

Die Vorgeschichte der Einhufer¹

Von ERICH THENIUS

Eingang des Ms. 11. 4. 1965

Einleitung

Die Einhufer sind gegenwärtig als Wildformen durch Zebras, Wildesel, Pferdeesel und Wildpferde in Afrika und Asien vertreten. Noch in historischer Zeit waren sie viel weiter verbreitet und auch in Europa heimisch. Abgesehen davon sind verschiedene Einhufer erst in jüngster Zeit gänzlich bzw. in freier Wildbahn ausgestorben oder richtiger gesagt, ausgerottet worden (Quagga, Atlas-Wildesel, mongolisches Wildpferd).

Doch nicht von der „Geschichte“ der Einhufer in historischer Zeit soll hier die Rede sein, sondern von ihrer „Vorgeschichte“, d. h. von ihrer *Fossilgeschichte*. Damit ist schon angedeutet, daß wir uns mit den Fossilfunden befassen wollen, die uns nicht nur Aufschluß über die einstige Verbreitung, sondern auch über die Entstehung und Herkunft der heutigen Einhufer zu geben vermögen.

Da die Fossilgeschichte der Einhufer zu der am besten belegten zählt, scheint eine derartige Darstellung wünschenswert, um so mehr als sie auch einen Einblick in den Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Lebewesens überhaupt zu vermitteln vermag. Freilich ist der Ablauf dieser Vorgeschichte mit verschiedenen Problemen verbunden, deren Lösung erst zum Teil gelungen ist: Eine Feststellung, die sich nicht zuletzt aus der Tatsache ergibt, daß von den Fossilien zwar fast immer Herkunft und geologisches Alter bekannt sind, die verwandtschaftlichen Beziehungen dagegen nicht direkt beweisbar, sondern nur deutbar sind. Durch die verschiedene Bewertung der einzelnen Merkmale ergeben sich auch unterschiedliche Auffassungen hinsichtlich der gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Fossilformen und damit über den Ablauf der Stammesgeschichte überhaupt.

Abgesehen von derartigen Problemen ergeben sich solche auch hinsichtlich der Beurteilung des Aussehens und des einstigen Lebensraumes vorzeitlicher Pferde, worauf noch zurückgekommen sei.

Bevor wir jedoch auf die vorzeitlichen Funde und ihre Aussagen eingehen wollen, noch einige grundsätzliche Bemerkungen. Die Einhufer sind hochspezialisierte Angehörige der Huftiere. Ihre nächsten lebenden Verwandten sind die Tapire und die Nashörner, mit denen sie der Zoologe auf Grund zahlreicher gemeinsamer Merkmale (nicht nur der Unpaarzehigkeit wegen) zu den Unpaarhufern zusammenfaßt. Unter den heutigen Unpaarhufern sind die Einhufer oder Equiden die spezialisiertesten, die Tapire in vieler Hinsicht die ursprünglichsten Formen. Dennoch lassen sich beide, Tapire und Einhufer, auf gemeinsame Ahnenformen zurückführen. Diese, ursprünglich nur auf Grund der lebenden Arten vertretene Annahme konnte durch Fossilfunde bestätigt werden.

Was sind Fossilfunde überhaupt? Fossilien sind Reste „vorzeitlicher“ Lebewesen,

¹ Dieser Beitrag, der dem Andenken an den leider viel zu früh von uns gegangenen Prof. Dr. OTTO ANTONIUS gewidmet ist, entstand über Anregung von Frau Dr. h. c. ERNA MOHR, da das ursprüngliche, vor fast drei Jahrzehnten abgefaßte und als Erläuterung zu den Rekonstruktionsbildern gedachte Manuskript aus der Hand von O. ANTONIUS zum Großteil überholt war. Die hier reproduzierten Lebensbilder wurden unter der Leitung von Prof. ANTONIUS von akad. Maler Prof. FRANZ ROUBAL ausgeführt.

d. h. von Organismen, die in der „Vorzeit“ lebten, wobei unter „Vorzeit“ der Wissenschaftler die *vor* der geologischen Gegenwart (= Holozän) verflossene Zeitspanne versteht. Demgegenüber bezeichnet man die Lebewesen der geologischen Gegenwart, die vor annähernd 10000 Jahren begann, als rezent. Ist diese Unterscheidung zwar im wesentlichen zeitlich bedingt, so lehrt die Praxis, daß der sog. Erhaltungszustand der Fossilien wesentlich andere Untersuchungsmethoden als in der Zoologie erfordert.

Was ist nun von fossilen Lebewesen erhalten und welche Aussagekraft besitzen Fossilien überhaupt? Es sind infolge der Fossilisationsbedingungen fast ausschließlich Hartteile, die uns Zeugnis geben von vorzeitlichen Organismen. Weichteile jeglicher Art sind nur unter besonders günstigen Umständen fossil erhalten, wie dies etwa die jung-eiszeitlichen Mammutkadaver aus dem Frostboden Sibiriens bzw. Alaskas belegen. D. h., der Paläontologe, also der Wissenschaftler, der sich mit „vorzeitlichen“ Lebewesen befaßt, ist praktisch auf Hartteile angewiesen, d. s. bei Wirbeltieren und damit natürlich auch bei Einhufern, Zahn- und Knochenreste.

In Anbetracht der Rekonstruktionsbilder vorzeitlicher Equiden erhebt sich selbstverständlich die Frage: Wie weit lassen sich aus dem Skelett Angaben über das Aussehen und zwar über Ohrenform, Behaarung, Mähne, Schwanzbildung und Färbung machen? Spielen doch bei der Unterscheidung der einzelnen rezenten Einhufer besonders diese Merkmale eine entscheidende Rolle. Nun, dazu ist zu sagen, daß derartige rein äußerliche Merkmale aus dem Skelett *nicht* zu beurteilen sind. Andererseits ist die Unterscheidung der einzelnen Einhufer nicht nur an Hand äußerer Merkmale möglich, sondern auch am Skelett bzw. durch den Zahnbau. Erst dadurch ist überhaupt die Möglichkeit der wissenschaftlichen Auswertung fossiler Equidenreste gegeben. Freilich bedarf es oft einer äußerst subtilen Untersuchung bzw. eines größeren Materials, um zu einer definitiven Beurteilung der Fossilformen zu kommen. Wenn also auch über die habituellen Merkmale fossiler Equiden keine exakten Angaben gemacht werden können, so lassen sich doch begründete Vermutungen äußern, die im wesentlichen auf der Kenntnis ursprünglicher (= primitiver) bzw. abgeleiteter (= meist spezialisierter) Merkmale beruhen. Diese ergeben sich aus der verschiedenen Spezialisationshöhe der rezenten Einhufer: So sind etwa unter den Pferden eine aufrecht stehende Mähne, ein Aalstrich und ein Schulterkreuz primitive Kennzeichen bzw. solche von Wildformen. Da sich Zebras und Wildesel in verschiedenen Merkmalen ursprünglicher verhalten als die Wildpferde, kann die Fellstreifung der Zebras bzw. der „Esel“schwanz als ursprünglich gegenüber der einheitlichen Fellfärbung bei Wildpferden bzw. deren Schwanzform angesehen werden. Da sich verschiedene zebrine (= zebraartige) und asinide (= eselartige) Merkmale auch im Zahn- und Skelettbau ausprägen, sind aus solchen Resten bis zu einem gewissen Grad Rückschlüsse auf den Habitus möglich. Außerdem wird verschiedentlich aus dem gestreiften Jugendkleid primitiver Huftiere (z. B. Tapire) auf eine einstige, ähnliche Streifung auch der Alttiere geschlossen. Eine derartige Annahme übersieht jedoch, daß das Jugendkleid bzw. Jugendstadien nicht unbedingt stammesgeschichtlich ursprüngliche Verhältnisse widerspiegeln müssen, sondern daß sie mitunter nur als Ausdruck einer speziellen Funktion ohne phylogenetische Bedeutung (z. B. Schutzfärbung) anzusprechen sind.

Die Rekonstruktionsbilder selbst wurden unter der Anleitung von Prof. Dr. OTTO ANTONIUS, dem bekannten Hippologen und einstigen Leiter des Tiergartens Schönbrunn in Wien, von Prof. FRANZ ROUBAL ausgeführt, wobei für die Fellfärbung vielfach rezente Felle von Zuchtprodukten maßgebend waren. Da dabei auch versucht wurde, die einstige Umwelt, in der die verschiedenen vorzeitlichen Equiden gelebt haben, zu rekonstruieren, scheinen auch noch einige Hinweise zu diesem Thema angebracht.

Die Beurteilung des einstigen Lebensraumes und damit der Umwelt ausgestorbener Lebewesen läßt sich zwar nur selten direkt durchführen, da der Grabesraum meist nicht

mit dem Lebensraum identisch ist, gehört jedoch zu den reizvollsten Aufgaben des Paläontologen.

Meist finden sich Fossilien dort, wo günstige Voraussetzungen für die Fossilwerdung gegeben sind, z. B. in Höhlen, in Spaltenfüllungen, in See- und Meeresablagerungen. Es sind dies Stellen der Erd„oberfläche“, an denen meist rasche Sedimentation herrscht, die schließlich über eine entsprechend lange Zeitspanne hinweg zur Fossilisation, d. h. meist zur Versteinering der im Sediment eingebetteten Reste der Lebewesen führt. So gibt es Fossilisationsbedingungen für Steppentiere bestenfalls an natürlichen Wasserstellen bzw. an Fluß- oder Seeufern, sofern nicht durch Katastrophen in Form von Überschwemmungen oder Vulkanausbrüchen mit Schlamm- und Sandmassen bzw. vulkanischen Aschen die Lebewesen an Ort und Stelle getötet, vom Sediment bedeckt und schließlich fossil werden.

In Anbetracht dieser Tatsachen ist die Beurteilung des einstigen Lebensraumes nur sehr bedingt aus dem Vorkommen und den Fundumständen möglich. Oft sind es jedoch die Knochen- und Zahnreste selbst, die eine diesbezügliche Auswertung gestatten.

Es ist eine alte Erfahrungstatsache, daß jedes Lebewesen seiner Umwelt — wenn auch in verschiedenem hohem Grade — angepaßt ist, d. h., daß derartige Anpassungsmerkmale Rückschlüsse auf die Ernährungs- und Fortbewegungsweise und damit indirekt auf den Lebensraum zulassen. Sind die rezenten Equiden als Einhufer durchwegs Bewohner der offenen Landschaft (Savannen, Steppen, Halbwüsten) und als solche meist Herden- oder Rudeltiere, so waren die vorzeitlichen Equiden und zwar die alttertiären Formen meist waldbewohnende Laubfresser. Bei den Equiden läßt der Bau des Gebisses ohne weiteres erkennen, ob es sich um Laubäser oder Grasfresser handelt. Bei ersteren sind die Backenzähne niedrigkronig, bei letzteren hochkronig und zu richtigen Säulenzähnen umgestaltet. Durch die allerdings nur schrittweise vor sich gehende Umgestaltung des Gebisses wird selbstverständlich auch der Schädel (Verlängerung des Fazialschädels, Ausgestaltung des Jochbogens und der Hirnschädeloberfläche zum Ansatz der verstärkten Kaumuskulatur etc.) in Mitleidenschaft gezogen, so daß auch Schädelfragmente wichtige Hinweise auf die Ernährungsweise und damit auch auf den einstigen Lebensraum geben. Daß in diesem Zusammenhang auch der Bau der Gliedmaßen wichtig ist, dürfte verständlich sein. Aber selbst die Ausbildung der Sinnesorgane läßt wertvolle Schlußfolgerungen in dieser Hinsicht zu. Meist sind außer den genannten Kriterien auch noch entsprechende Hinweise durch die „Begleitfauna“ gegeben, vorausgesetzt, daß diese auch tatsächlich zeitgenössische Formen umfaßt und nicht nur nachträglich zusammengeschwemmte Reste von Tieren verschiedener Lebensräume. Eine Trennung derartiger heterogener Komponenten ist freilich Aufgabe des Wissenschaftlers.

Die ältesten Equiden

Die geologisch ältesten Equiden sind aus dem Eozän Europas und Nordamerikas bekannt. Ihre Reste wurden ursprünglich unter verschiedenem Namen beschrieben, nämlich als *Hyracotherium* die europäischen, als *Eohippus* („Pferd der Morgenröte“ = Eozän) die nordamerikanischen. Erst spätere Untersuchungen zeigten, daß die geringfügigen Unterschiede zwischen den damaligen europäischen und nordamerikanischen Formen für eine derartige (gattungsmäßige) Trennung nicht ausreichen, wodurch dem zwar wenig treffenden, aber älteren Namen *Hyracotherium* Gültigkeit vor dem viel kennzeichnenderen Namen *Eohippus* zukommt. *Hyracotherium* wurden diese ältesten Equidenreste wegen ihrer vermeintlichen Ähnlichkeit mit Klippschliefern (*Hyrax* und verwandte Formen) genannt (s. COOPER 1932, SIMPSON 1952).

Die europäischen Funde stammen aus dem sog. Sparnacien, die nordamerikanischen aus dem sog. Wasatchian. Beide Schichtglieder sind annähernd gleichzeitig entstandene

Bildungen und entsprechen der älteren Eozänzeit. Sie wurden vor mehr als 50 Millionen Jahren abgelagert, zu einer Zeit, in der in Mitteleuropa noch Palmen und Krokodile, Riesenschlangen und Halbaffen existierten, wie sie gegenwärtig in verwandten Formen nur aus tropischen Gebieten bekannt sind. Es war die Zeit des Alttertiärs, also die ältere Braunkohlenzeit, zu der ausgedehnte, aus zahllosen Holzgewächsen bestehende Urwälder fast das ganze — mehr einem Archipel vergleichbare — damalige europäische Festland bedeckten, die eine von der gegenwärtigen europäischen Fauna völlig abweichende Tierwelt beherbergten. Damals gab es weder Einhufer noch Hirsche, Rinder oder Antilopen, weder Bären, Füchse, Löwen oder Hyänen. Es mag daher verständlich erscheinen, daß diese Urfierdchen, wie die Hyracotherien auch genannt werden, in ihrem Aussehen keineswegs an Pferde oder sonstige Einhufer erinnerten, sondern durch den vermutlich niedrig getragenen Kopf mit spitzer Schnauze und dem gewölbten Rücken im äußeren Habitus vielmehr mit Zwerghirschen oder Duckerantilopen verglichen werden können. Es waren katzen- bis fuchsgroße Buschschlüpfer mit schlanken Beinen, deren Pfoten vorne vier-, hinten dreizehig waren. Von richtigen Hufen kann nicht gesprochen werden, da die Endzehenglieder stumpfe Nägel getragen haben. Die Augen saßen viel weiter vorne, als wir es von den Einhufern gewöhnt sind, die Augenhöhle war nicht, wie bei diesen, durch eine Knochenspanne geschlossen. Die Backenzähne sind keine prismatischen, mit Marken versehenen Säulen, sondern niedrigkronige Höckerzähne, der Biß dementsprechend rein quetschend. Das Gehirn, dessen Gesamtgestalt in Form von Endocranialausgüssen (= Ausfüllungen der Hirnhöhle) erhalten ist, zeigt keinerlei Ähnlichkeiten mit einem Pferdegehirn, sondern erinnert viel mehr an jenes von Beuteltieren bzw. Insektenfressern.

Im Bau der Gliedmaßen bestanden noch weitere wesentliche Unterschiede gegenüber den Einhufern. Abgesehen von der Mehrzehigkeit waren beide Unterarmknochen (Elle und Speiche) vollständig getrennt und voll ausgebildet, also nicht — bei Rückbildung der Elle — zu einem einheitlichen Knochen verwachsen. Auch im Unterschenkel waren beide Knochen (Schien- und Wadenbein) vollständig ausgebildet. Für die weitgehende Rückbildung des Wadenbeines, wie sie für die Einhufer so bezeichnend ist, findet sich noch keine Andeutung.

Überblickt man die aufgezählten Merkmale und damit die gewiß nicht wenigen Unterschiede gegenüber den heutigen Einhufern, so erhebt sich — nicht nur für den Wissenschaftler — zwangsläufig die Frage, handelt es sich hier überhaupt um Equiden? Lassen sich die Hyracotherien überhaupt als Equiden klassifizieren bzw. können sie tatsächlich als die Ahnenformen der Einhufer angesehen werden? Nun, verschiedentlich werden die Hyracotherien auch nicht als Equiden, sondern als Vertreter einer eigenen Familie (Hyracotheriidae) gewertet. Von dieser etwas unterschiedlichen Bewertung in systematischer Hinsicht wird jedoch die stammesgeschichtliche Bedeutung der Hyracotherien nicht berührt. Sie sind nach ihrer Organisation so primitiv und unspezialisiert, daß von ihnen sämtliche übrige pferdeartigen Unpaarhufer abgeleitet werden können. Unter den Hyracotherien ist *Hyracotherium angustidens* als geologisch älteste Art aus den älteren Wasatchian auch der primitivste Hyracotheriine. Damit ist bereits vorausgesetzt, daß die Equiden, wie alle übrigen Lebewesen, eine stammesgeschichtliche Entwicklung erfahren haben, d. h., daß nicht nur die Einhufer erst im Laufe der Zeit entstanden sind, sondern letztlich alle Unpaarhufer auf gemeinsame Ahnen zurückzuführen seien, wie dies oben bereits angedeutet wurde. Eine derartige gemeinsame Stammgruppe ist durch Fossilfunde auch aus dem älteren Tertiär nachgewiesen. Es sind dies die sog. Condylartha oder Urhuftiere, die noch keinen ausgeprägten Huftiercharakter erkennen lassen. Allerdings fehlen derzeit noch die Bindeglieder, die einen lückenlosen Übergang von diesen Urhuftieren zu den ältesten Unpaarhufern herstellen würden. Da in den verhältnismäßig gut bekannten Ablagerungen des nordamerikanischen Paleozäns bisher keine Unpaarhufer gefunden wurden, liegt

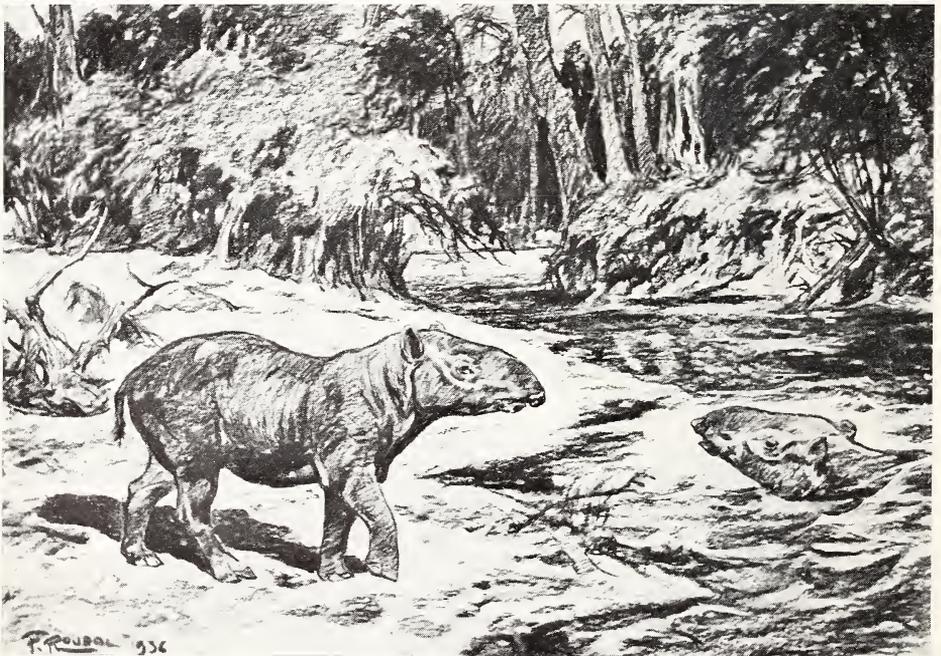


Abb. 1 (oben). Urpferdchen *Hyracotherium* = „*Eohippus*“ aus dem Alteozän Nordamerikas, von einem Urraubtier (*Oxyaena*) überfallen — Abb. 2 (unten). *Palaeotherium magnum* aus dem Jungeozän Europas (hier als tapirartiger Sumpfbewohner gedeutet)

die Annahme nahe, diese und damit auch die Hyracotherien, seien in Nordamerika von (Eur-)Asien eingewandert. Unter den Condylarthren entsprechen die mittel-paläozänen Phenacodontiden (z. B. *Tetraclaenodon*) morphologisch den Stammformen der Unpaarhufer.

Analysiert man nun die Hyracotherien, so zeigt sich, daß es keine Urhuftiere sind, sondern *echte Unpaarhufer* (Perissodactyla). Dies geht aus dem Bau der Extremitäten eindeutig hervor, indem stets der mittlere Zehenstrahl dominiert. Bei den Hyracotherien fehlt der 1. Zehenstrahl in der Hand völlig, im dreizehigen Fuß sind der 1. und 5. Zehenstrahl bis auf winzige Rudimente des Mittelfußes rückgebildet. Hand- und Fußwurzel zeigen den für Unpaarhufer im allgemeinen typischen Bau. Innerhalb der Unpaarhufer, die gegenwärtig nur mehr durch Tapire, Nashörner und Einhufer vertreten werden, zeigt der Bau des Schädels bzw. des Gebisses grundsätzliche Übereinstimmung im Bauplan, jedoch verschiedene „Tendenzen“ innerhalb der einzelnen genannten Gruppen. Auf diese Weise lassen sich die Einhufer bzw. die Equiden nicht nur von den Tapiren und Nashörnern trennen, sondern auch von den ausgestorbenen Brontotherien und den mit sogenannten Hufkrallen ausgestatteten sonderbaren Chalicotherien. So läßt der Bau der Backenzähne bei *Hyracotherium* bereits die für die geologisch jüngeren Equiden charakteristischen Eigentümlichkeiten ahnen, die in der Anlage des sog. lophoselenodonten Zahnmusters bestehen. Dieses unterscheidet sich grundsätzlich vom bilophodonten Tapirgebiß, vom rein lophodonten Nashorngebiß bzw. vom bunosenodonten Zahnmuster der Brontotherien und Chalicotherien. Gegenüber dem als hippomorph, also pferdeartig, zu bezeichnenden Gebiß waren die Gliedmaßen der Hyracotherien von den gleichzeitig lebenden tapir- und nashornartigen Unpaarhufern (z. B. *Heptodon*, *Hyrachyus*) praktisch nicht zu unterscheiden.

Abschließend können wir festhalten, daß die Hyracotherien vermutlich paarweise oder in Familienverbänden lebende laubäsende, kleine Urwaldbewohner waren, die noch nicht in sämtlichen Merkmalen (z. B. Gehirn) den Huftier- bzw. Unpaarhuferstatus erreicht hatten. Diese Feststellung ist, wie wir noch sehen werden, von grundsätzlicher Bedeutung. Damit wollen wir uns aber den geologisch jüngeren Equiden zuwenden.

Waren im älteren Eozän die nordamerikanischen Pferdeartigen („*Eohippus*“) nicht von den europäischen (*Hyracotherium*) zu unterscheiden, so müssen wir für das übrige Alttertiär (mittleres und jüngeres Eozän, Oligozän) feststellen, daß nunmehr in beiden Kontinenten verschiedene Gattungen auftreten; eine nicht nur tiergeographisch interessante Feststellung, auf die noch zurückzukommen sei.

So sind von der aus den nordamerikanischen Bridgerschichten (Mittel-Eozän) beschriebenen Gattung *Orohippus* keinerlei Reste aus Europa bekannt geworden. Innerhalb dieser Gattung zeigt sich ein „trend“, der zur sogenannten Molarisierung der Praemolaren (= vordere Backen- oder Lückenzähne) führt und der bei den geologisch jüngeren Equiden fortgesetzt wird. Diese Molarisierung, die bei der geologisch ältesten *Orohippus*-Art (*Orohippus pumilus* = „*atavus*“) zunächst den rückwärtigsten Praemolaren (P⁴) ergreift, erfaßt schließlich auch den 3. und 2. Praemolaren und führt zu einer Angleichung der im Umriß ursprünglich dreieckigen Lückenzähne an die vierseitigen Molaren und damit zu einer entsprechenden Vergrößerung der Kaufläche. Die Molarisierung des P⁴ wird durch die Entstehung eines hinteren Innenhöckers (Hypoconus), erreicht, der zusammen mit dem hinteren Zwischenhöcker (Metaconulus) ein schräg nach hinten verlaufendes Querjoch bildet, wie es für die Molaren kennzeichnend ist. Am P³ kommt dieses hintere Querjoch durch Verschiebung des Innenhöckers nach hinten unter Verlängerung des vorderen Zwischenhöckers (Protoconulus) nach innen zustande.

Im Bau des Hinterfußes unterscheidet sich *Orohippus* von *Hyracotherium* lediglich durch die völlige Reduktion der Rudimente des 1. und 5. Zehenstrahls und eine leichte

Verstärkung des 3. Zehenstrahls, was auch für den Vorderfuß gilt, dessen 5. Zehe, wenn auch schwächer, so doch noch funktionell ist. Im ganzen gesehen, kann *Orobippus* als nur wenig weiterentwickelter Nachkomme von *Hyracotherium* angesehen werden. *Orobippus pumilus* schließt sich morphologisch sehr eng an *Hyracotherium vasacciense*, des jüngeren Wasatchian an (KITTS 1957). Die bei *Orobippus* angebahnte Molarisierung der beiden rückwärtigen Praemolaren wird bei *Epibippus* der Uinta-Schichten (Jung-Eozän) vollendet und auch die Verstärkung der Mittelzehen geht weiter, so daß *Orobippus* als direkter Vorläufer von *Epibippus* betrachtet werden kann.

Die jung-eozänen *Epibippus*-Arten waren nur wenig größer als die geologisch jüngsten *Orobippus*-Formen. Lassen sich also die mittel- und jung-eozänen Equiden Nordamerikas als Angehörige eines *einzig*en Stammes werten, so ist im europäischen Eozän eine wesentlich größere Mannigfaltigkeit innerhalb der pferdeartigen Unpaarhufer festzustellen, die nur durch die Existenz mehrerer Stämme zu erklären ist.

Alttertiäre Seitenstämme

Die Angehörigen dieser Stämme unterscheiden sich im Bau des Schädels, des Gebisses und z. T. auch im Gliedmaßenskelett, so daß einige Gattungen (*Plagiolophus*, *Palaeotherium*) als eigene Familie (Palaeotheriidae) abgetrennt werden. *Plagiolophus* verhält sich im Gebiß konservativ, im Gliedmaßenskelett fortschrittlich, während es bei *Palaeotherium* umgekehrt ist.

Die Gattung *Palaeotherium* wurde bereits im Jahre 1804 durch den berühmten Zoologen und Paläontologen G. CUVIER aus den jung-eozänen Gipsen des Montmartre in Paris eingehend beschrieben und im Habitus mit Tapiren verglichen. Wie wir heute wissen, waren die Palaeotherien in zahlreichen Arten im jüngeren Eozän Europas weit verbreitet und dürften weniger Sumpfbewohner als vielmehr Steppen- bzw. Savannenformen gewesen sein. Im Backenzahngebiß sind nämlich nicht nur wie bei den nordamerikanischen Eozän-Equiden die Praemolaren molarisiert, sondern auch deutliche Tendenzen zur Hochkronigkeit (Hypsodontie) vorhanden, wie sie unter den Equiden erst im Miozän auftreten. Bemerkenswert ist weiter, daß diese Palaeotherien mit dem Altligozän völlig ausstarben, wodurch im jüngeren Alttertiär Europas überhaupt keine pferdeartigen Unpaarhufer existierten.

Zum Verständnis der Situation muß gesagt werden, daß im Tertiär und auch noch während der Eiszeit *zeitweise* eine landfeste Verbindung zwischen Ostasien und dem nordamerikanischen Kontinent über die heutige Beringstraße bestand. Dagegen verhinderte ein sich im Eozän östlich des Urals vom Nordmeer bis zur Tethys, dem damaligen Südmeer, erstreckender Meeresarm einen Faunenaustausch zwischen Europa und Asien. Diese Tatsache erklärt auch die Feststellung, daß die mittel- und jung-eozänen Säugetierfaunen Ostasiens nähere Beziehungen zur nordamerikanischen aufweisen als zur europäischen. Europa war während des mittleren und jüngeren Eozäns „isoliert“.

Weitere, wohl von *Hyracotherium* abstammende Equiden des europäischen Eozän sind als *Propachynolophus*, *Lophiotherium*, *Propalaeotherium* und *Anchilophus* bekannt (s. SAVAGE, RUSSELL & LOUIS 1965). Sie starben ohne Nachkommen am Ende des Eozäns aus.

Die nordamerikanischen Stammlinien

Damit wollen wir wieder nach Nordamerika zurückkehren. In den *Titanotherium*- (= Chadronian) und den *Oreodon*-Schichten (= Orellan), die dem älteren und mittleren Oligozän entsprechen, finden sich häufig Reste eines Equiden, der unter dem Namen *Mesobippus bairdi* beschrieben worden ist. Waren zwischen *Hyracotherium*, *Oro-*



Abb. 3 (oben). Nordamerikanische Oligozänpferde (*Mesohippus bairdi*) und Paarhufer (*Protoceras*), verfolgt von einer Säbelzahnkatze (*Hoplophoneus*) — Abb. 4 (unten). *Miobippus* aus dem Jung-Oligozän Nordamerikas

hippus und *Eohippus* infolge mehr oder weniger fließender Übergänge kaum richtige Grenzen zwischen den einzelnen Gattungen zu ziehen, so läßt sich *Mesohippus* zwar deutlich von *Epibhippus* trennen, doch sind die Unterschiede lediglich durch in gleicher Richtung verlaufende Fortentwicklung bedingt, die sich bereits bei den eoazänen Equiden Nordamerikas anbahnte. Wir können daher mit Sicherheit annehmen, daß *Mesohippus* von einer eoazänen *Epibhippus*-Art abzuleiten ist. Die verschiedentlich geäußerte Annahme einer Einwanderung von *Mesohippus* aus Ostasien wird in keiner Weise gestützt.

Mesohippus zeigt im Bau des Schädels bereits Anklänge an die geologisch jüngeren Equiden. So ist der Schnauzenteil verlängert, die Augenhöhle dadurch scheinbar nach hinten verlagert, deren knöcherne Umrahmung zwar weiter, aber noch nicht völlig geschlossen ist. Sämtliche Praemolaren, mit Ausnahme des P¹, sind molarisiert und entsprechen durch Größenzunahme dimensionell durchaus den Molaren. Elle und Speiche sind weitgehend verwachsen, das in Rückbildung begriffene Wadenbein legt sich in der distalen Hälfte an das Schienbein an. Am Vorderfuß ist die 5. Zehe bis auf ein winziges Rudiment des Mittelfußknochens geschwunden, d. h. *Mesohippus* war vorne und hinten dreihüfig. Wenn auch noch sämtliche „Finger“- und Zehenstrahlen mit den Hufen den Boden berührten, also funktionell waren, so ist doch der mittlere Zehenstrahl bedeutend verstärkt und hat den größten Teil der Funktion als Körperstütze übernommen. In Zusammenhang damit sind dessen Endzehenglieder vergrößert und lassen bereits die Hufform der modernen Equiden ahnen. Die Endphalangen der seitlichen Strahlen hingegen sind schmal und nicht wie bei Palaeotheriiden bzw. Tapiren nur asymmetrisch gestaltete Abbilder der mittleren Endphalangen.

Wir müssen uns *Mesohippus* und zwar besonders *M. bairdi*, dessen Reste in den oligozänen Ablagerungen der Great Plains der USA sehr häufig sind, als etwa schafgroßen, in Rudeln lebenden hochläufigen Unpaarhufer vorstellen, der vermutlich die offene Buschwaldlandschaft als Lebensraum bevorzugte.

In den nächstjüngeren Ablagerungen der Great Plains, den *Protoceras*-Schichten der Bad Lands von Dakota, finden sich Knochen und Zähne eines Equiden, der sich nur in Detailmerkmalen von *Mesohippus* unterscheidet und der als *Miohippus* beschrieben wurde. Diese Ablagerungen entsprechen altersmäßig dem jüngeren Oligozän (= Whitneyan) und damit dem jüngsten Alttertiär. Aus gleichaltrigen Sedimenten Europas sind bisher keinerlei Equidenreste bekannt geworden, eine Feststellung, die in Anbetracht der guten Kenntnis jungoligozäner Ablagerungen nur durch ein ursprüngliches Fehlen von Equiden in Europa erklärt werden kann. Wie noch gezeigt werden soll, erscheinen Equiden in Europa erst im älteren Miozän, also im Jungtertiär.

Bei *Miohippus* ist die Reduktion der Seiten„finger“ und -zehen weiter fortgeschritten, doch waren noch sämtliche Zehenstrahlen voll in Funktion. In der Fußwurzel (Tarsus) kommt es erstmalig zu einer Gelenkverbindung zwischen dem Tarsale IV + V und dem Metatarsale III, wie es auch bei sämtlichen geologisch jüngeren Equiden der Fall ist. Dies hängt mit der Verstärkung des mittleren Zehenstrahles (Mt III) und der dadurch bedingten Verschiebung in der Kraftübertragung zusammen.

Im Gebiß ist kein prinzipieller Unterschied gegenüber *Mesohippus* vorhanden; die Zahnkrone ist – wie bei den bisher besprochenen Equiden – niedrig, d. h. brachyodont und zeigt weder eine Tendenz zu einem Höherwerden noch zur Einlagerung von Zementsubstanz. Im Durchschnitt sind die *Miohippus*-Arten etwas größer als die *Mesohippus*-Formen.

Fanden wir bisher auf nordamerikanischem Boden stets nur Arten einer einzigen Gattung nebeneinander, so sind aus dem älteren und mittleren Miozän Reste mehrerer Equiden bekannt, die nicht auf eine, sondern auf mehrere Gattungen bezogen werden müssen. Dies ergibt sich aus der unterschiedlichen Merkmalsausbildung, die zugleich bestimmten „trends“ in der stammesgeschichtlichen Entwicklung entsprechen und zeigen,

daß es im Miozän auf nordamerikanischem Boden mehrere Stammlinien unter den Equiden gab, als deren gemeinsame Ahnenform *Miohippus* betrachtet werden kann. Es sind dies der *Anchitherium*-, der *Archaeohippus*- und der *Parahippus*-Stamm. Anfänglich nur wenig voneinander verschieden, prägen sich die Differenzen mit zunehmender Entfernung von der gemeinsamen Stammform immer stärker aus.

Mit den Anchitherien erscheinen die Equiden auch wieder in Europa, das über die damals landfeste Beringstraße und den asiatischen Kontinent erreicht wurde. *Anchitherium aurelianense* ist im Miozän Europas verbreitet und erstmalig aus dem älteren Miozän (Burdigal) nachgewiesen. Im Gebiß kaum von *Miohippus* verschieden, zeigt es den auch bei dieser Gattung bereits vorhandenen Aufbau der Oberkieferbackenzähne aus einem w-förmigen Außen- und den beiden schräg nach hinten innen verlaufenden Vorder- und Hinterjochen. Die Zahnkrone ist brachyodont und zeigt keine Spuren von Zementeinlagerung. Dieser konservative Charakter des Backenzahnggebisses findet sich auch bei den geologisch jüngsten Anchitherien, die aus dem Altplozän (Pannon) bekannt sind. Lediglich die Zahnkronenhöhe nimmt ein wenig zu, und die Dimensionen sind größer. Demgegenüber verhält sich der Bau der Extremitäten innerhalb der gleichen Zeitspanne durch eine weitere Rückbildung der seitlichen Zehenstrahlen und einer Verstärkung des mittleren Strahles progressiver (STEININGER 1963). Dennoch waren auch die geologisch jüngsten Anchitherien funktionell dreizehig, indem sie bei der Fortbewegung zumindest beim Durchtreten Bodenberührung hatten. Sind doch an den Seitenzehen nicht nur die Gelenkflächen gut entwickelt, sondern auch Bänder- und Sehnenansatzstellen deutlich sichtbar (s. TOBIEN, 1952).

Die verschiedene Geschwindigkeit der stammesgeschichtlichen Entwicklung einzelner Merkmalskomplexe innerhalb einer Gattung ist auch von anderen Tierstämmen bekannt. Während es jedoch bei *Anchitherium* zu keiner wesentlichen Steigerung der Körpergröße kam, sind aus Ostasien und Nordamerika große Anchitherien beschrieben worden (*Sinohippus*, *Hypohippus*, *Megahippus*), deren Zähne nahezu die doppelte Größe erreichten, ohne daß es jedoch zu einer Hypsodontie, also Hochkronigkeit der Backenzähne gekommen wäre, wie es etwa für die beiden übrigen Stämme unter den Equiden charakteristisch ist, die von *Parahippus* ihren Ausgang nehmen. *Archaeohippus* aus dem nordamerikanischen Miozän ist gleichfalls zu den Anchitherien zu zählen.

Damit wollen wir uns dem *Merychippus* bzw. *Protohippus*-Stamm zuwenden, die beide auf *Parahippus* zurückgeführt werden können. Reste von *Parahippus* finden sich zwar im ganzen nordamerikanischen Miozän, doch sind nur die altmiozänen *Parahippus*-Arten (z. B. *P. pristinus*, *P. nebrascensis*) als Stammformen von *Merychippus* und *Protohippus* anzusehen, die erstmalig im Miozän auftreten. *Parahippus* läßt sich im Gebiß wohl an *Miohippus* anschließen, unterscheidet sich jedoch von dieser Gattung und auch von *Anchitherium* durch die Ausbildung eines Spornes (Crochet) an den Backenzähnen des Oberkiefers, der das nach innen stets offene Tal zwischen dem Vorder- und Hinterjoch abschnürt. Weiter kommt es zu einer leichten Abschnürung des vorderen Innenhöckers (Protoconus) und zur Ablagerung von Zementsubstanz an der Außenwand bzw. in den Marken (= Schmelzeinstülpungen) der Backenzähne. Schließlich ist bei fortschrittlichen *Parahippus*-Arten auch ein „trend“ zur Zahnkronenerhöhung festzustellen.

Sämtliche der soeben erwähnten Neubildungen bzw. angebahnten Entwicklungstendenzen finden sich bei den Angehörigen des *Merychippus*- bzw. *Protohippus*-Stammes wieder, deren Trennung erst bei der auf *Parahippus* zeitlich folgenden Gattung *Merychippus* möglich ist.

Es erhebt sich nun die Frage, welcher von diesen drei (*Anchitherium*-, *Merychippus*- und *Protohippus*-Stamm) miozänen Stämmen Nordamerikas eigentlich als der Hauptstamm bezeichnet werden kann. Der *Anchitherium*-Stamm erlischt im Plozän, der *Merychippus*-Stamm stirbt mit den Hipparionen im Plio-Pleistozän aus und nur die

Protobippus-Linie lebt heute noch in den Einhufern fort. Es mag daher verständlich erscheinen, im *Protobippus*-Stamm den Hauptstamm zu sehen, wie dies meist — zusammen mit den nicht als eigene Stammlinie erkannten Hipparionen — geschehen ist. Wie jedoch der bekannte amerikanische Säugetierpaläontologe G. G. SIMPSON durchaus richtig erkannt hat, kann der konservative *Anchitherium*-Stamm nicht als Seitenzweig, son-

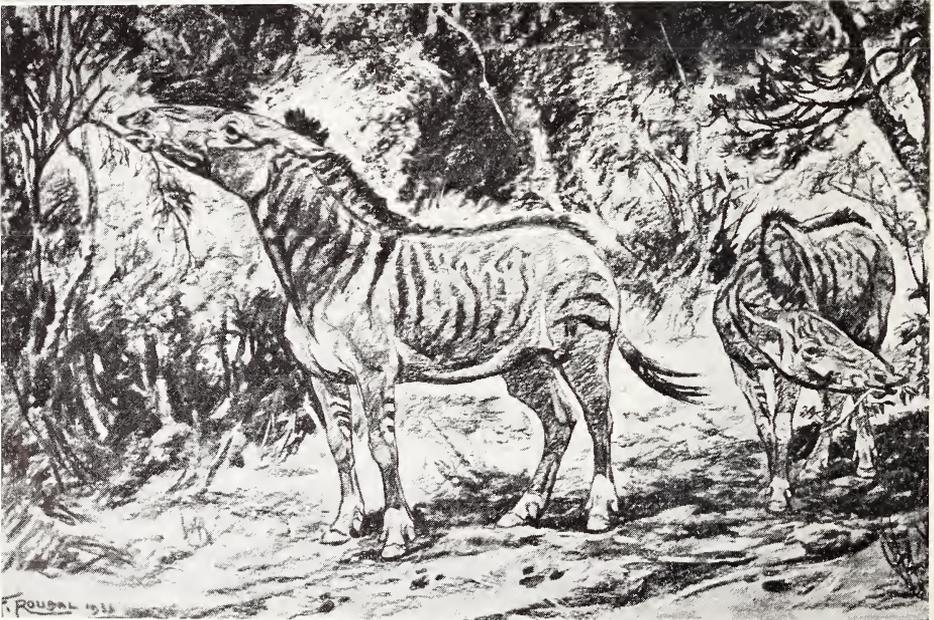


Abb. 5 (oben). *Parahippus* des nordamerikanischen Alt-Miozäns — Abb. 6 (unten). Das miozäne Waldpferd *Anchitherium*

dern als der eigentliche Hauptstamm der tertiärzeitlichen Equiden angesehen werden. Demgegenüber sind sowohl die Hipparionen als auch die quartärzeitlichen Einhufer Abkömmlinge von Seitenlinien. Es ist dies eine stammesgeschichtlich ähnliche Situation wie bei den Probescidiern, bei denen der Hauptstamm, nämlich die Mastodonten, längst ausgestorben ist, während von den beiden aus diesem hervorgegangenen Seitenlinien sich die Elephantiden bis heute erhalten haben, die Stegodonten hingegen während der Eiszeit ausgestorben sind.

Mit der bei *Parahippus* erstmalig eingeleiteten, bei *Merychippus* bzw. *Protohippus* fortgesetzten Entwicklungstendenz kommt es nämlich zu zahlreichen anatomischen Umkonstruktionen, die erst die Möglichkeit für die „Eroberung“ jenes Lebensraumes bilden, für den die heutigen Einhufer so charakteristisch sind, nämlich die offene Landschaft in Form von Baumsavannen und Steppen; eine Entwicklungstendenz, die letztlich zu den Einhufern führt.

Waren die bisher besprochenen Equiden durchwegs Blatt- und Weichkrautfresser, so ermöglicht die bei *Merychippus* bzw. *Protohippus* einsetzende Hypsodontie der Backenzähne auch die Aufschließung härterer pflanzlicher Substanzen, wie etwa Gramineen (Gräser). Aus Blattfressern werden im Laufe des Miozäns Grasäser. Bemerkenswert ist nur, daß sich die Steppengräser gleichfalls im Miozän plötzlich zu entfalten beginnen.

Aus dem mittleren und jüngeren Miozän Nordamerikas sind zahlreiche Equidenarten bekannt, die einerseits zu *Merychippus*, andererseits zu *Protohippus* gestellt wurden, deren Unterschiede vor allem im Milchgebiß (brachyodont und ohne Zementeinlagerung bei *Merychippus*, subhypsodont und mit Zement bei *Protohippus*) liegen sollen. Da diese Unterschiede jedoch nur gradueller Art sind und auch sonst zahlreiche Übergänge zwischen den Arten beider „Gattungen“ vorhanden sind, wertet man diese gegenwärtig nur als Untergattungen. Immerhin zeigen die geologisch jüngeren *Merychippus*-Arten (i. e. S.) im Gegensatz zu den *Protohippus*-Formen die Tendenz zur Abschmürung des vorderen Innenhöckers (Protoconus), wie sie bei den Hipparionen zur Regel wird. Für *Merychippus* (i. w. S.) sind nun vordere und rückwärtige Marken an den Oberkieferbackenzähnen charakteristisch. Die vordere Marke ist durch Verbindung des Vorder- und Hinterjoches entstanden, die hintere durch Verbindung des Hypostyls mit dem Hinter- und Außenjoch. Mit der zunehmenden Hypsodontie werden auch diese Marken immer tiefer. Es sind — entwicklungsmäßig gesehen — Schmelzeinstülpungen, die mit Zement erfüllt sind, wodurch am abgekauten Zahn eine annähernd ebene Kaufläche entsteht, die zum Zermahlen von Gräsern bestens geeignet erscheint. Hat sich das Aussehen des Backenzahngebisses durch die Hypsodontie enorm geändert, so verhält sich der Bau der Extremitäten weitgehend konservativ. Wohl ist die Ulna (Elle) in ihrem mittleren Teil außerordentlich stark reduziert und von der Fibula (Wadenbein) nur mehr die proximale Hälfte vorhanden, dennoch sind die *Merychippus*-Arten durchwegs dreizehige Equiden, deren Seitenzehen gegenüber *Parahippus* kaum oder nur geringfügig reduziert wurden.

Der Schädel ist — z. T. in Zusammenhang mit den hochkronigen Backenzähnen, die einen entsprechenden Platz im Kiefer benötigen — nunmehr pferdeähnlich, indem nicht nur die Kiefer erhöht, der Gesichtsschädel verlängert und die Augenhöhlen dadurch nach hinten verschoben erscheinen, sondern letztere auch ganz durch eine knöcherne Spange geschlossen sind. Auch das Gehirn zeigt — wie Endocranialausgüsse erkennen lassen — zwar gleichfalls einen Fortschritt durch den „modernen“ Typ der Furchung, ohne jedoch die Entwicklungshöhe des dimensionell entsprechenden Gehirnes eines Shetlandponys zu erreichen. Vor den Augenhöhlen treten meist sogenannte Wangengruben auf, deren Funktion umstritten ist, indem sie mit Drüsen, mit Ansatzstellen für Lippenmuskulatur oder mit Nasenblindsäcken in Verbindung gebracht werden.

Bei den geologisch jüngsten *Merychippus*-Arten hat die Hochkronigkeit der Backen-

zähne schon fast den für die pliozänen Gattungen *Hipparion*, *Nannippus* und *Neobhipparion* kennzeichnenden Grad erreicht. Diese Hipparionen, deren Reste in ungeheurer Zahl aus altpliozänen Ablagerungen Europas und Ostasiens bekannt wurden, waren dreizehige Savannenbewohner, die ähnlich den heutigen Zebras in großen Herden lebten. Nach dem häufigen Vorkommen dieser Equiden nennt man diese altpliozänen Tiergesellschaften auch Hipparionfaunen.

Diese Hipparionfaunen, die außerdem durch das Vorherrschen von antilopen- und gazellenartigen Paarhufern gekennzeichnet sind, werden meist mit der gegenwärtigen ostafrikanischen Tierwelt verglichen. Außer zahlreichen Antilopen und Gazellen zählen Giraffen, Strauße, Erdferkel, Hyänen, Bären, marder- und katzenartige Raubtiere, Mastodonten und Dinotherien, Hundsaffen, Steppennashörner, Stachelschweine, Riesenklippschliefer und Steppenwildschweine zu den kennzeichnendsten Faunenelementen. Ein Vergleich, der wohl ökologisch durchaus gerechtfertigt ist, indem es eine für Baumsavannen charakteristische Fauna war. Versucht man jedoch die einzelnen Angehörigen dieser Fauna mit ihren heutigen Gegenstücken zu vergleichen, so zeigen sich bedeutende Unterschiede, etwa in der Art, wie sie zwischen einem *Hipparion* und einem Zebra bestehen.

Die Hipparionen waren stark ponygroße, dreihufige Equiden mit einem überaus charakteristischen Gebiß (Oberkieferbackenzähne mit abgeschnürtem Protoconus), mit Wangengruben und einem noch deutlich primitiveren, mit geringerer Fältelung versehenen Gehirn. Die altweltlichen Hipparionen sind Einwanderer aus der Neuen Welt. Sie haben am Beginn des Pliozäns die damals landfeste Beringstraße überschritten. Demgegenüber sind die übrigen Elemente der altweltlichen Hipparionfaunen eurasiatischer oder afrikanischer Herkunft. Die regressive Tendenz der Weltmeere und die Verlandung verschiedener von diesen bereits abgeschnittener Meeresbecken ermöglichten eine nahezu weltweite Verbreitung von Savannen- und Steppenfaunen, die überdies recht rasch erfolgte.

Unter den zahlreichen pliozänen *Hipparion*-Arten sind auch richtige Klein- bzw. Zwergformen bekannt geworden (*Hipparion periafricanum* und *H. gromovae*), die ungefähr die Größe einer Dogge erreicht haben mögen. Einzelne Arten, bei denen die Abschnürung des Protocons nicht bis an die Zahnkronenbasis erfolgte, sind verschiedentlich als *Hemibhipparion* (z. B. *H. matthewi* von Samos) abgetrennt und als Stammformen der Einhufer betrachtet worden, eine Annahme, die gegenwärtig nicht mehr vertreten wird, da sich diese viel zwangloser von geologisch gleichaltrigen *Pliobippus*-Arten ableiten lassen (STEHLIN, 1929).

Die Beantwortung der Frage der Abstammung der Einhufer ist nicht nur ein morphologisches, sondern auch ein tiergeographisches Problem. Die heute lebenden wilden Einhufer sind ausschließlich auf die Alte Welt beschränkt. Es erscheint daher verständlich, daß man — solange ausreichende Einhuferfunde aus der Neuen Welt nicht bekannt waren — versucht war, die Einhufer auf altweltliche Fossilformen zurückzuführen, wobei sich die pliozänen Hipparionen schon als zeitliche Vorläufer der Einhufer anboten, deren geologisch älteste Vertreter in der Alten Welt in ältesteiszeitlichen Ablagerungen auftreten.

Nun sind in den letzten Jahren aus gleichaltrigen, also ältesteiszeitlichen Fundstellen Südeuropas und Afrikas auch Hipparionen bekannt geworden (z. B. *Stylobhipparion*, *Hypsobhipparion*), die im Gegensatz zu den Einhufern noch richtig dreihufig waren. Es sind also nur wenig weiterentwickelte Hipparionen, die nicht als Stammformen der Einhufer in Betracht kommen. Daher ist die für die Alte Welt charakteristische Reihe *Anchitherium* (Miozän) — *Hipparion* (Pliozän) — *Equus* (Quartär) keine Ahnenreihe, bei der die geologisch ältere Gattung die Stammform der geologisch jüngeren bildet, sondern nur eine Stufenreihe. *Anchitherium*, *Hipparion* und *Equus* sind in Eurasien und Afrika jeweils Einwanderer aus der Neuen Welt. Der Stamm der Hip-



Abb. 7 (oben). Das kleine Steppenpferd (*Hemhipparion matthewi*) aus dem Altpliozn von Samos mit Gazellen und Strauen — Abb. 8 (unten). *Hipparion mediterraneum* in der Baumsavanne von Attika (Griechenland) mit Antilopen (Vordergrund rechts) und Kurzhalsgiraffen (Hintergrund)

parionen starb sowohl in der Alten als auch in der Neuen Welt im Laufe der Eiszeit aus. In Nordamerika waren im Pliozän neben *Hipparion* die etwas kleinwüchsigeren *Nannippus*-Arten häufig. Der südamerikanische Kontinent wurde von den Hipparionen mangels einer Landverbindung nicht erreicht.

Der letzte und für uns wichtigste Stamm geht auf den miozänen *Protohippus*-Formenkreis zurück, der sich von *Merychippus* (i. e. S.) unter anderem durch die nur angedeutete Abschnürung des Protocons der Oberkieferbackenzähne unterscheidet. Zu einer richtigen Abtrennung ist es nicht gekommen. Das gilt auch für *Hippodon*, einer von QUINN (1955) aufrechterhaltenen Gattung aus dem nordamerikanischen Miozän.



Abb. 9 (oben). *Hippidion*-Herde in der eiszeitlichen Pampa Argentinien. Im Hintergrund *Nandus* — Abb. 10 (unten). Jungeszeitliche Steppenpferde (*Equus occidentalis*) am Rande des Asphaltsees Rancho La Brea in Kalifornien. Links Kamele (*Camelops*), im Hintergrund Riesenfaultiere (*Paramylodon*)

Von Protohippusformen läßt sich sowohl die pliozäne Gattung *Pliohippus* als auch *Eoequus* ableiten, die als fortschrittliche Angehörige dieses Stammes bezeichnet werden können. Im Gebiß vor allem durch die stärkere Hypsodontie und eine kräftigere Schmelzfältelung der Backenzähne des Milch- und Dauergebisses von *Protohippus* verschieden, ist bei *Pliohippus* erstmalig unter den Equiden die Monodactylie, d. h. die Einhufigkeit erreicht worden. Die seitlichen Zehenstrahlen sind zu einheitlichen, funktionslosen Griffelbeinen rückgebildet, die sich an der Hinterseite des ganzen Laufbeines (= mittleres Metapodium) erstrecken und in einer kleinen distalen Verdickung (Griffelbeinknöpfchen) enden, die O. ABEL als Verschmelzungsprodukt der rudimentären Seitenzehenglieder auffaßt. Der Schädel hat, zumindest bei den geologisch älteren Arten, noch verschiedene Merkmale bewahrt, die uns bereits bei miozänen Equiden begegneten (z. B. seichte Wangengruben, relativ kurzer Schnauzenabschnitt).

Pliohippus ist die geologisch älteste Einhufergattung. Sie war im Clarendonian und Hemphillian Nordamerikas verbreitet, die dem Pliozän, also dem jüngsten Tertiär in Europa entsprechen. *Pliohippus*-Arten finden sich neben anderen Equiden (*Nannippus*, *Neohipparion*) mit Steppenformen, wie etwa Kamelen (*Pliauchenia*), Gabelbockantilopen (*Capromeryx*, *Sphenophalos*), Steppennashörnern (*Teleoceras*, *Aphelops*), Ziesel (*Citellus*) und Hasenartigen (*Hypolagus*) vergesellschaftet.

Von *Eoequus*, bei dem der Innenteil des hinteren Joches ähnlich dem Protoconus abgeschnürt ist, ist der Bau der Gliedmaßen nicht bekannt. *Eoequus* wird zwar verschiedentlich als direkte Ahnenform der rezenten Einhufer angesehen (QUINN, 1955), doch ist darüber noch kein endgültiges Urteil möglich. Diese Gattung tritt zugleich mit *Pliohippus*, *Hipparion*, *Neohipparion* und *Nannippus* auf und stammt demnach aus pliozänen Ablagerungen².

Außer den Hipparionen und den zu den Einhufern führenden Gattungen *Pliohippus* und *Eoequus* ist aus dem nordamerikanischen Pliozän eine weitere Equidengattung als *Calippus* beschrieben worden, die wohl auch auf *Protohippus* zurückzuführen ist, jedoch nach STIRTON (1940) nicht als direkte Ahnenform der Einhufer angesehen werden kann, sondern ausgestorben ist. *Calippus* weicht im Bau der Backenzähne von den übrigen Equiden ab.

In der jüngsten Tertiär- bzw. ältesten Eiszeit (Hemphillian und Blancan) Nordamerikas treten wiederum Equiden auf, die sich von den bisher besprochenen unterscheiden. Es sind dies *Astrohippus* und *Plesippus*, die STIRTON (1940) als weiterentwickelte *Pliohippus*-formen bzw. deren Abkömmlinge auffaßt und die auch im Gliedmaßenbau praktisch den für die rezenten Einhufer charakteristischen Anpassungsgrad erreicht haben. *Plesippus* des nordamerikanischen Blancan unterscheidet sich von *Pliohippus* unter anderem durch die noch stärkere Rückbildung der Griffelbeine. Diese erreichen ungefähr zwei Drittel der Länge des mittleren Laufbeines und entsprechen damit dem für die heutigen Einhufer charakteristischen Zustand. Die Backenzähne sind hochkronig und säulenförmig; das Gliedmaßenskelett als ganzes ist etwas kräftiger als bei der zartgliedrigen Gattung *Pliohippus*. *Plesippus* präsentiert somit morphologisch ein im allgemeinen etwas primitives *Equus*-Stadium und ist nach STIRTON direkt von *Astrohippus* abzuleiten. Demgegenüber gehört *Astrohippus* nach QUINN (1955) ähnlich wie *Calippus* einem blind endenden Stamm an, da nach diesem Autor *Eoequus* die Stammform von *Equus* bildet.

Sind also die Ansichten über die unmittelbare Abstammung der lebenden Einhufer geteilt, so ist auch die Ableitung der heute längst ausgestorbenen südamerikanischen Einhufer mit Problemen verknüpft, denen wir uns vor einer Besprechung der übrigen Einhufer zuwenden wollen.

² Die von QUINN (1955) vorgenommene altersmäßige Einstufung in das Mittelmiozän (Hemingfordian) ist unzutreffend.

Aus den eiszeitlichen Ablagerungen des südamerikanischen Kontinentes ist neben Angehörigen der Gattung *Equus*, die einer eigenen, endemischen, d. h. nur für Südamerika charakteristischen Untergattung (*Amerhippus*, s. HOFFSTETTER, 1952) angehören, eine Reihe von Equiden beschrieben worden, die zweifellos Einhufer sind, jedoch im Bau des Schädels und auch des Gebisses etwas von den nordamerikanischen bzw. altweltlichen Einhufern abweichen. Diese Tatsache kommt auch in der Benennung dieser Equiden zum Ausdruck, die als *Hippidion* (= „Hippidium“), *Onohippidium* und *Parahipparion* beschrieben wurden.



Abb. 11 (oben). Eiszeitliche nordamerikanische Einhufer (*Equus scotti*) auf der Flucht vor einem Steppenbrand — Abb. 12 (unten). „Waldpferd“ (*Equus mosbachensis*) und Breitstirnloch (*Alces latifrons*) in der alteiszeitlichen Aulandschaft des Oberrheingebietes

Alle diese südamerikanischen Pferde, die allgemein von *Pliohippus*³ abgeleitet werden, sind erst zu Beginn bzw. während der Eiszeit von Nordamerika über Zentralamerika nach Südamerika gelangt. Sie haben sich dort zu Pampas- bzw. Hochsteppen(= Berg-)pferden entwickelt und sind am Ende der Eiszeit ausgestorben⁴. Sie waren z. T. sicher noch Zeitgenossen des damaligen Menschen.

Aus eiszeitlichen Ablagerungen der nördlichen Hemisphäre sind zahlreiche Reste fossiler Equiden bekannt geworden, deren systematische Zugehörigkeit nicht weniger diskutiert wird, als ihre stammesgeschichtlichen Zusammenhänge. Dies ist nicht zuletzt dem außerordentlich konstanten Bau des Schädels und des Gebisses zuzuschreiben, indem deren spezifische Kennzeichen nur an Hand vollständiger Schädelserien erfaßt werden können, wie sie fossil bisher nicht vorliegen. Während etwa bei den Paarhufern die Schädelfortsätze, seien es Geweihe oder Gehörne, spezifische, also artliche Unterschiede aufweisen, und damit eine Unterscheidung auch an fossilen Schädelresten verhältnismäßig leicht ermöglichen, fehlt den Einhufern ein derart wandelbarer Merkmalskomplex.

Es zählt daher die Geschichte der Einhufer während der Eiszeit zu den am meisten diskutierten Kapiteln innerhalb der Equidenphylogenie überhaupt. Mit anderen Worten: dadurch, daß die Meinungen über die Abgrenzung bzw. Zugehörigkeit der einzelnen Arten weitgehend voneinander abweichen, sind auch die Ansichten über die vermutlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge recht verschieden. Unter diesem Gesichtspunkt mögen daher auch die folgenden Zeilen verstanden werden. Die eigentliche Ursache dieser Sachlage ist letztlich die an der Tertiär-Quartärwende einsetzende Aufspaltung in die gegenwärtig vertretenen Artengruppen, die in mehreren parallelen Reihen erfolgt. Da alle diese Reihen von einer Wurzelgruppe (*Pliohippus*) aus sich entwickelt haben, ist verständlich, daß sich die Frühformen dieser verschiedenen Stammelinien morphologisch nur schwer voneinander trennen lassen.

Interessanterweise zeigen die ältestquartären Einhufer Eurasiens (und auch Nordamerikas) Merkmale, die wir heute nur bei Zebras bzw. z. T. auch bei den Eselartigen finden. Wie jedoch bereits auf S. 151 bemerkt, sind derartig — wie der Wissenschaftler sagt — zebriene bzw. asinide Merkmale nicht unbedingt im systematischen Sinn zu verstehen, sondern zeigen lediglich, daß damals noch keine echten equinen (= „caballinen“) Wildpferde existierten.

Die bekanntesten dieser primitiven Einhufer sind als *Equus (Allobippus*⁵ = „*Macrochippus*“) *stenonis* und „*robustus*“ (= *bressanus*), *E. quaggoides* aus Europa und Nordafrika, *Equus sanmeniensis* aus Ostasien und *E. cautleyi* aus Südasien (s. HOPWOOD, 1936) beschrieben worden. Neben diesen „zebrinen“ Typen ist bereits das Vorkommen asinider bzw. hemionider (d. h. halbeselartiger) Equiden (z. B. *Equus [Praehemionus] sivalensis*; s. TRÜMLER, 1961) festzustellen, doch sind deren Fossilbelege noch recht dürftig. „Caballine“ Pferde als stammesgeschichtlich abgeleitete Formen erscheinen in Europa erst im Altquartär (z. B. *Equus mosbachensis*) und haben seither eine ziemliche Formenfülle hervorgebracht, wie zumindest die große Zahl von „Art“-Namen (z. B. *Equus steinheimensis*, *E. germanicus*, *E. taubachensis*, *E. abeli*, *E. woldřichi*, *E. chosaricus*, *E. caballus missi*; vgl. GROMOVA, 1955) vermuten läßt. Aus dem Altquartär sind noch vereinzelt „zebrine“ Equiden aus Mitteleuropa nachgewiesen (z. B. *Equus suessenbornensis*, *E. marxi*). Daneben treten auch eselartige Equiden („*Asinus*“ *hydrun-*

³ Die von O. ABEL (1914, 1929) vertretene Ansicht, die von ihm als *Neohippus* bezeichneten Einhufer Südamerikas seien von Hipparionen (*Neohipparion*) abzuleiten, läßt sich auf Grund morphologischer Differenzen nicht aufrechterhalten.

⁴ Die gegenwärtig in der argentinischen Pampa freilebenden Pferde sind nicht deren Nachkommen, sondern verwilderte Hauspferde aus postkolumbianischer Zeit.

⁵ Eine Bezeichnung dieser Formen als *Hippotigris* (= Zebra) ist aus den oben angedeuteten Gründen unzulässig.

tinus) auf, die jedoch mit den echten Wildeseln anscheinend nicht näher verwandt sind, sondern einem Parallelstamm angehören. Diese Art war im östlichen Mitteleuropa und in Osteuropa noch im Neolithikum verbreitet, da hier noch ausgedehnte Steppengebiete als Lebensraum vorhanden waren. Aus jungeszeitlichen Ablagerungen Europas sind auch Halb(= Pferde)esel („*Hemionus*“) bekannt geworden; allerdings sind die Belege äußerst selten. Diese Halbesel scheinen zu Zeiten, in denen sich weite Steppengebiete vom Osten her bis an die französische Atlantikküste erstreckt haben, auch nach Europa vorgedrungen zu sein, zusammen mit anderen Steppensäugern, wie Saigaantilope und Pferdespringer (DIETRICH, 1959).

Equine Einhufer waren zur jüngeren Eiszeit in Europa durch große, mittelgroße und kleine Wildpferde (z. B. Solutröpferd) vertreten. Letztere werden meist — auch auf Grund von Höhlenzeichnungen des damaligen jungpaläolithischen Menschen — mit dem rezenten mongolischen Wildpferd (*Equus przewalskii*) identifiziert, was jedoch schon auf Grund der abweichend proportionierten Laufbeine nicht anzunehmen ist (s. GROMOVA, 1955; SICKENBERG, 1961). Auch der meist etwas breitere und entfernt an den sog. Tarpan erinnernde Schädel wird von verschiedenen Autoren gegen eine derartige Zugehörigkeit angeführt.

Verschiedentlich wurde und wird der Tarpan, eine mausgraue, schlankbeinige Pferdeform, als eigene Wildform angesehen, die als sog. Steppentarpan noch im vorigen Jahrhundert im südlichen Rußland verbreitet war. Wie jedoch neueste Untersuchungen vermuten lassen, war der Tarpan wohl keine eigene Wildform, sondern es handelt sich nur um verwilderte Hauspferde (MEUNIER, 1962).

Damit ist das Problem der Abstammung der Hauspferde berührt. Während früher auf Grund der großen Unterschiede domestizierter Formen vielfach zwei oder mehrere Wildarten (z. B. bei Hausschwein, Hausrind) angenommen wurden, hat sich gegenwärtig die Erkenntnis durchgesetzt, daß sämtliche Haustiervormen nur von einer Art, d. h. von Populationen, deren Angehörige sich untereinander fruchtbar kreuzen, abstammen. Allerdings erfolgte die Domestikation oft unabhängig voneinander an verschiedenen Stellen aus verschiedenen *Unterarten*. So sind Hausrinder und Hausziegen mehrfach aus verschiedenen wildlebenden *Unterarten* in den Hausstand übergeführt worden.

Als wilde Stammform des Hauspferdes (*Equus caballus*) wird das mongolische Wildpferd (*Equus przewalskii*) angesehen, welches in freier Wildbahn praktisch völlig ausgerottet ist (BANNIKOV, 1958).

Die Vielfalt, in der uns Haustiere entgegneten, erklärt sich meist durch die vom Züchter gesteuerte Auslese, die sich besonders beim Haushund in „Modeformen“ widerspiegelt.

In Nordamerika war die Situation ähnlich wie in Eurasien, indem im Ältestquartär gleichfalls „zebrine“ Equiden dominieren und *Plesippus* vermutlich mit dem altweltlichen *Allohippus* identisch ist (z. B. *Plesippus simplicidens*, *P. francisci*, *P. cumminisi*), während „caballine“ Formen erst später auftreten. Auch „asinide“ bzw. „hemionide“ Einhufer sind wiederholt auf Grund von Fossilfunden beschrieben und z. T. auch direkt mit Eseln (z. B. *Asinus conversidens*) bzw. Pferdeeseln („*Hemionus*“ *calobatus* = *semiplicatus*; s. QUINN 1957) in Verbindung gebracht worden. Aus der jüngeren Eiszeit sind verschiedene „caballine“ Einhufer bekannt, doch besteht über die Abgrenzung bzw. Selbständigkeit der einzelnen „Arten“ meist keine Einhelligkeit, so daß hier nur einige wenige Namen genannt seien (*Equus scotti*, *E. occidentalis*, *E. pacificus*). Es sind z. T. kleine, z. T. recht große Formen, ähnlich wie im europäischen Pleistozän.

Sämtliche Einhufer Nordamerikas starben am Ende der Eiszeit bzw. im frühen Holozän aus. Es ist dies ein Phänomen, welches nicht nur die Equiden betrifft, sondern auch die Mastodonten und Elefanten, die Riesenfaultiere und Säbelzahnkatzen, die Riesengürteltiere und Kamele. Die Ursache des Aussterbens dürfte wohl in dem durch das nacheiszeitliche Klima bedingten Vegetationswechsel zu suchen sein, der den auf



Abb. 13 (oben). Jungeszeitliches Wildpferd (*Equus „germanicus“* = *E. cfr. chosaricus*) vor der Teufelslucken bei Eggenburg (N-Österr.), einem Horst der Höhlenhyäne (*Crocota spelaea*) — Abb. 14 (unten). Jungeszeitliche Wildpferdherde am Steilhang bei Solutré (Frankreich), über den sie vom damaligen Menschen getrieben und meist auch zum Absturz gebracht wurden.

Sämtliche Rekonstruktionen (Abb. 1—14) unter der Leitung von Prof. Dr. OTTO ANTONIUS † (Wien), ausgeführt von akad. Maler Prof. FRANZ ROUBAL (Irdning, Stmk.).

großräumige Steppengebiete angewiesenen Säugetieren den nötigen Lebensraum entzog.

Von den aus primitiven nordamerikanischen Einhufern hervorgegangenen südamerikanischen Equiden (Untergattung *Amerhippus*) war schon auf S. 166 die Rede.

Aus Afrika sind aus eiszeitlichen Ablagerungen zebrine (z. B. *Equus zebra*-Gruppe mit *E. sandwithi*, *E. quagga*-Gruppe mit *E. capensis*, *E. oldowayensis* aus dem Ältestquartär steht dem Grevy-Zebra nahe) und asinide Einhufer bekannt, die im älteren Quartär Zeitgenossen der letzten Vertreter der dreihufigen Hipparionen (*Stylo-* bzw. *Hypsohipparion*) waren. Leider reichen die bisherigen Fossilfunde noch nicht aus, um sichere Vorstellungen über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge bzw. die Verbreitungsgeschichte zu vermitteln. Dies wird erschwert durch die in den einzelnen Stammlinien parallel auftretenden Evolutionstendenzen.

Innerhalb der rezenten Zebras lassen sich drei Gruppen unterscheiden, die untereinander z. T. nicht näher verwandt sind als etwa Esel und Halbesel, nämlich das Grevy-Zebra (*Dolichobippus grevyi*) als primitivste Zebraform, die Quaggas oder Steppenzebras (z. B. *Hippotigris quagga*) und die Bergzebragruppe (z. B. *Hippotigris zebra*) (ANTONIUS, 1951).

Wie Fossilfunde zeigen, waren Zebras einst viel weiter und zwar auch in Nordafrika verbreitet. Die seit dem letzten Pluvial (= „Regenzeit“ als zeitliches Äquivalent der Eiszeiten der nördlichen Hemisphäre) zunehmende Austrocknung der Sahara hat zum völligen Verschwinden von Zebras und anderen Savannenformen in diesen Gebieten Afrikas geführt. Die Verbreitung der Unterarten der Steppenzebras zeigt, daß die ursprünglichsten Angehörigen dieser Zebragruppe in Ostafrika vorkommen, während die — heute z. T. ausgerotteten — spezialisiertesten Formen auf Südafrika bzw. das Kapland beschränkt sind bzw. waren. In der Fellfärbung macht sich nämlich bei ihnen der „trend“ zur Reduktion der Streifung (Bein- bzw. Kruppenstreifung), Verkürzung der Ohren, längere Schwanzbehaarung und andere „pferdeartige“ Züge bemerkbar, die beim ausgerotteten Quagga (*Equus [Hippotigris] quagga quagga*) des Kaplandes den höchsten Grad erreicht hatte. Beim Quagga war die Streifung bis auf die Kopf- und Halspartien fast völlig verschwunden.

Unter den Asiniden waren außer dem Somali- (*Asinus africanus somaliensis*) und dem nubischen Wildesel (*A. a. africanus*) auch noch der Atlaswildesel (*A. africanus atlanticus*) sogar noch in historischer Zeit in Nordwestafrika verbreitet (ANTONIUS 1938).

Literatur

- ABEL, O. (1929): Das biologische Trägheitsgesetz. *Biologia gener.* 4, 1—102. Wien.
- ANTONIUS, O. (1938): On the geographical distribution in former time and to-day, of the recent equidae. *Proc. Zool. Soc. B*, 107, 557—564. London.
- ANTONIUS, O. (1951): Die Tigerpferde. Die Zebras. *Monogr. d. Wildsäugetiere* 11, 1—148, Frankfurt/M.
- BANNIKOV, A. G. (1958): Distribution géographique et biologie du cheval sauvage et chameau de la Mongolie. *Mammalia* 22, 152—160, Paris.
- COOPER, F. C. (1932): The genus *Hyracotherium*. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 221, 431—448, London.
- DIETRICH, W. O. (1949): Stetigkeit und Unstetigkeit in der Pferdegeschichte. *N. Jb. Miner. etc. B, Abh.* 91, 121—148. Stuttgart.
- DIETRICH, W. O. (1959): *Hemionus* Pallas im Pleistozän von Berlin. *Vertebrata Palasiatica* 3, 13—22, Peking.
- GROMOVA, V. (1955): Le genre *Equus*. (Trad. de Saint-Aubin). *Ann. Centre étud. docum. paléont.* 13, 202 S. Paris.
- HOFFSTETTER, R. (1952): Les mammifères pléistocènes de la république de l'équateur. *Mém. Soc. géol. France, n. S., Mém.* 66, 1—391. Paris.
- HOPWOOD, A. T. (1936): The former distribution of caballine and zebrine horses in Europe and Asia. *Proc. Zool. Soc.* 897—912. London.

- KITTS, David B. (1956): American *Hyracotherium* (Perissodactyla, Equidae). Bull. Amer. Mus. Natur Hist. 110, Art. 1—60. New York.
- KITTS, D. B. (1957): A revision of the genus *Orohippus* (Perissodactyla, Equidae). Amer. Mus. Novitates 1864, 1—40. New York.
- MEUNIER, K. (1962): Zur Diskussion über die Typologie des Hauspferdes und deren zoologisch-systematische Bedeutung. Z. Tierzüchtg. Zücht. biol. 76, 225—237. Hamburg.
- QUINN, J. H. (1955): Miocene Equidae of the Texas Gulf Coastal Plain. Univ. Texas, Publ. 5516, 1—102. Austin.
- QUINN, J. H. (1957): Pleistocene Equidae of Texas. Univ. Texas, Bur. Econ. Geol. Rpt. Invest. No. 33, 1—51. Austin.
- SAVAGE, D. E., RUSSEL, D. E., & LOUIS, P. (1965): European Eocene Equidae (Perissodactyla). Univ. Calif. Publ. geol. Sci. 56, 1—94, Berkeley & Los Angeles.
- SICKENBERG, O. (1961): Über die Größe der pleistozänen Pferde der Caballin-Gruppe in Europa und Nordasien. Eiszeitalter u. Gegenwart 12, 99—124. Öhringen.
- SIMPSON, G. G. (1951): Horses. XXIV + 247 S. New York (Oxford Univ. Press).
- SIMPSON, G. G. (1952): Notes on British Hyracotheres. J. Linn. Soc., Zool. 42, 195—206, London.
- STEHLIN, H. G. (1929): Bemerkungen zu der Frage nach der unmittelbaren Ascendenz des Genus *Equus*. Eclogae geol. Helv. 22, 186—201, Basel.
- STEININGER, F. (1963): Über die stratigraphische Verwertbarkeit von *Anchitherium aurelianense* (Cuv.) im Jungtertiär Österreichs. N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 116, 149—161, Stuttgart.
- STIRTON, R. A. (1940): Phylogeny of North American Equidae. Univ. Calif. Publ., Dpt. geol. Sci. 25, 165—198. Berkeley.
- THENIUS, E., und HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. VI + 322 S. Heidelberg (Springer-Verlag).
- TOBIEN, H. (1952): Über die Funktion der Seitenzehen tridactyler Equiden. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 96, 137—172. Stuttgart.
- TRUMLER, E. (1961): Entwurf einer Systematik der rezenten Equiden und ihrer fossilen Verwandten. Sgtdkl. Mitt. 9, 109—125. München.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. THENIUS, Paläontologisches Institut der Universität, Wien I, Universitätsstraße 7

Notiz über einen trächtigen Uterus von *Okapia johnstoni* (Sclater, 1901)

Von C. NAAKTGEBOREN

Aus dem Zoologischen Laboratorium der Universität von Amsterdam

Eingang des Ms. 23. 12. 1964

Einleitung

Am 30. August 1964 verendete im Amsterdamer Zoo ein weibliches Okapi. Bei der Section stellte es sich heraus, daß das Tier tragend war. Ich erhielt die Gebärmutter. Aus den Angaben des Wärters ist zu schließen, daß der Fetus etwa 6 Monate alt war. An dieser Stelle danke ich der Verwaltung des zoologischen Gartens für die Überlassung des Materials.

Bisher sind nur zwei Daten über Okapi-Feten in der Literatur vorhanden. BURCKHARDT (1906) demonstrierte einen kleinen Embryo, dessen Stadium einem menschlichen Embryo der 4. bis 5. Woche entspricht. Eine Beschreibung liegt nicht vor. GIJZEN (1958) beschreibt einen Fetus vom Okapi, dessen Länge 33,5 cm beträgt. Die verworfene Frucht wird auch abgebildet. Nach GIJZENS Angaben soll dieser Fetus etwa drei

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Thenius Erich

Artikel/Article: [Die Vorgeschichte der Einhufer 150-171](#)