

BIOLOGY

DE AFKOMST DER AMPHIBIEËN

DOOR

J. F. VAN BEMMELEN

(Communicated at the meeting of Sept. 30, 1950)

In zijn verhandeling *Vertebrate Zoology* zegt G. R. DE BEER in het hoofdstuk *Origin of Chordates* op bl. 431: "That the Amphibia arose from fish there is no doubt". Tegenover een dergelijke absolute uitspraak mag in allen gevalle worden aangevoerd, dat door meerdere autoriteiten op phylogenetisch gebied die twijfel wel degelijk werd en waarschijnlijk nog wordt gekoesterd. Om slechts een enkel voorbeeld aan te halen: In zijn merkwaardig en doorwrocht boek: *die Entstehung der Landtiere* (Leipzig 1891) schrijft Dr HEINRICH SIMROTH op blz. 352: "Wir finden hier (sc. bij de Amphibia) einen viel kontinuierlicheren Zusammenhang mit den ältesten Anfängen als bei den erst secundär abgelenkten Fischen".

Wil men trachten om in deze controverse zijn standpunt te bepalen, dan is het in de eerste plaats noodzakelijk zich goed rekenschap te geven, wat men onder Amphibieën en wat onder Visschen te verstaan heeft. Ook daarbij echter stuit men op controversen, waarvan de voornaamste zich laat samenvatten in de vraag: Zijn de Dipnoi Visschen of Amphibieën?

Hun populaire naam Longvisschen wijst hun een plaats aan onder de Visschen waartoe zij dan ook in alle handboeken gerekend worden. De wetenschappelijke naam Dipnoi schijnt eenigszins meer in de richting der Amphibieën te wijzen, in zooverre als hij verband houdt met de samenwerking of afwisseling tusschen kieuw- en longademhaling. Door enkele deskundigen, b.v. door GÖTTE, werden zij dan ook als Amphibieën beschouwd.

Voor de beantwoording van de hoofdvraag: Wat is een Amphibium? behoeft echter aan de quaestie omtrent de Dipnoi niet noodzakelijk de voorrang te worden verleend, daar de voorstelling eener zelfstandige dierklasse tusschen de Visschen en de Reptielen is ontstaan in 't begin der 19e eeuw, dus in een tijd toen de Longvisschen nog onbekend waren.

Ook de Blindwoelers (Gymnophionen of Coecilia) en de uitgestorven Stegocephalen speelden bij het opkomen der voorstelling van een afzonderlijk Amphibieëntype geen rol. Zodoende zijn het alleen de Kikkervorschen en de Salamanders geweest, die door hun afwijkenden lichaamsbouw, maar vooral ook door hun gedaantewisseling en levenswijze aanleiding hebben gegeven, om hen in een afzonderlijke klasse te vereenigen en van de Reptielen waarmede zij te voren saamgevat waren te scheiden.

Beschouwt men nu deze twee orden van recente Amphibieën in hun lichaamsbouw en levenswijze zoowel op zich zelf als vergelijkenderwijze

dan is het duidelijk dat men in beide te doen heeft met landdieren, die zich secundair aan het leven in het zoete water hebben aangepast. Daardoor is hun huid naakt en glibberig geworden, en hebben zij hun schubben en nagels verloren. Dat zij die hoornproducten der opperhuid (typische attributen van het luchtlevende, en dan ook verdwijnend bij overgang in het water) oorspronkelijk bezaten, mogen wij besluiten uit het voorkomen van hoornschubben bij de Blindwoelers en van nagels bij den Afrikaanschen en Japanschen genagelden kikvorsch *Dactylethra*. Veel belangrijker en ingrijpender echter zijn de vervormingen, die toegeschreven mogen worden aan het waterleven der larven, en die gewoonlijk worden saamgevat onder den term metamorphose. Dat de daardoor teweeggebrachte wijzigingen in de organisatie der jonge dieren niet zonder meer mogen opgevat worden als atavismen, dus als terugkeer tot oorspronkelijker toestanden, maar integendeel als latere vervormingen van jeugd-stadiën, mag besloten worden uit den aard zelf dier modificaties. De pootloosheid der donderpadden b.v. wordt veroorzaakt door retardatie in de ontwikkeling der ledematen, de ontwikkeling der verhoornde tandjes in de lipranden is een aanpassing aan het (secundaire) plantaardige dieet, evenals de buitengewone verlenging en spiraalsgewijze opwinding van het darmkanaal. Hoe verschillend de larvale aanpassing aan het waterleven zelfs bij na met elkaar verwante dieren kan werken blijkt o.a. uit de geheel afwijkende gedaante van de *Dactyletralarve*, met haar in een draad uitloopende staart en haar lange mondvoelers. Zooals de populaire naam Kikkervisjes voor de vorschlarven bewijst, doet hun gedaante oppervlakkig aan visschen denken, maar deze schijnovereenkomst heeft met werkelijke of beter gezegd rechtstreeksche verwantschap even weinig te maken, als b.v. de gelijkenis van Hazelwormen met Slangen of die van Salamanders met Hagedissen.

In zijn bijkomstig karakter is het kikkervis-stadium vergelijkbaar met de rupsperiode der vlinders, de larven der kevers, de maden der vliegen. Bij de rupsen b.v. zijn de vleugelkiemen in ontwikkeling stil blijven staan en naar binnen gestulpt, zoodat de vleugels schijnen te ontbreken. De monddeelen hebben nog het karakter van kaken, in verband met het secundaire plantendieet. Bij de ontwikkeling van de pop, verborgen in de rupsenhuid, worden de vleugelkiemen naar buiten gestulpt, groeien de kopleedmaten tot sprieten en zuigtong uit, bereiken de borstpooten hun volle lengte, terwijl de buikpooten en de naschuiers verdwijnen. Al deze vervormingen zijn van secundaire aard, d.w.z., zij hebben niets te maken met het ontstaan der Insecten uit meer oorspronkelijke Geleedpootige dieren.

Bij de Amphibieën moet het kikkervis-tijdperk een gevolg zijn van de gewoonte hunner voorouders om hun eieren in het zoete water te leggen, wat wederom in verband zal gestaan hebben met de vervanging van een stevige en drooge eischaal door een weke slijmerige omhulling. Deze veronderstelling vindt steun in het feit dat de Blindwoelers wèl

een eischaal voortbrengen, en dan ook hun eieren op het droge leggen, en met hun gekronkeld slangachtig en pootloos lichaam omslingeren, zoodat men zeggen kan, dat zij hun eieren uitbroeden.

Als volwassen dieren zijn de Blindwoelers althans in sommige opzichten nog meer gespecialiseerd dan de Salamanders en de Kikvorschen, daar zij geheel pootloos zijn. Het verlies der ledematen zal wel in verband staan met hun onderaardsche levenswijze. Hun zeer eigenaardig schubbenkleed is misschien een erfdeel hunner voorouders, daar ook de palaeozoïsche Stegocephalen schubben bezaten. Of de Coecilien geheel vrij van den invloed van het zoete water gebleven zijn, is twijfelachtig, daar sommige waarnemers berichten dat zij zich te water begeven kunnen. Dat hun voorouders van pooten voorzien waren, wordt ook nog waarschijnlijk gemaakt door hun verwantschap met Amphiuma, een Derotreme-Perenni-branchicat, die door bevoegde beoordeelaars wordt opgevat als een neotenie van een Coecilia, op dezelfde wijze als de in bergmeren zwemmende Axolotl' een geslachtsrijp wordende larve is van de landsalamander Amblystoma. De verhouding van de Coecilien tot de landsalamanders is dezelfde als die van de Hazelworm tot de van pooten voorziene Hagedissen.

Dat de watersalamanders (Tritonen) van landsalamanders afstammen, is zonder meer duidelijk. Maar ook de laatstgenoemden zijn op een vochtige omgeving aangewezen en doorlopen een groot gedeelte van hun ontwikkeling in het zoete water, of wanneer dit voor hen moeilijk bereikbaar is, zooals voor de Alpensalamander zijn zij levendbarend geworden.

Ook bij de Kikvorschen vindt men dezelfde afwisseling van land- en waterleven: de waterkikvorsch dankt zijn lange en krachtige achterpooten weliswaar in hoofdzaak aan zijn gewoonte om te springen, maar toch zijn zwemvliezen aan het zwemmen. Zijn aanpassing aan het waterleven is secundair, of eigenlijk tertiair, wanneer men die der Oer-chordaten meetelt. Ook van de uitgestorven Stegocephalen heeft men de zekerheid, dat zij op het land leefden, daar kleine salamandervormige vertegenwoordigers van die merkwaardige diergroep (de Microsauriers) in het inwendige van versteende holle boomstammen uit de Steenkoolperiode zijn aangetroffen. Maar zij moeten hun eieren in het water gelegd hebben, daar larvenvormen met goed ontwikkelde kieuwbogen in de leisteen derzelfde formatie worden gevonden.

Stegocephale Amphibieën komen het eerst voor in het Boven Carboon, en het laatst in de Trias. Dan volgt een lange periode, waarin geen overblijfselen van Amphibieën zijn ontdekt. Eerst in het krijt komen weer versteende skeletstukken voor, die aan Urodelen mogen toegeschreven worden, en in het Eoceen (op één na de oudste periode van het Coenozoïcum) verschijnen voor 't eerst echte Salamanders. De beroemdste daaronder is de "homo-diluvii testis", een reuzensalamander, die in 1726 door den Zwitserschen arts SCHEUCHZER werd ontdekt en voor een menschenskelet aangezien.

Kikvorschen waren tot voor korten tijd eerst uit het Mioceen bekend, thans echter kent men een echte Batrachier uit de Onder Trias van Madagascar. Daarmede is weer een nieuw afdoend bewijs geleverd, hoe weinig het geoorloofd is tot den ouderdom van een diertype te besluiten uit dien der geologische formatie waarin het voor het eerst wordt aangetroffen. In vol. III van ZITTEL'S groote Handbuch der Palaeontologie (1887—1890) kan men nog lezen, dat tusschen de jongste Stegocephalen en de oudst bekende Urodelen een geweldige kloof gaapt, en het in allen gevalle niet geoorloofd is, de hedendaagsche Amphibieën als rechtstreeksche afstammelingen der Stegocephalen te beschouwen. De ontdekking van den Madagassischen Trias-kikvorsch bewijst de juistheid dezer bewering, daar er uit blijkt, dat kikvorschen reeds naast de Stegocephalen bestonden en zeker niet minder gespecialiseerd waren dan deze, zoodat zij een even lange voorgeschiedenis als die palaeozoïsche Amphibieën gehad moeten hebben, een periode die tot diep in het Palaeozoicum teruggaat. Dit geldt evengoed voor de Stegocephalen; in het Carboon treden zij als 't ware plotseling op met een rijkdom van vormen, die wel onderling groote overeenkomst bezitten, maar toch volstrekt niet uit elkaar afgeleid kunnen worden. Wel vertoonen sommige duidelijke kenteekenen van aanpassing aan bijzondere levensomstandigheden, zoo is er b.v. een pootlooze vorm (*Aistopodus*) die met zijn tezelfder tijd levende viervoetige verwanten evenzoo nauw verbonden is, als b.v. de Hazelworm of de *Sheltopusik* met de gewone van pooten voorziene Hagedissen. Ook in hun verspreiding over het aardoppervlak vertonen deze oudste Stegocephalen een bijna universeele uitgebreidheid, zoodat men met zekerheid mag aannemen, dat reeds lang te voren voorouderlijke leden dezer diergroep moeten bestaan hebben, waarvan mogelijkerwijze nog wel eens overblijfselen kunnen gevonden worden. Daarentegen is het zoo goed als uitgesloten, dat de Stegocephalen de rechtstreeksche voorouders der nog thans voortlevende Salamanders, Kikvorschen en Coecilien zouden zijn. Hiertegen pleit niet zoozeer de boven besproken kloof in de fossiele overlevering tusschen de Trias en het Krijt, maar veel meer het verschil in lichaamsbouw en lichaamsomvang. De Triadische Stegocephalen toch waren veel meer gespecialiseerd dan de Carbonische, getuige de wonderbaarlijke samengesteldheid der emailbekleding hunner tanden (waaraan zij den naam *Labyrinthodonten* danken), en bereikten daarbij veel grootere lichaamsafmetingen, tot reusachtige toe. ZITTEL aarzelt dan ook niet hun uitsterven aan deze overmatige toename in omvang toe te schrijven. Hetzelfde geldt voor alle overmatig groote dier- en plantvormen, getuige de Dinosauriers, de Reusvogels, de Mammoet, het Reuzenhert en tal van andere. Maar in dat interval tusschen Trias en Krijt moeten kikvorschachtige dieren zijn blijven bestaan, en zonder twijfel ook evengoed Salamanderachtige, de voorouders der hedendaagsche Urodelen. De tegenstelling tusschen deze beide groepen van recente Amphibieën (*Batrachia* en *Urodelen*) moet dus reeds vóór de Trias, dus al in het Palaeozoicum

bestaan hebben. Daar nu de eerste veel ingrijpender van het oorspronkelijke type aller Tetrapoden afgeweken zijn dan de laatste, moet hun gemeenschappelijke voorouder dié eigenaardigheden bezeten hebben, die aan Kikvorschen en Salamanders gemeen zijn.

De voornaamste reden nu om aan te nemen, dat reeds deze onbekende voorouders van alle Amphibieën landdieren waren, is de bouw hunner ledematen, die te oordeelen naar de oudst bekende Stegocephalen, reeds vijfstralige pooten en geen vinnen moeten geweest zijn. Hierin zal ook wel de hoofdoorzaak te zoeken zijn, dat zij geen spoor in de fossiel bevattende aardlagen van het Devoon en Siluur hebben achtergelaten; landbewoners verkeren daarbij in zooveel ongunstiger omstandigheden dan zeedieren. Dat desniettenstaande de steenkoollagen van het Carboon zoo te zeggen plotseling dien grooten rijkdom aan fossiele skeletten hebben opgeleverd, mag toegeschreven worden aan den bij uitzondering gunstigen invloed van de weelderige plantengroei in vochtige omgeving van die periode.

Dat vocht moet echter geen keukenzout hebben bevat; de oudste ons bekende Stegocephalen leefden zeker niet in zee, en hetzelfde mogen wij onderstellen voor de ons onbekende voorouders der Kikvorschen en Salamanders in het Carboon. Wanneer wij ons van die gemeenschappelijke voorouders der Amphibieën een voorstelling trachten te maken op grond van de bovenstaande beschouwingen, dan komen wij wel tot het beeld van een langgestrekt kruipend gewerveld dier met twee paar korte vijfteneenige pooten, dat zich in of nabij zoet water bewoog, maar volstrekt niet tot een met breede vinnen toegeruste visch. Wel moeten deze Oer-Amphibieën op hun beurt weer van nog oorspronkelijker gebouwde Chordaten afgestamd zijn, die tevens de voorouders van alle andere Gewervelden, de Visschen inclus, waren, en eveneens van de Tunicaten en Enteropneusten. Die Oerchordaten moeten reeds kieuwspleten bezeten hebben, daar deze bij alle ons bekende vormen worden aangelegd maar bij alle Vertebraten in meerdere of mindere mate worden gereduceerd. Dit wijst er wel op, dat die oudste Chordaten waterbewoners waren, maar daarom behoeven zij nog niet noodzakelijk in de diepe zee geleefd te hebben. Integendeel, het lijkt mij veel waarschijnlijker, dat zij in den ondiepen kustzoom rondkropen, of zelfs aan de oevers van zoetwaterplassen en kommen. In allen gevalle moet er reeds scheiding tusschen land en water bestaan hebben, anders ware de vorming der oudste (z.g. azoïsche) slibafzettingen niet mogelijk geweest. Men kan zich dus gemakkelijk voorstellen, dat deze oudste kieuwspleet-dieren tegen vlakke oevers opkropen en daarbij in de bovenachterhoeken van hun kieuwdarm luchtbellen opnamen, waardoor die hoeken in de lichaamsholte ingestulpt werden. Daardoor ontstonden de longen.

De overgang van het water- tot het landleven zal wel meerdere malen, zowel wat tijd als wat plaats aangaat zijn geschied, en de vervanging der kieuwen door longademhaling meer of minder volledig zijn geweest,

of beter gezegd in een vroeger of later stadium der ontwikkeling hebben plaats gegrepen. Zodoende ontstonden *naast* niet *uit* de Amphibieën de Reptielen, die in de vochtbehoefte hunner jonge kiemen voorzagen door hun het vermogen te bezorgen zich met een vochtblaas te omgeven (het amnion), en ze tevens met een uitstulping van hun einddarm uitrustten (de allantoïs), die hen in staat stelde adem te halen door een harde of leerachtige, maar poreuze eischaal heen.

Doordien bij sommige dezer oorspronkelijke longademhalers de beschaalde eieren langer in de eileiders bleven vertoeven, en de schaalvorming ten slotte achterwege bleef, ontwikkelde zich de allantoïs tot placenta.

Evengoed als de overgang van het water- tot het landleven op allerlei verschillende wijzen, tijden en plaatsen kan geschied zijn, zal ook de terugkeer tot het water tallooze malen hebben plaats gevonden, en in allerlei fasen van ontwikkeling, zoodat de verschillendste typen van Chordata ontstonden. Slechts enkele daarvan zijn ons in de fossiele nalatenschap behouden gebleven, zooals de wonderlijke gepantserde wezens, die onder den naam Placodermen worden saamgevat. SIMROTH vermoedde, dat deze op hun steltvormige voorste ledematen langs vlakke kusten rondstropelden, maar tevens in staat waren te zwemmen door wrikbewegingen van hun geschubden staart. Misschien namen zij bij het vertoeven op het land luchtbellens op, waardoor zij in het water niet zonken, niettegenstaande hun zware koppantsering.

Andere Oerchordaten raakten hun schubbekleding weer kwijt, of bereikten nimmer dezen vorm van differentiatie der opperhuid, maar bleven naakt, zooals Amphioxus en Balanoglossus, of omgaven zich met een mantelplooi, waarin andere stoffen dan hoornstof, b.v. cellulose werden afgescheiden, zooals de Tunicaten. In nog weder andere richting hebben zich de Echinodermen gedifferentieerd; zij zijn zoover van het oorspronkelijke chordatentype afgeweken, dat zelfs van een strengvormige chorda niets meer te onderkennen is.

Aan al deze vervormingen ligt één gemeenschappelijke hoofdoorzaak ten grondslag, de overgang van een vrij bewegelijke tot een meer of minder geïmmobiliseerden toestand, zooals ik dit in mijn opstel over Symmetrie heb trachten te betogen.

De bovenstaande beschouwingen over Cambrische of zelfs Praecambrische Oerchordaten zijn wegens het ontbreken van alle fossiele overblijfselen, geheel hypothetisch. Zij zijn echter in zooverre gerechtvaardigd, als zij er toe kunnen leiden, om de opvatting in twijfel te trekken, dat de Amphibieën uit de Visschen, en de Amnioten uit de Amphibieën ontstaan zouden zijn. Dat de eerste Darwinisten zooals ERNST HAECKEL door die voorstelling beheerscht werden, is begrijpelijk genoeg: zij was een uitvloeisel van de oude lijnrangschikking uit de dagen van LINNAEUS en BUFFON. Maar dat nog heden ten dage die zelfde simplistische verklaring geldig wordt geacht, en de Visschen voor stamouders der Amphibieën

worden verklaard, omdat hun eerste sporen in oudere formaties dan die der Amphibieën worden aangetroffen, lijkt mij even onaannemelijk, als dat men de eierleggende Vogelbekdieren voor den overgang van Reptielen tot Zoogdieren zou aanzien, of de Buideldieren in geologische tijdrekening voor ouder houden dan de niet-buideldragende Zoogdieren.

Als eindbesluit dezer overwegingen moge het volgende gelden: Amphibieën zijn landdieren, die zich aan het zoete water hebben aangepast, Visschen zijn zeedieren, waarvan vele (geheel of voor een deel van hun leven) in het zoete water zijn overgegaan. Beide dierklassen stammen, onafhankelijk van elkaar, van onbekende, primitieve Chordaten af, die evenzeer de voorouders der overige Vertebraten waren.

Summary

The ancestry of the Amphibia

According to the opinion of several authors, e.g. DE BEER, NAEF, FRANCK, the Amphibia have derived from Fishes. Older biologists e.g. SIMROTH and GÖTTE on the contrary suppose that their ancestors were already landliving animals, that got adapted to deposit their eggs in fresh water. As the several types of the oldest-known Stegocephalia start unprovided — for in the same layers of the Uppercarbonic coalmeasures, it is clear that their common Amphibian ancestors must have existed in still older periods, possibly already in the Silurian era. That they did'nt leave any traces in these older formations may be ascribed to the un-completeness of the palaeontological record, especially with regard to fresh water deposits. As gill slits occur in the embryogenesis of all Chordates without exception, it is evident that the first representatives of this animal type must have lived in water, but need not therefore have been Fishes. On the contrary it is much more probable that they crawled about on the border of land and water, and thereby obtained limbs with five fingers, fit for movement on dry soil. As however their eggs needed liquid surroundings, they deposited them in fresh water, which led to the differentiation of an intermediate larval stage: the tadpole.

The recent Amphibia: Batrachia, Urodeles and Coecilia, must likewise be of much older descent, than was concluded from their first appearance in the upper Cretacean. This supposition has recently been fully affirmed by the discovery of a true frog in the Trias of Madagascar, showing that Batrachia existed at the same time as Stegocephalia and therefore need not be the direct descendants of the latter. The same conclusion may be assumed for the Urodeles, as these have retained the original common-type in a higher degree than the Batrachia, who are modified by shortening of the spine and loss of the external tail. Their common ancestors, together with those of the Stegocephalia, must have lived in the Palaeozoicum as terrestrial animals entering fresh water, side by side with the forefathers of the Fishes, who differentiated to marine animals. Some of the latter left the sea by entering rivers and becoming adapted to fresh water.

Résumé

L'origine des Amphibiens

Selon l'opinion de DE BEER et plusieurs autres biologistes, les Amphibiens auraient pris leur origine de Poissons, dont les nageoires se modifièrent en membres terrestres, munis de cinq doigts. Beaucoup plus probable me semble la supposition (de SIMROTH e.a.) qu'ils se sont différenciés de Tetrapodes terrestres qui déposèrent leurs oeux dans l'eau douce et en conséquence subirent une métamorphose plus ou moins complète. En faveur de cette hypothèse on peut citer que les premiers représentants des Stégocéphales apparaissent sans précurseurs dans les couches carbonifères de la formation carbonique supérieure, en forme d'animaux tétrapodes, c'est à dire terrestres habitant les forêts humides, mais sans aucun contact avec l'eau marin. Les trois différents types des premiers Stégocéphales se montrent en même temps, ce qui prouve que leurs ancêtres communs doivent avoir existé déjà longtemps auparavant. Les derniers représentants de cet ordre d'Amphibiens se trouvent dans le Trias, tandis que les premiers Batraciens n'apparaissent que dans la Craye supérieure, et que les Urodèles sont encore plus récents dans l'Eocène; de sorte qu'ils sont séparés par une espace de temps énorme des derniers Stégocéphales. Mais il y a quelques années cette intervalle a été comblée par la découverte d'une vraie grenouille dans le Trias de Madagascar, ce qui prouve que les Batraciens existaient déjà à côté des Stégocéphales. Puis qu'il va sans dire que les Urodèles sont plus primitifs que les Batraciens, il est fort probable que tous les trois ordres se dérivent d'ancêtres communs beaucoup plus anciens, mais déjà organisés comme animaux terrestres, munis de membres pentadactyles, qui dépoaient leurs oeux dans l'eau douce. Les Poissons au contraire s'adaptèrent à l'eau marin et ne retournèrent qu'en nombre restreint à l'eau douce des fleuves. Dans le cours de leur développement phylogénétique leurs membres se modifiaient en nageoires, en contraste avec ceux des Amphibies, qui ne se modifiaient pas.

Zusammenfassung

Die Herkunft der Amphibien

Nach der Ansicht mehrerer Biologen, wie DE BEER, NAEF, FRANCK u.a. stammen die Amphibien von Fischen, die sich auf das Trockne begaben und dabei Lungen bekamen und ihre Flossen zu fünffingerigen Gehfüssen umbildeten. Die entgegengesetzte Meinung, wie sie von älteren Autoren, z.B. SIMROTH und GÖTTE, behauptet wurde, scheint mir wahrscheinlicher. Zwar sind die ältesten Amphibien, die Stegocephalen, erst aus dem oberen Karbon bekannt, während Fische schon im Silur auftreten, aber die Vorfahren der ersteren müssen schon viel früher als lungenatmende Landtiere gelebt haben, weil schon die allerersten Panzerlurche unvermittelt in grossem Formenreichtum alle zusammen erscheinen

neben verkohlten Stämmen von Morastbäumen, und ausgestattet mit fünffingerigen Gehfüssen. Sie waren also angepasst an eine feuchte Waldumgebung und legten ihre Eier ab im süssen Wasser, worin ihre Larven sich zu Kaulquappen differenzirten. Ihre bisjetzt unbekanntem Vorfahren mögen als Landbewohner mit beschupptem Körper und benagelten Fingern während eines grossen Theiles des Paläozoischen Zeitraums gelebt haben. Sie stammten aus primitiven Chordaten, ebenso wie die übrigen Vertebraten-Klassen aber nicht aus Fischen, die nebenan im Meer zurückblieben oder sich möglicherweise vom Lande darin zurück begaben.

Wie wenig man berechtigt wäre aus dem erstbekanntem Vorkommen einer Tiergruppe auf ihr wirkliches Alter zu schliessen, ist neuerdings für die Batrachier wieder bewiesen durch die Entdeckung eines echten Frosches im Trias von Madagascar. Daraus geht hervor, dass Batrachier schon neben den Stegocephalen bestanden, und deshalb nicht aus diesen hervorgegangen zu sein brauchen. Dasselbe gilt in noch höherem Masse für die Urodelen. Die primitiven Amphibien waren vermutlich Landtiere, die sich mehr weniger an das Süsswasser anpassten, während die Fische Meerestiere wurden, und erst nachträglich aus dem Salzwasser in die Flüsse zurückkehrten.