremitäten jene der vorderen, während bei den *Pongoidea* die Proportionen umgekehrt sind. Und es hängt nicht nur mit der Gewohnheitsbildung des Tieres zusammen, sondern ist in anatomischen Sachverhalten begründet, wenn bei den Pongiden die Dorsalseiten der (meist basalen) Phalangen der Hand in der quadrupeden Stellung aufgestützt werden, während beim menschlichen Kleinkind in der entsprechenden Haltung wie bei den *Cercopithecoidea* die Volarfläche der Hand auf der Unterlage ruht. Daselbe gilt allerdings für die Hylobatiden, welche trotz ihrer zum Teil hohen Spezialisation gewisse typophäne Züge der protocatarrhinen Stufe bewahrt haben, welche bei den Pongiden verschwunden sind. (Diese Verhältnisse zeigen deutlich, dass die eigentliche Vorstufe der menschlichen Extremitäten nicht dem Typus

<sup>1</sup> Das Scalenion habe ich definiert als «jener Punkt, welcher durch eine Tangente an die kraniale Partie der Facies auricularis bestimmt wird, die von der Projektion des Mittelpunktes vom Acetabulum auf die Innenseite des Os coxae ausgeht.» (J. KÄLIN, Eine neue Untersuchungsmethode zur Morphologie des Primatenbeckens, Verh. Schweiz. nat. Ges., Lugano 1953.)

Tabelle II

Differentielle Beurteilung gruppentypischer Merkmale von rezenten Hominiden und Pongiden  
in bezug auf den Catarrhinentypus

A. Merkmale paralleler evolutiver Trends

1. Fortschreitende Zerebralisation (Pong.: Totalhirnindex 66,1, Neopalliumindex 49, Stammhirnindex 4,47; Hom.: Totalhirnindex 214, Neopalliumindex 170, Stammhirnindex 10) +	
2. Reduktion der orbitalen Invagination in die Schädelhöhle	
3. Relative Vergrösserung des Parietallappens	
4. Relative Verkleinerung von Insula und Occipitallappens	
5. Retardierung des Durchbruchs der 1. Dentition (Pong. 3.-11. Monat; Hom. 8.-28. Monat)*	
6. Retardierung des Durchbruchs der 2. Dentition (Pong. 3.-11. Jahr; Hom. 7.-20. Jahr)*	
7. Zeitliche Verschiebung des typischen Durchbruchs der 2. Molaren relativ zum Milchgebiss	
8. Vergrösserung der embryonalen Wachstumsrate (Geburtsgewicht: Pong. 1,5 kg; Hom. 3,2 kg)	
9. Prolongierung der postembryonalen Entwicklung (Pong. bis 11. Jahr; Hom. bis 20. Jahr)	
10. Durchschnittliche Zunahme des arttypischen Körpergewichtes	
11. Retardierung der Geschlechtsreife (Pong. 5.-10. Jahr; Hom. 13.-15. Jahr)	
12. Prolongierung des Abschlusses des Gehirnwachstums	
13. Verlängerung der typischen totalen Lebensdauer (Pong. 35 Jahre; Hom. 75 Jahre)*	
14. Zunahme der postembryonalen Wachstumsrate (Pong. 4-15 kg pro Jahr; Hom. 4 kg pro Jahr)*	P →
15. Reduktion der Zahl der Caudalwirbel (Pong. 2,9; Hom. 3,8)*	P = H
16. Zunahme der Zahl der Sacralwirbel (Pong. 5,6; Hom. 5,3)*	H →
17. Reduktion der Zahl der Thoracolumbalwirbel (Pong. 16,4; Hom. 16,9)*	P = H
18.-20. Zunahme der relativen Schulterbreite, der relativen Hüftbreite, des Brustindex	M:P → P = H
21.-22. Zunahme der relativen Kopfgrösse und des Brustumfangs	M:P → P = H
23. Zunahme der relativen Halslänge	H →
24. Ausbildung des Promontorium	P = H
25. Zunahme des Pubis-Ilium-Winkel (> 100°)	P = H
26. Fortschreitende Verschmelzung der Komponenten des Corpus sterni	H →
27. Zunehmender Trend zur Abgliederung der Nasenknorpel	P = H
28. Zunehmender Trend zur Verschmelzung von Prämaxillare und Maxillare	H →
29. Zunehmender Trend zur Verschmelzung von Centrale und Naviculare der Hand	P = H
30. Zunahme der relativen Breite des Manubrium sterni in % der Rumpfhöhe (Pong. 12,6; Hom. 12)*	H →
31. Zunahme der relativen Breite des Ilium (Pong. 74; Hom. 122)*	P →
32. Zunahme der Fossa-iliaca-Breite in % der Rumpfhöhe (Pong. 22,3; Hom. 18)*	H →
33. Zunahme der sacralen Oberflächenbreite in % der Rumpfhöhe (Pong. 6,7; Hom. 12)*	P →
34. Zunahme der relativen Oberarmlänge (Pong. 65-78; Hom. 64)•	H →
35. Zunahme der relativen Unterarmlänge (Pong. 57-76; Hom. 53)•	P →
36. Zunahme der relativen Handlänge (Pong. 40-59; Hom. 37)•	H →
37. Zunahme der relativen Oberschenkellänge (Pong. 59-68; Hom. 86)•	P →
38. Zunahme der relativen Unterschenkellänge (Pong. 46-54; Hom. 73)•	H →
39. Zunahme der relativen Fusslänge (Pong. 45-68; Hom. 49)•	H →
40. Trend zur Verdrängung der Frontobasal-Naht durch Spheno-Ethmoidal-Naht	P →
41. Trend zur Reduktion des Windungsreliefs in der Schädelhöhle	H →

+ nach WIRZ

\* nach SCHULTZ, zum Teil umgerechnet

• nach MOLLISON, SCHULTZ und KÄLIN, zum Teil umgerechnet

stemmgreifkletternder «Anthropoiden» entsprach, sondern einer urtypischen Form des kletternden Primatenfusses näher stand.)

Die Konstruktion der menschlichen Stand- und Schreitextremität gehört zu den unentbehrlichen Voraussetzungen unserer aufrechten Körperhaltung. Ohne den Erwerb dieser Haltung im Stehen wie im Gehen mit den vom Tragen der Körperlast befreiten Armen und Händen wäre aber die dem Menschen eigene Lebensform nicht denkbar. (Auch der Bau von Fuss und Bein gehört also zu jenen biologischen Sonderheiten, welche wie die Gesetzlichkeiten unseres Körperwachstums, die Zerebralisation usw. ein einheitliches Korrelat bilden zur Eigenart menschlicher Umweltbezogenheit.) Diese verschafft dem Menschen in ihrer Umweltoffenheit und Freiheit des Verhaltens eine beispiellose Überlegenheit in der Überwindung

ökologischer Schranken und in der Sicherungsmöglichkeit seiner biologischen Existenz. Diese Situation erlaubt uns, alle sonderheitlichen morphologischen Korrelate der menschlichen Umweltbezogenheit unter den Begriff der Elevation zu stellen.

In Tabelle II A und B sind die Merkmale divergenter und paralleler evolutiver Trends bei Pongiden und Hominiden zusammengestellt. Das Zeichen «s» gibt Spezialisationen, das Zeichen «e» Elevationen an. Ein Pfeil kennzeichnet die vom typophären Zustand entferntere evolutive Stufe in den parallelen Trends von Hominiden (H) und Pongiden (P). Unter «B» (Merkmale divergenter evolutiver Trends) bedeutet ein «t» den typophären oder typusnahen Zustand.

Die Diskrepanz zwischen den menschlichen Elevationen und den pongiden Spezialisationen sowie die

Tabelle II

## B. Merkmale divergenter evolutiver Trends

## Rezente Pongiden

1. Normalstellung « genu-varum » mit Flexion im Knie . . . . .
2. 1. Zehe in Normalstellung stark abduziert . . . . .
3. Leboucqsches Gelenk mediodistale Diarthrose . . . . .
4. Facies malleolaris tibialis flacher . . . . .
5. Tuberachse stark geneigt . . . . .
6. Condylentangente am Femur mediad divergierend . . . . .
7. Distaler Diaphysenwinkel < 90° . . . . .
8. Musculus quadratus plantae ohne Caput mediale; rudimentär . . . . .
9. Cuneiformia und Naviculare relativ kürzer . . . . .
10. Hand in quadrupeder Stellung dorsal auf Phalangen gestellt . . . . .
11. Abnahme des Skalenion-Sympyssion-Höhen-Index (55)
12. Keine Knickung zwischen dorsalem und ventralem Beckenteil . . . . .
13. Verlängerung des Ilium . . . . .
14. Einheitlicher Musculus glutaeus superficialis . . . . .
15. Längsgewölbe des Fusses fehlend . . . . .
16. Tarsus kaum verlängert (relative Länge 35,2) . . . . .
17. Grosszehe samt Metatarsale nicht verlängert (relative Länge 37,9) . . . . .
18. Daumen samt Metacarpale nicht verlängert (relative Länge 34,5) . . . . .
19. Ontogenetische Rotation des Grundgelenkes der Grosszehe (Achsenwinkel 120,6°) . . . . .
20. Vordere Extremität länger als hintere (Intermembral-Index des Skeletts > 110) . . . . .
21. Basalplatte («simian shelf») . . . . .
22. Angleichen des 1. unteren Prämolars an den Caninus mit Übergangen der Zahnreihe . . . . .
23. Diastemata . . . . .
24. U-Form des Zahnbogens; Zahnbogen lang . . . . .
25. Ala parva wenig abgesetzt . . . . .
26. Starke Verkleinerung des Kyphosewinkels bei Jungen mit positiver Allometrie des präclivalen Basissteiles . . . . .
27. Orbita wenig vom Gehirn bedeckt . . . . .
28. Fossa mandibularis ohne Pars tympanica . . . . .
29. Processus postglenoidalis vorhanden . . . . .
30. Jochbogen relativ zur Orbita tiefliegend . . . . .
31. Starker Trend zu Überstrukturen des Schädels . . . . .
32. Starker Trend zu Nahtverschluss . . . . .
33. Trend zu früherem Verschluss der proximalen Humerusepiphyse . . . . .
34. Milchcaninus nach dem 2. Milchmolar durchbrechend . . . . .
35. Caninus des Dauergebisses nach dem 2. Molar durchbrechend . . . . .
36. Kein intensiviertes Längenwachstum der unteren Extremitäten . . . . .
37. Keine starke Verlangsamung des Wachstums nach dem 1. postfötalen Jahr . . . . .
38. Kein gesteigertes Pubertätswachstum . . . . .

## Rezente Hominiden

1. Normalstellung « genu-valgum » mit Extension im Knie . . . . .
2. 1. Zehe in Normalstellung adduziert . . . . .
3. Leboucqsches Gelenk distale Amphiarthrose . . . . .
4. Facies malleolaris tibialis steiler . . . . .
5. Tuber-Achse wenig geneigt . . . . .
6. Condylentangente am Femur laterad divergierend . . . . .
7. Distaler Diaphysenwinkel etwa 90° . . . . .
8. Musculus quadratus plantae mit Caput mediale . . . . .
9. Cuneiformia und Naviculare relativ länger . . . . .
10. Hand in quadrupeder Stellung auf Volarfläche gestellt (Kleinkind) . . . . .
11. Höchstens geringe Zunahme des Skalenion-Sympyssion-Höhen-Index (105) . . . . .
12. Knickung zwischen dorsalem und ventralem Beckenteil . . . . .
13. Keine Verlängerung des Ilium . . . . .
14. Musculus glutaeus superficialis in M. glutaeus maximus, Tensor fasciae latae und Fascie differenziert . . . . .
15. Konstruktion des Längsgewölbés im Fuss . . . . .
16. Tarsus stark verlängert (relative Länge 49,2) . . . . .
17. Grosszehe samt Metatarsale verlängert (relative Länge 49,3) . . . . .
18. Daumen samt Metacarpale verlängert (relative Länge 50,8) . . . . .
19. Keine ontogenetische Rotation des Grundgelenkes der Grosszehe (Achsen-Winkel 178°) . . . . .
20. Vordere Extremität kürzer als hintere (Intermembral-Index des Skeletts < 80) . . . . .
21. Keine Basalplatte . . . . .
22. Starker Molarisierungstrend des 1. unteren Prämolars ohne Übergangen der Zahnreihe . . . . .
23. Keine Diastemata . . . . .
24. Parabolische Form des Zahnbogens: Zahnbogen kurz . . . . .
25. Ala parva stark abgesetzt . . . . .
26. Verkleinerung des Kyphosewinkels gering, weitgehende Bewahrung embryonaler Wachstumsproportionen im präclivalen Basisteil . . . . .
27. Orbita stark vom Gehirn bedeckt . . . . .
28. Fossa mandibularis mit Pars tympanica . . . . .
29. Kein Processus postglenoidalis . . . . .
30. Jochbogen relativ zur Orbita hochliegend . . . . .
31. Geringer Trend zu Überstrukturen des Schädels . . . . .
32. Geringer Trend zu Nahtverschluss . . . . .
33. Kein Trend zu früherem Verschluss der proximalen Humerusepiphyse . . . . .
34. Milchcaninus vor dem 2. Milchmolar durchbrechend . . . . .
35. Caninus des Dauergebisses vor dem 2. Molar durchbrechend . . . . .
36. Stark intensiviertes Längenwachstum der unteren Extremitäten im 1. postfötalen Jahr . . . . .
37. Starke Verlangsamung des Wachstums nach dem 1. postfötalen Jahr . . . . .
38. Gesteigertes Pubertätswachstum . . . . .

Die in diesen Tabellen angegebenen Zahlenwerte sind den Arbeiten von MOLLISON (1910), SCHULTZ (1933, 1936), WIRZ (1950) und KÄLIN (1952, 1954) entnommen.

für Protocatarrhinen als typophän zu betrachtenden Merkmale der Hominiden berechtigen zu der Annahme, dass die Wurzelgruppe der *Homoidea* und der *Pongoidea* vieler gruppentypischer Züge der letzteren entbehrt. (In gleicher Richtung verweisen die vielen typophänischen Züge der Protocatarrhinen bei *Proconsul* und *Limnopithecus* sowie die vom Material der Australopitheciden gestützte Erkenntnis, dass viele gemeinsame Merkmalsprägungen von Pongiden und Hominiden in paralleler Evolution entstanden sind.) (Abb.8.)

Ob eine solche Wurzelgruppe noch zu den *Pongoidea* zu rechnen sei, hängt von den taxonomischen Prinzipien ab. Auch hier handelt es sich wieder um den Konflikt zwischen «horizontaler» und «vertikaler» Klassifikation. Die Überwertung der «vertikalen» Klassifikation stützt sich hauptsächlich auf die Meinung, dass 1. auch im supragenerischen Bereich das natürliche System in erster Linie die Kontinuität genetischer Zusammenhänge als solche darzustellen habe und dass jede Kategorie monophyletischen Ursprungs sei. Diese Formel

ist ausserordentlich irreführend, da zwar letztlich wohl die monophyletische Verankerung auch jeder höheren Kategorie in der Aszendenz anzunehmen ist, die monophyletische Isolation aber in weitem Umfange innerhalb einer rangmässig koordinierten Gruppe niederer evolutiver Wertigkeit verwirklicht wurde. Dass zum Beispiel die Simponschen Superfamilien der *Cebidoidea*, der *Cercopithecoidea* und der *Homoidea* (*Pongoidea* + *Homoidea* + *Parapithecoidea* KÄLIN) wahrscheinlich in verschiedenen Evolutionslinien aus der Subordnung der *Prosimii* zu jener der *Pithecoidea* evoluiert haben, wird fast allgemein zugegeben.

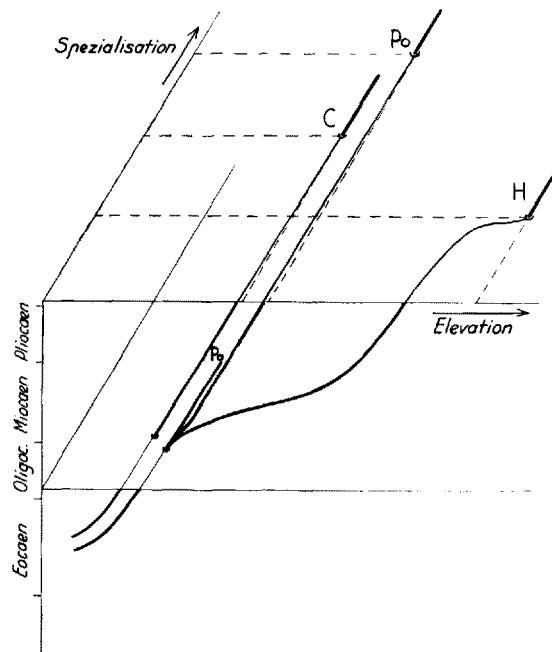


Abb. 8. Schema des Verhältnisses von Elevation und Spezialisierung der *Homoidea* (H), *Pongoidea* (Po), *Parapithecoidea* (Pa) und *Cercopithecoidea* (C). Der Unterschied der die Elevation veranschaulichenden Distanzen zwischen C, Po und H entspricht ungefähr der Differenz der nach PORTMANN und WITZ berechneten Zerebralisationsindizes für das Totalhirn.

Häufig wird die Meinung vertreten, dass Formverwandtschaft als Ausdruck zeitlicher Distanz der genetischen Isolation zu betrachten sei. Die Behauptung SIMPSONS<sup>1</sup>: «that members of one group are more nearly related to each other than to the members of other groups of the same rank», ist unhaltbar. Formverwandtschaft und genetische Verwandtschaft von Vertretern systematischer Gruppen gleichen Ranges kann enger sein als jene von Vertretern innerhalb einer subordinierten Gruppe einer solchen Kategorie. So sind die Plazentalsäuger den am nächsten stehenden Vertretern der Iktidosaurier in den Deltatheridiidae morphologisch und genetisch näher verwandt als den meisten modernen Säugetieren. Durch die einseitige Bevorzugung der «vertikalen» Klassifikation wird die Erfassung der interessantesten Aspekte der Phylogenetese

durch das System vernachlässigt. Sie betreffen gruppentypische rektilineare und divergente Evolutions-tendenzen» (Trends), und zwar Vorgänge der Elevation im Sinne von FRANZ sowie die Bildung von Gruppen bestimmter Spezialisationsrichtungen. Es sind die evolutiven Prozesse, welche im Hinblick auf den adaptiven Rost im Sinne von SIMPSON mit ihm als phyletische und Quantenevolution bezeichnet werden können.

In diesem Zusammenhang sind die wertvollen Richtlinien von Bedeutung, welche SIMPSON<sup>1</sup> für die Unterscheidung von «vertikalen Arten» aufgestellt hat. Darnach müssen fossile Populationen aus verschiedenen Zeithorizonten als zu verschiedenen «vertikalen Arten» gehörig angesehen werden, wenn sie wenigstens in einem Merkmal keine Überschneidung der Variationsbreite aufweisen. Dadurch kann der Begriff der «vertikalen Art» im Sinne des Paläontologen auch zu einer mehr oder weniger grossen Annäherung an den genetischen Artbegriff werden.

SIMPSON hat gezeigt, dass aus pragmatischen Gründen unterschiedliche Begriffe der Spezies notwendig sind, unter denen aber heute der genetische Speziesbegriff im Sinne der Definition von DOBZHANSKY<sup>2</sup> eine zentrale Bedeutung gewonnen hat: «Species in sexual cross fertilizing organisms are groups of populations which are reproductively isolated to the extent that the exchange of genes between them is absent or so slow that the genetic differences are not diminished or swamped.» Im genetischen Speziesbegriff verstehen wir unter einer Art eine Fortpflanzungsgemeinschaft, in welcher jede erbliche Besonderheit einer Untergruppe oder eines Individuums im Prinzip auf alle Nachkommen jeder anderen Untergruppe oder jedes anderen Individuums durch Kreuzung übertragen werden kann. Es handelt sich hier um einen Begriff, welcher unmittelbar nur auf natürliche Formgruppen anwendbar ist die in der Gegenwart existieren, und von jeder anderen derartigen Gruppe sich unterscheiden lassen, weil sie fortpflanzungsmässig gegeneinander isoliert sind. Dem genetischen Speziesbegriff entsprechen also sogenannte «horizontale Arten», das heisst Formgruppen, die im gleichen Zeithorizont in ein und demselben Querschnitt eines verzweigten Abstammungssystems oder «Stammbaumes» liegen. Es leuchtet aber ein, dass in stammesgeschichtlicher Schau die genetischen Vorstufen der «horizontalen Arten» eines bestimmten Zeithorizontes in der Vergangenheit zusammenlaufen und in grösseren oder kleineren Zeitabständen immer wieder in gemeinsame Stammmarten übergehen.

Insofern als im Querschnitt durch den Ablauf der Zeit getrennte Fortpflanzungsgemeinschaften wirklich unterscheidbar sind, entspricht dem genetischen Artbegriff eine Realität. Aber diese Realität ist keine na-

<sup>1</sup> G. G. SIMPSON, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 85, 1 (1945).

<sup>2</sup> T. DOBZHANSKY, Amer. J. Phys. Anthropol. n. s. 2, 251 (1944).

türliche Einheit, weil ja in der stammesgeschichtlichen Perspektive die genetischen Arten in der Vergangenheit kontinuierlich zusammenhängen. Beim Vergleich von paläontologischen Dokumenten ist es vielfach

logisch-phyletische Spezies der Paläontologen. Sie ist durchaus nominalistisch.

Diese Situation liegt vor, wenn in einer Formenreihe übereinanderliegender Horizonte die Mittelwerte (in wenigstens einem Merkmal) aus dem Anfangs- und dem Endhorizont so verschieden sind, dass der Mittelwert des Anfangshorizontes ausserhalb der Variationsbreite im Endhorizont und umgekehrt der Mittelwert in diesem ausserhalb der Variationsbreite im Anfangshorizont liegt (Abb. 9). Die optimale Lösung besteht also hier letztlich darin, dass in der Zeugungsfolge der Populationen ein Netzwerk, also im fortschreitenden Formenwandel derselben ein Ausschnitt des genetischen Kontinuum zur Kategorie der Spezies zusammengefasst wird, welcher der bestmöglichen Annäherung an das Ausmass der Variabilität bei einer möglichst nahe verwandten rezenten Art entspricht. Das Prinzip der möglichsten Angleichung in den Kriterien von «horizontalen» und «vertikalen» Kategorien im Sinne von SIMPSON kann auch auf die supraspezifischen Gruppen Anwendung finden. Es verhindert dann die einseitigen Tendenzen der «Vertikalisten» wie der «Horizontalisten». Denn auch die höheren Kategorien gehen ja im Prinzip kontinuierlich ineinander über. Es empfiehlt sich deshalb, im Werdestrom des Evolutionsgeschehens den systematischen Rang einer Kategorie lediglich durch das Ausmass und die evolutive Wertigkeit der Bauplanänderungen zu bestimmen. Der systematische Rang beispielsweise der *Pongoidea* ist dann schon gerechtfertigt durch die morphologische Differenz der *Proconsul*-gruppe oder der *Limnopithecus*-gruppe gegenüber den heutigen Formen. Bei genügender paläontologischer Dokumentierung des evolutiven Zusammenhangs sind ja auch die Grenzen zwischen den höchsten Kategorien nicht scharf, sondern

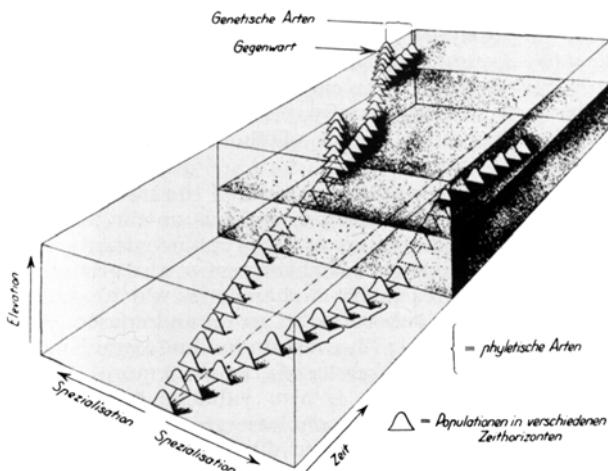


Abb. 9. Schema der Beziehungen von genetischen und phyletischen Spezies in der Kontinuität des evolutiven Geschehens. Der grosse Block im Vordergrund bedeutet den Rahmen einer Gattung; die übereinanderliegenden Blöcke im Hintergrund geben den Umfang von zwei Subgenera (innerhalb des gleichen Genus) an. Im Interesse einer klaren Darstellung sind nur wenige Artspaltungen angenommen worden (Verzweigungen der Populationsfolgen). Die kleinen Kurven geben die Variationsbreite einer Merkmalskategorie in einem bestimmten Zeithorizont einer Population an.

möglich, im vertikalen Übergang der Schichten Formenreihen festzustellen, deren Anfangs- und Endglied so verschieden sind, dass sie im allgemeinen als Vertreter verschiedener «vertikaler Arten» betrachtet werden. Aber es liegt hier wieder ein anderer Speziesbegriff vor, bei welchem die Grenze zwischen Arten, die ineinander übergehen, nur durch Vereinbarung fixiert werden kann: Es handelt sich um die morpho-

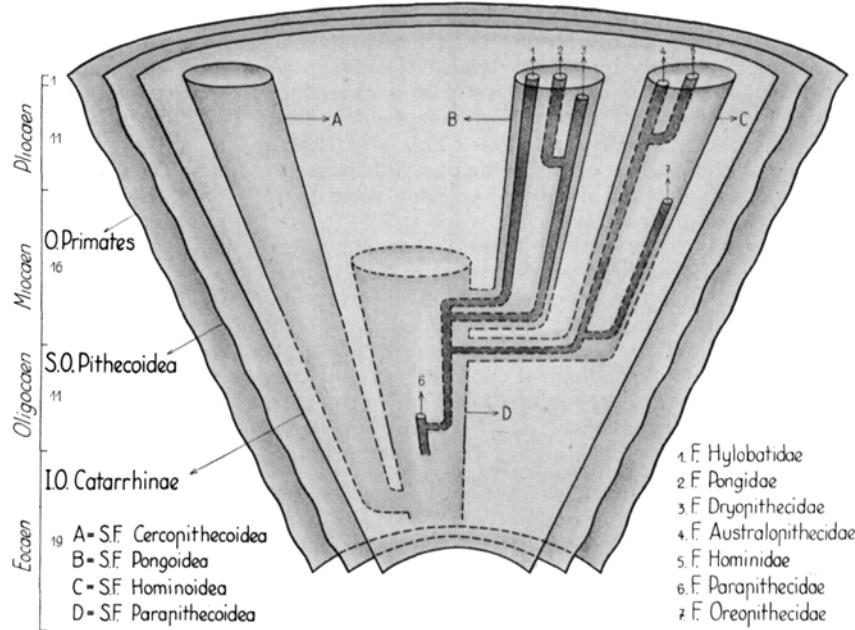


Abb. 10. Evolutive Deutung der in Abbildung 1 gegebenen taxonomischen Beziehungen. Die *Proconsul*-gruppe liegt in der horizontal dargestellten Übergangszone zwischen dem Trichter der *Pongoidea* und jenem der *Cercopithecoidea*. Für die *Cercopithecoidea* sind die einzelnen Familien nicht berücksichtigt worden.

müssen durch zweckmässige Bestimmung der Typusgrenzen erst genauer festgelegt werden: Ein Beispiel für diesen Sachverhalt ist *Seymouria*, die von ROMER<sup>1</sup> wieder zu den Stegozephalen, von ZITTEL-EASTMAN<sup>2</sup> dagegen zu den Reptilien gestellt wird. Wenn es aber keine anderen Reptilien gäbe, so würde es niemandem einfallen, für *Seymouria* allein die Klasse der Reptilien aufzustellen, und wenn keine anderen Vögel bekannt wären, würden wir vielleicht *Archaeornis* nur als extreme Form einer ganz aberranten Reptilgruppe auffassen.

Wenn zwei deszendente Gruppen B und C von einer Stammgruppe A abzuleiten sind, ist die Vereinigung von A und B oder von A und C nur zu rechtfertigen, wenn die mit der Stammkategorie vereinigte deszendente Gruppe im Grossteil ihrer typophänen Eigenchaften mit dem Gefüge des Typus der Stammgruppe sich deckt. Andernfalls ist jeder Willkür der Gruppierung Tür und Tor geöffnet.

Es empfiehlt sich daher, für die Wurzelgruppe der Catarrhinen eine Superfamilie aufzustellen, welche die *Parapithecidae* umfasst. Jedenfalls ist es sachlich nicht gerechtfertigt, die gemeinsame Wurzelgruppe von *Hominoidea* und *Pongoidea* noch unter den Begriff der letzteren zu stellen.

Im Abb. 10 sind die typologischen Beziehungen der Catarrhinen und unsere evolutive Deutung derselben schematisch dargestellt. Wir wollen aber nicht vergessen, dass stammesgeschichtliche Rekonstruktionen stets Deutungen sind, welche jederzeit vom Stande verschiedener Forschungsrichtungen und deren Wertung abhängen. In diesem Sinn dürfen wir annehmen, dass unsere evolutiven Rekonstruktionen eine mit der Wissenschaft fortschreitende Annäherung an die realgenetische Wirklichkeit sind.

### Summary

(1) The diversity of the phylogenetic interpretations represented commonly by "family trees" is conditioned by different circumstances, but firstly it is caused by different evaluations of determined morphologic facts as criteria of evolutionary relations. This situation is the result of the neglect of the principles indispensable to obtaining an optimal degree of relative security in phylogenetic reconstructions.

(2) Phylogeny is essentially based upon the interpretation of different and graduated morphologic patterns and their functional correlations. The interpretation concerns the comparison of morphologic types (the basic forms) of definite systematical groups. There are different kinds of morphological conformities, but they are always attached to *type-related homology* of the parts concerned. These typological relations are represented by the surfaces of funnels, e.g. of the higher primates (without the superfamily of the *Ceboidae*).

<sup>1</sup> A. S. ROMER, *Vertebrate Paleontology* (University of Chicago Press 1950).

<sup>2</sup> CH. R. EASTMAN in K. A. ZITTEL, *Text-Book of Paleontology* (Macmillan & Cie, London 1932).

(3) The given representation corresponds to taxonomic evaluations differing from the systematic concept of SIMPSON (1945) for the old world's higher primates (*Catarrhinae*), by the higher rank of the *Pongoidea* (= *Pongidae* SIMPSON) and of their subordinated groups and by the elimination of these groups from the superfamily *Hominoidea* (with exception of the *Australopithecidae* (= *Australopithecinae* SIMPSON)). Because of the probability of different early and primitive groups of *Catarrhinae* the superfamily of *Parapithecoidea* containing the forerunner groups of the *Pongoidea* and the *Hominoidea* is presumed.

(4) The fertility of our concept of the morphological type for phylogenetic studies depends on the following points: (1) the characters of any type necessarily comprise: (a) the diagnostical characters of the group concerned, and (b) primitive characters which are not realized in every subordinated group and consequently are not diagnostical; (2) every individual organism is a representative of a hierarchy of graduated morphological types. This conclusion is also valuable for the first species of any higher morphologic group in its historic origin; (3) every type is four-dimensional in the sense of a temporal dynamic form, including time as the fourth dimension by the characteristic ontogenetic transformations of the type-form (ontogenetic-growing-type).

(5) For the evaluation of characters their "phyletic valency" is of focal importance. Many single characters are of little "valency" when occurring isolated, but the same characters may be of very important "valency" in certain combinations with other characters. The higher a group is for which a character is a diagnostical and distinguishing factor, the higher is the "phyletic valency" of this character.

(6) In every phylogenetic reconstruction the highest possible number of characters in their correlations to the whole in the compared types must be submitted to the examination of "phyletic valencies". The "valency" as such is in every case related to the type of a group supposed to be an ancestral group. Regarding such a group we have to distinguish: (1) "typophenical" characters, and (2) "atypophenical" characters (comprising the specialization *sensu stricto* and "elevations" as understood by FRANZ).

(7) The determining facts for the systematical rank of a group are chiefly: (1) the extent of the greatest morphological differences reached within the group in comparison to its type; (2) the "phyletid valencies" of these differences (in which the signs of "elevation" according to FRANZ are of relatively higher importance than the specializations *sensu stricto*); (3) the extent and the "phyletic valencies" of the differences between the morphological type of the group and other groups which are not subordinated to it.

(8) Much misunderstanding in connection with phylogenetical researches is also caused by the insufficient distinction made between the concepts of nomenclature and the concepts of taxonomy, and by the disregard of the international rules of nomenclature. The significance and the expediency of these rules cannot be diminished by the transformations of the species-concept caused by genetics; on the contrary, if a transformation of the concept of any systematical rank is necessary, a very strict observation of the rules is indispensable in the designation of the groups in question.

(9) The main groups of fossil hominids are placed in the systematical rank of the subspecies. Therefore, the existing rules of zoological nomenclature are not suffi-

cient for a practical representation of the differentiations of races and racial groups in mankind.

(10) The acceptance of the zoological nomenclature by anthropologists on condition of a revision making it possible, to clearly express the differentiations of groups in mankind, is recommended.

(11) In the *Cercopithecoidea*, *Pongoidea* and *Hominoidea* we may distinguish three levels of highest elevation (protocatarrhine, mesocatarrhine and kainocatarrhine level). Both mesocatarrhine and kainocatarrhine levels show besides the divergent characters between *Pongidae* and *Hominidae* a lot of parallel traits of evolution in the sense of a common trend. Mostly they may be interpreted as correlatives of the increasing size and partly of the convergent functional use by the position of the body. As within the main groups of hominids we realize in the *Pongidae* and the *Hominidae* the existence of different parallel processes in evolution. In many groups of mammals such a parallelism may be explained by parallel mutations and parallel pressure of selection.

(12) As HÜRZELER has shown, the proportions of the teeth in the documents of *Oreopithecus bamboli* GERVais from the Upper Miocene of Toscana (Italy) correspond to the typical proportions of the *Hominoidea*. This fact and the differentiation of the dentition show that we are dealing with a form of focal importance for the phylogeny of the *Hominoidea*. The earlier interpretation according to which *Oreopithecus* was regarded as a fore-runner or a kind of "missing link" leading to the *Cercopithecoidea* is disproved by HÜRZELER. In harmony with his interpretation we may regard *Oreopithecus* as a representative of a family of its own within the *Hominoidea*.

(13) The protocatarrhine level and the mesocatarrhine level are both related by a common trend comprising not only the cerebralization, but also other transformations among which, because of the palaeontological docu-

ments, the form of the mandible and the differentiation of the molars are especially important. Between the *Hominidae* and the *Pongidae* as central families of *Pongoidea* and *Hominoidea* a strongly marked divergence of evolution exists in the structure of the limbs and of the pelvic girdle. The analysis of the anatomic structures shows that in the case of man besides the characters of the progressive evolution to a bipedal position simultaneously other characters, recalling certain aspects of the *Cercopithecoidea*, are "typophenical" for the group of the *Catarrhinae* as a whole.

(14) The divergence between the specializations of the *Hominoidea* and of the *Pongoidea* as the discrepancy of the greatest "elevation" in each of these groups justifies their taxonomic rank as superfamilies. The *Proconsul*-group is situated in the morphologic and evolutionary camp of transition from a hypothetical protocatarrhine basic group within the *Parapithecoidea* to the *Pongoidea*. The combination of characters in *Proconsul* and in *Limnopithecus* shows remarkable conformities to the *Cercopithecoidea*. The group is an argument pointing to an early separation of the *Pongoidea* and the *Hominoidea* from a common protocatarrhine basic group, with a greater resemblance to the *Cercopithecoidea* than to the *Pongidae*.

(15) According to SIMPSON the relation between temporal distance in the genetic isolation, form-relation and taxonomic unities is discussed. In the phylogenetic view the genetic species of cross-fertilizing organisms is not a natural unity, but it corresponds to a reality because it represents the real genetical isolation of a community of reproduction on a determined time level.

(16) In distinguishing higher categories, the one-sided tendencies of the "verticalists" and the "horizontalists" must be balanced as well as possible. To this end the systematical rank of a group must be fixed according to the extent of, and the "phylectic valency" in, the transformations of the forms compared.

## Brèves communications - Kurze Mitteilungen Brevi comunicazioni - Brief Reports

Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. — Für die kurzen Mitteilungen ist ausschliesslich der Autor verantwortlich. — Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. — The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

### On the Ultrastructure of the Carp Erythrocyte

Although an internal structure of erythrocyte nucleus has been observed in its isolated condition<sup>1</sup>, an ultrastructure of erythrocyte has not been observed in ultrathin sections. Observations on carp erythrocytes reported here show the dense cytoplasmic body, which is connected with the cell membrane as well as nuclear membrane. They also show double layers of nuclear membranes and an ultrastructure of nucleus in which the apparent chromatin granules and coiled compact threads are concentrated.

In the present experiment erythrocytes of carp *Carassius auratus* were used. In the first series of experiments we inspected an ultrastructure of the nucleus in the smear preparation, the method having been reported<sup>1</sup> already. Figure 1 shows a considerable number of chromatin granules and thread-like bodies, but the presence of thick membrane complicates interpretation by obscuring the structure.

In the second series of experiments the preparations were made from the carp erythrocytes which were immersed in 1% osmic acid buffered at pH 7.4, dehydrated, embedded in butyl methacrylate and sectioned by the

<sup>1</sup> G. YASUZUMI, Chromosoma 4, 222 (1951). — G. YASUZUMI, G. MIYAO, Y. YAMAMOTO, and J. YOKOYAMA, Chromosoma 4, 359 (1951). — G. YASUZUMI and Y. YAMAMOTO, Exper. 9, 212 (1953).

<sup>1</sup> G. YASUZUMI, Z. SUGIOKA, and A. TANAKA, Biochem. biophys. Acta 10, 11 (1953). — G. YASUZUMI and Y. YAMAMOTO, Cytologia 18, 240 (1953).