

Zur Paläogeographie und Stammesgeschichte der eozänen Wirbeltiere des Geiseltales

Von

Horst Werner Matthes

Mit 45 Abbildungen

(Eingegangen am 29. April 1969)

Inhalt

1. Einleitung	199
2. Die Fische	200
3. Die Amphibien	204
4. Die Reptilien	209
5. Die Vögel	216
6. Die Säugetiere	220
7. Schluß	243
8. Zusammenfassung	243
Schrifttum	245

1. Einleitung

Das Studium der fossilen Wirbeltiere hat in den letzten Jahrzehnten weltweit einen großen Aufschwung genommen. Es gibt hierfür verschiedene Gründe: Die Frage nach dem Woher und Wohin ist trotz der ungeheuren Bereicherung unseres Wissens seit dem vorigen Jahrhundert auch heute noch genau so aktuell und brennend. Die großen Probleme der Evolution können nicht nur durch Betrachtung der letzten rezenten Bilder dieses erregenden Geschehens gelöst werden. Nur die Paläontologie kann die einzelnen Szenen der Vergangenheit in der richtigen Reihenfolge, im Strom der Zeit ordnen. Die allgemeinen Regelmäßigkeiten der Evolution sind besser am Innenskelett der Wirbeltiere als am Außenskelett der Wirbellosen, das den Umwelteinflüssen in weit stärkerem Maße preisgegeben ist, zu studieren. Die Vergleichende Anatomie und Morphologie haben neben ihrem Beitrag zum Ausbau des natürlichen Systems besonders auch die Aufgabe, den Ablauf des Evolutionsgeschehens zu erforschen.

Die Wirbeltierpaläontologie ist eng mit der Vergleichenden Anatomie verbunden. George Cuvier, der Begründer der Wirbeltierpaläontologie, war zugleich auch der Begründer der Vergleichenden Anatomie. Richard Owen, ein führender Vergleichender Anatom Englands, der Begründer des Homologie-Begriffes, war zugleich Wirbeltierpaläontologe.

Fossile Wirbeltierreste sind keineswegs immer reine Zufallsfunde. Zielbewußtes Suchen und systematische Grabungen haben in aller Welt reiches und hochinteressantes Material erbracht. Es sei nur an das Auffinden des *Pithecanthropus erectus*, des Javamenschen, durch den holländischen Arzt Dubois erinnert, an die systema-

tischen Durchsuchungen von Spaltenfüllungen in Westeuropa durch W. Kühne, an die Ausgrabungen der Therapsiden in Süd-Afrika durch Broom, an die ältesten Hominiden-Funde, die Australopithecinen, durch denselben Forscher, an die „*Sinanthropus*“-Funde in den Höhlen ordovicischer Kalke bei Chou-kou-tien usw.

In Nordeuropa, Asien, Nordamerika, Südafrika usw. sind viele über zehntausend Meter mächtige Sedimentkomplexe vorhanden, die nur mit Hilfe der in ihnen enthaltenen Wirbeltiere stratigraphisch zu gliedern sind. Im Geiseltal sind die fossilen Wirbeltiere nicht so massenhaft vertreten. Trotzdem ergeben z. B. die fossilen Säuger ausgezeichnete stratigraphische Fixpunkte; manchmal genügt hierzu ein einziger Zahn, der das entscheidende, die Krone, erkennen läßt. Für Vorratsberechnungen, für die Abbauplanung und dergleichen sind diese Untersuchungen auch von Bedeutung. Sie sind ein typisches Beispiel der vielfach engen Verzahnung der Grundlagenforschung mit der Praxis.

Die paläogeographische Verbreitung der fossilen Wirbeltiere und die Rekonstruktion ihrer interkontinentalen Wanderungen bilden entscheidende Kriterien für das eventuelle Driften der Kontinente, für die Permanenz der Ozeane usw. Die Vielzahl der großtektonischen Theorien müßten auf ihre Übereinstimmung mit den paläobiogeographischen Tatsachen geprüft werden.

Die historische Entwicklung der Fische, Amphibien, Reptilien und Säuger zeigt enge Beziehungen zu der des Menschen: Die Geschichte des menschlichen Körpers reicht mehr als 600 Millionen Jahre zurück. Seine Metamerie, Blutgefäße und das Nervensystem sind ein Erbe aus präkambrischen Zeiten. Die Chorda dorsalis, den Vorläufer der Wirbelsäule, kennen wir erstmals aus dem Ordoviciun. Kiefer und vier Extremitäten erscheinen im Silur, die Fünfzehigkeit und die Nasenatmungswege werden im Devon erfunden, der gastrocentrale Wirbeltyp, den die Säuger mit den Reptilien teilen, kam im Karbon zustande. Der Jochbogen löst sich vom geschlossenen Kopfskelett erstmals im Perm. Das differenzierte Säugergebiß und die Zahnkrone sind Kinder der Trias. Placenta, Viviparie und der charakteristische Unterkieferumriß sind im Jura erkennbar, die omnivore Zahnkrone erscheint in der Kreide, die Postorbitalwand im Alttertiär, die menschliche Zahnformel $2\ 1\ 2\ 3$ im Neogen. Stirnbeinhöhlen kennen wir ab Pleistozän, im Mittel- und Jung-Pleistozän wird der vollaufrechte Gang erzielt, und die Schädelproportionen erfahren eine typische Veränderung. Die Jetztzeit ist durch gleitende Wandlung zur neuen Zahnformel $2\ 1\ 2\ 2$ gekennzeichnet, die bisher nur ein Teil der Menschheit erreicht hat (Abb. 1).

Wir sind noch weit davon entfernt, den historischen Ablauf der Evolution vollständig zu überblicken. Nach amerikanischen Schätzungen beträgt die Gesamtzahl der ausgestorbenen und der lebenden Arten rund 500 Millionen; davon sind 300 Millionen Tierarten. Berücksichtigt man davon ungefähr eine Million lebende und 91 000 fossile bis jetzt beschriebene Tierarten, so sind z. Z. nur 0,03 % der ausgestorbenen Tierarten bekannt.

Unablässig werden in aller Welt neue Formen ausgegraben und jedes Jahr wissen wir etwas mehr. Den gegenwärtigen Stand dieser Kenntnisse anhand der eoänen Wirbeltierfauna des Geiseltales zu umreißen, ist die Aufgabe dieser Arbeit.

2. Die Fische

Den Anfang der Wirbeltiere müssen wir im Kambrium suchen, die Überlieferung beginnt jedoch erst im Ordoviciun. Diese ältesten Vertreter waren marin und

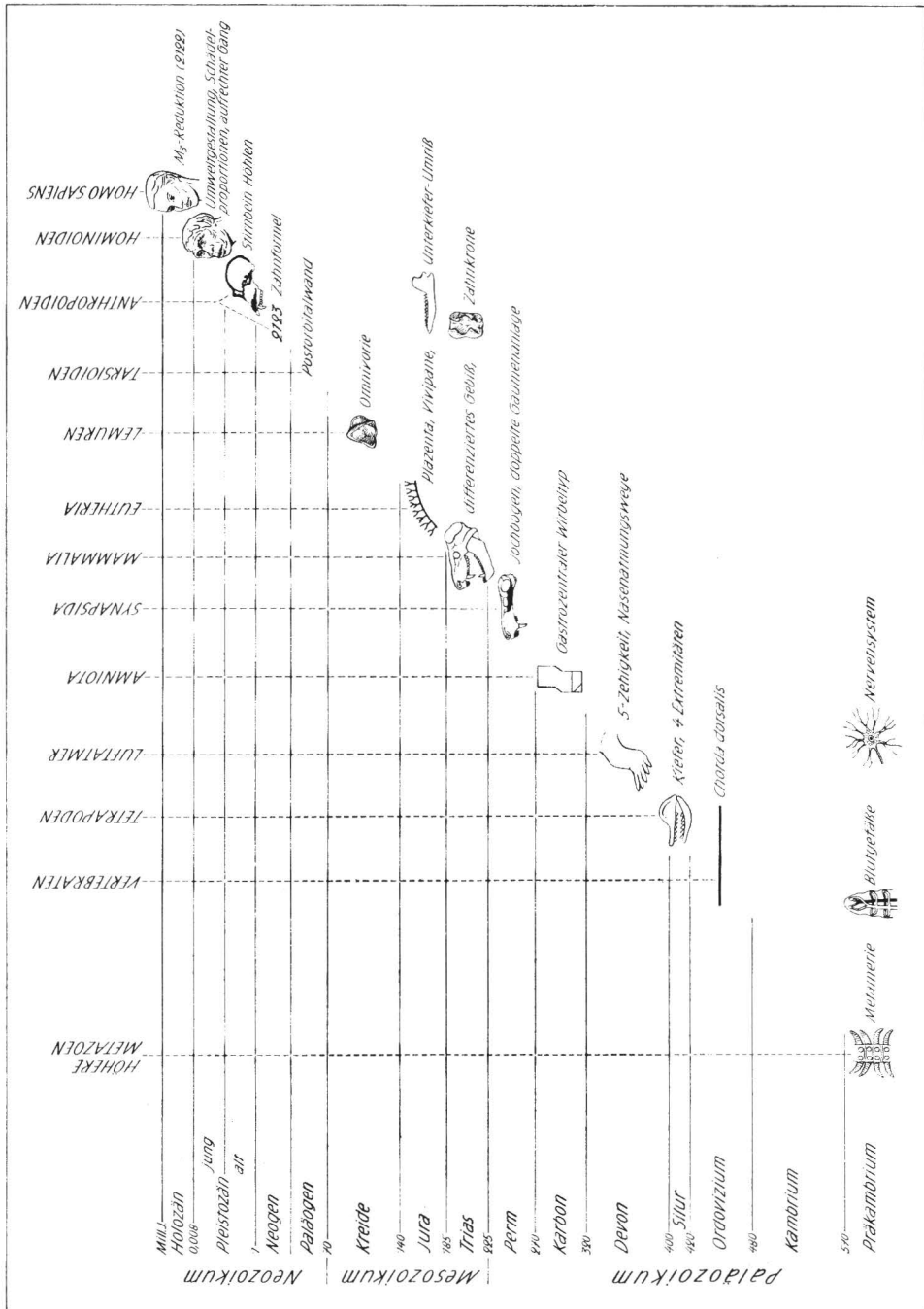


Abb. 1. Die schrittweise Entwicklung des menschlichen Skeletts in der allgemeinen Evolution der Wirbeltiere (in Anlehnung an Hennig 1955). Pleistozän und Holozän nicht maßstäblich.

lebten in Küstennähe. Erst im Devon sind Fische im Brack- und Süßwasser zu finden. Jene Urfische waren benthonische Typen ohne beißende Mundwerkzeuge: Schlammfresser, ohne die Möglichkeit der Aufnahme größerer Nahrungsteilchen. Erst gegen Ende des Silurs entwickeln sich Kiefer, die Gnathostomen entstehen und damit war auch Chance der Eroberung der Gewässer gegeben, eine räuberische Lebensweise und ein aktives Schwimmen gegenüber den ortsständigen Typen sind die weitere Folge. In den karbonischen Meeren sind sie bereits weit spezialisiert und verbreitet, die entscheidende und dauernde Eroberung der Ozeane setzt aber erst im Mesozoikum ein. Es ist also ein weiter Weg bis zu den modernen Knochenfischen, zu denen unsere Geiseltalformen gehören. Im Jura beginnen diese Knochenfische aus den Pholidophoroiden entstammend über die Leptolepiden ihr Innenskelett zu verbessern, Muskelansätze zu schaffen und damit die Schnelligkeit der Fortbewegung zu steigern, um den größer gewordenen marinen Raubtieren, wie Sauriern und Haien Rechnung zu tragen. Durch den Aufbruch des Wangendaches und das Freiwerden der oberen Mundknochen wird der Mund zu einem bevorzugten Organ der Teleosteer. Untersuchungen an Otolithen ergaben, daß der wesentliche Umschwung, der den europäischen Meeren erstmalig tertiäre und rezente Gattungen bescherte, in das Obere Senon fällt. Älteste Actinopterygier kennen wir zur Zeit aus dem Unterdevon; es handelt sich hierbei aber nur um eine unvollständig bekannte Form, im Mitteldevon sind alle Haupttypen vertreten und bereits im Karbon stellen sie die artenreichste Fischgruppe dar und heute dominieren sie über alle anderen. Ihre Herkunft ist ein noch ungelöstes Problem (Abb. 2).

Aus dem Geiseltal sind durch die klassischen Untersuchungen von Voigt (1934) drei kleine Raubfischarten mit zusammen 1500 Exemplaren bekannt geworden. Sie gehören zu folgenden Gattungen:

Palaeoesox Voigt 1934 (Palaeoesoidea O. Salmoniformes).

Es ist die einzige Gattung der neu errichteten Familie, die einen Vorläufer der Esocidae darstellt, von der nur *Esox* fossil ab Oligozän bekannt ist. *Palaeoesox* weist in den verhältnismäßig kurzen Schädelknochen und den noch vorn zusammenstoßenden Praemaxillaria altertümliche Merkmale auf.

Thaumaturus Reuss (Salmonidae/O. Salmoniformes). Die Gattung ist vom Eozän bis zum Miozän in Europa verbreitet.

Amhiperca Weitzel 1933 (= *Anthracoerca* Voigt 1934; Serranidae/O. Perciformes). Die Familie ist ab Paleozän weltweit verbreitet und hat besonders im Paläogen und Miozän Europas zahlreiche Vertreter.

In den letzten Jahren ist eine größere Anzahl von Fischen ausgegraben worden (439 Exemplare), die zur Gattung *Amia* (Amiidae/O. Amiiformes) gehören. *Amia* ist in Nordamerika ab Oberkreide, in Europa vom Paleozän bis zum Miozän und in Asien und Spitzbergen aus dem Eozän bekannt. Mit diesem Fund ergeben sich enge Beziehungen zu den paleozänen und eozänen Fundstellen in Frankreich. Das Verbreitungsgebiet verkleinert sich im Tertiär, vermutlich bedingt durch die Transgressionen in den europäischen Becken. Seit Beginn des Tertiärs unterliegt diese Gattung nur geringen morphologischen Veränderungen. Die Amiiden sind vermutlich aus Caturiden entstanden und besitzen einen langgestreckten Körper mit einer mehr oder weniger langen Dorsalflosse, dünnen Cycloid-Schuppen und eine beinahe homocerce Schwanzflosse.

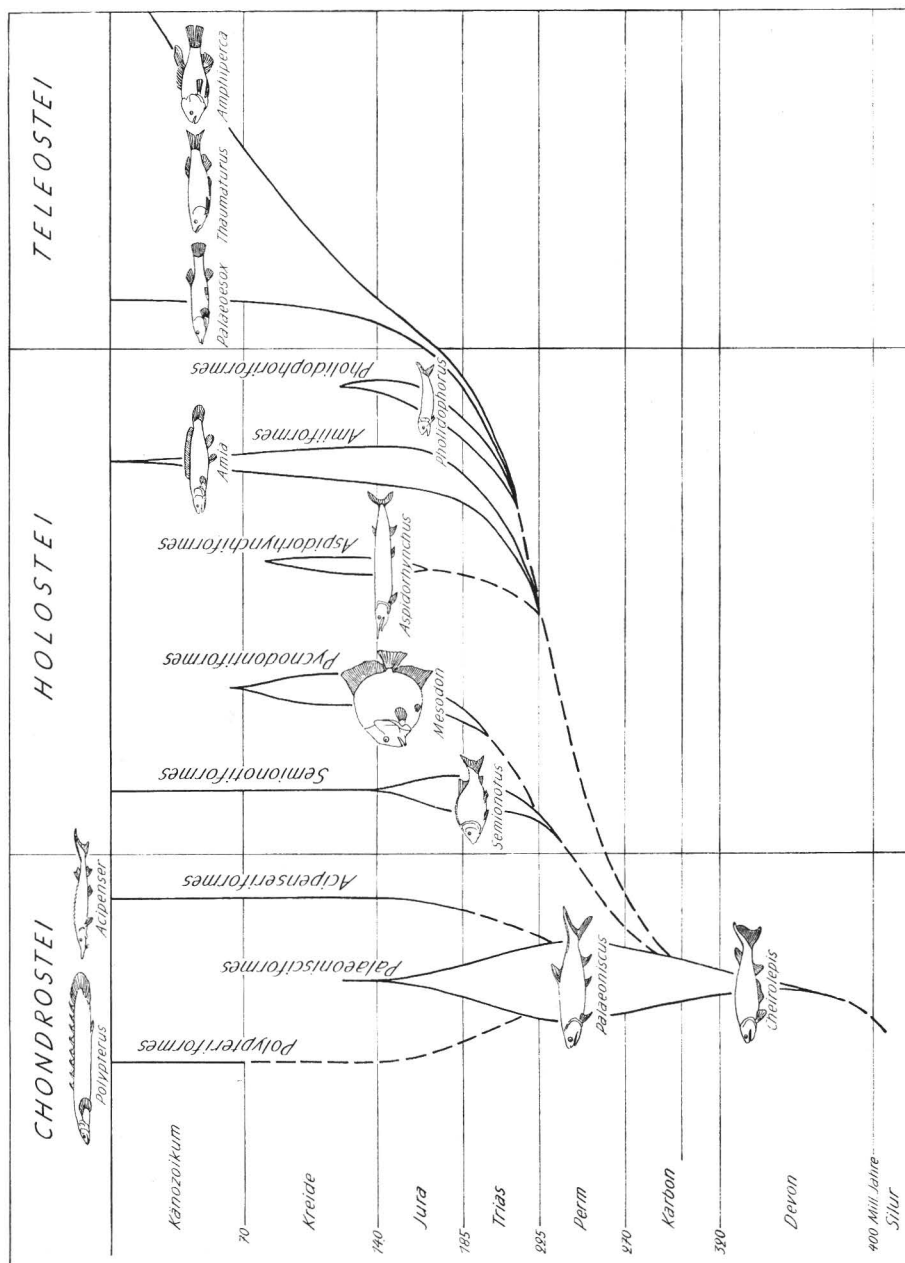


Abb. 2. Die Entfaltung der Actinopterygier (in Anlehnung an Romer 1966, umgezeichnet und ergänzt)

Die Fische des Geiseltales kamen hauptsächlich durch Austrocknen der Tümpel sowie Bedeckung mit Pollen und Algen durch Ersticken zu Tode. Ihre wesentlichen Feinde waren Krokodile, deren Koprolithen oft mit Otolithen angereichert sind. Die rhythmischen Zuwachslinien dieser Otolithen lassen auf eine Regen- und Trockenzeit schließen. Das Individualalter beträgt 12 bis 13 Jahre und schlanke Männchen gegenüber dickeren Weibchen zeigen einen Sexualdimorphismus an (Abb. 3–5).

3. Die Amphibien

Nach Jarvik, dem sich eine Reihe von Autoren angeschlossen haben, wird die Grenze Fisch/Tetrapoden unabhängig von verschiedenen Stammlinien überschritten. O. Kuhn unterscheidet 1964 zehn unabhängige Entwicklungslinien: Lepospondyli, Caudata, Gymnophiona, Ichthyostegalia, Plesiopoda, Temnospondyli, Plagiosauria, Anthracosauria, Seymouriamorpha und Anuroomorpha. Es kommen noch 4–5 Amphibienlinien aus Ahnengruppen verschiedener Reptilordnungen hinzu. Das Material der Ahnenformen, zu den Crossopterygiern gehörig, ist allerdings wohl noch zu spärlich für eine umfassende Beweisführung.

Zur Zeit kennt man nach O. Kuhn (1968) zwölf Ordnungen mit 372 Gattungen der Amphibien vom Oberen Devon bis zum Pleistozän. Aus dem Holozän sind 20 Gattungen der Gymnophiona, 245 der Salientia und 59 der Urodela bekannt.

Die Frösche sind die erfolgreichsten modernen Amphibien. Der Beginn ihrer Geschichte ist durch fehlende Funde im Jungpaläozoikum noch in Dunkel gehüllt. *Protopatrachus* aus dem Buntsandstein von Madagaskar ist der bisher älteste Vertreter. Hecht bezweifelt die Ahnennatur dieser Proanura auf Grund der schwachen

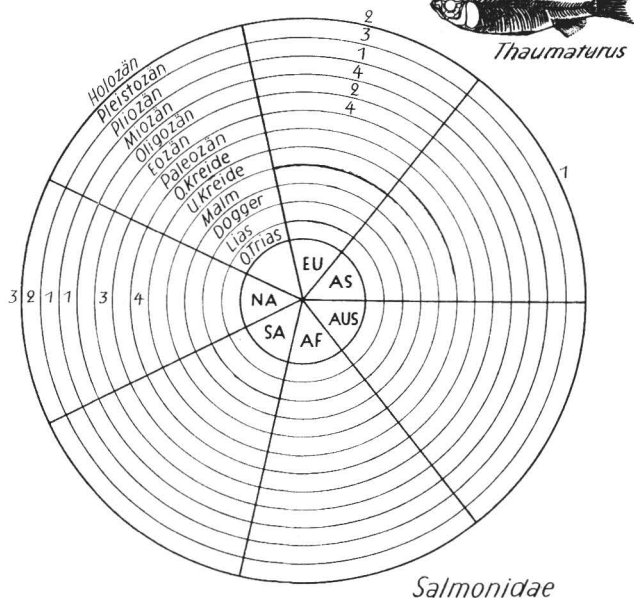


Abb. 3. Die paläogeographische Verbreitung der Salmonidae.

Eu = Europa, As = Asien, Aus = Australien, Af = Afrika, Sa = Südamerika, Na = Nordamerika. Die Zahlen bedeuten die Anzahl der Gattungen.

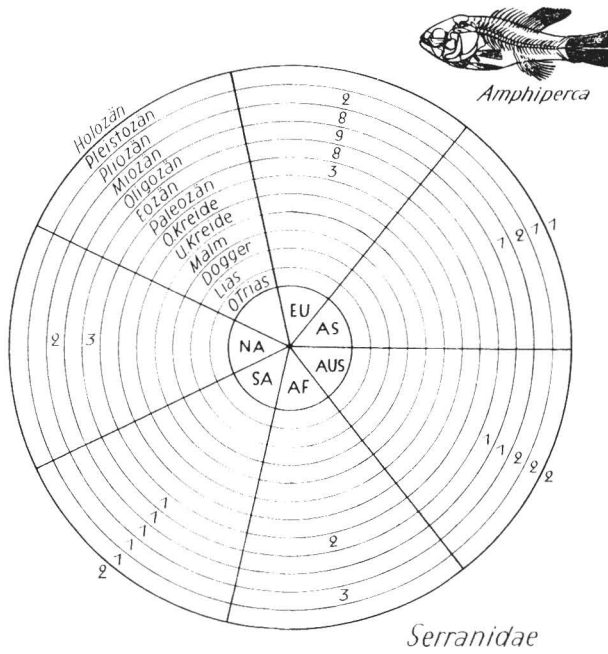


Abb. 4. Die paläogeographische Verbreitung der Serranidae. S. Legende Abb. 3

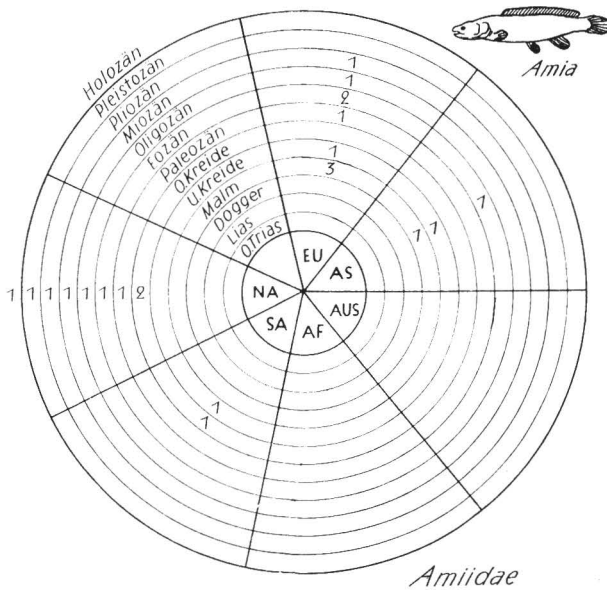


Abb. 5. Paläogeographische Verbreitung der Amiidae. S. Legende Abb. 3

Wirbelsäule und des schwachen Beckens, die Sprungmerkmale deutet er als konvergente Evolution. Nach Hecht ist *Vieraella herbstii* aus dem Unter-Jura von Argentinien als erster unzweifelhafter Frosch anzusehen. Die Hauptanpassungen der Frösche sind wohl schon in der Trias zustande gekommen, die Mehrzahl der Familien dürfte sich während der Unterkreide entwickelt haben und seit dem Beginn des Tertiärs sind die Hauptlinien der heutigen Gattungen zu erkennen.

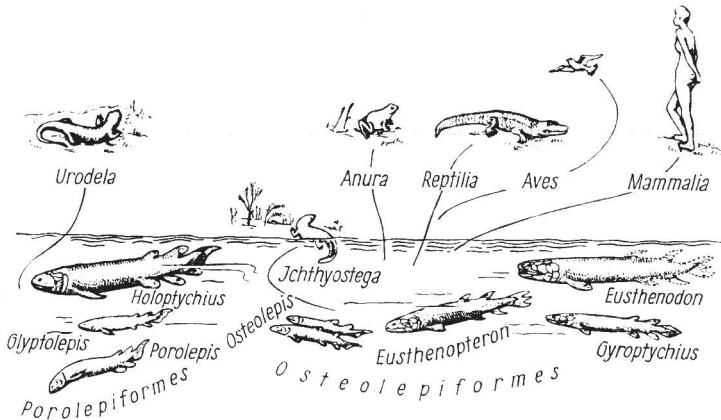


Abb. 6. Die Abstammung der Tetrapoden nach Jarvik (1960). Mit frdl. Erlaubnis von Masson & Cie, Paris, aus: Théories de l'Evolution des Vertébrés, Préface et Traduction J.-P. Lehmann, Fig. 18

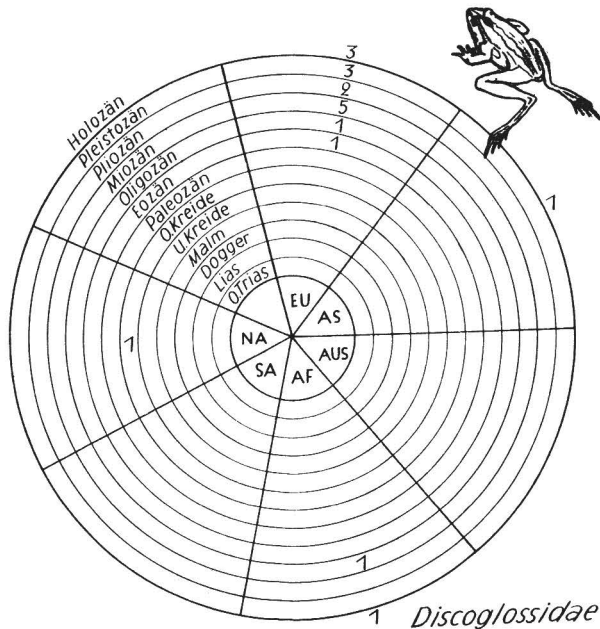


Abb. 7. Die paläogeographische Verbreitung der Discoglossidae. S. Legende Abb. 3

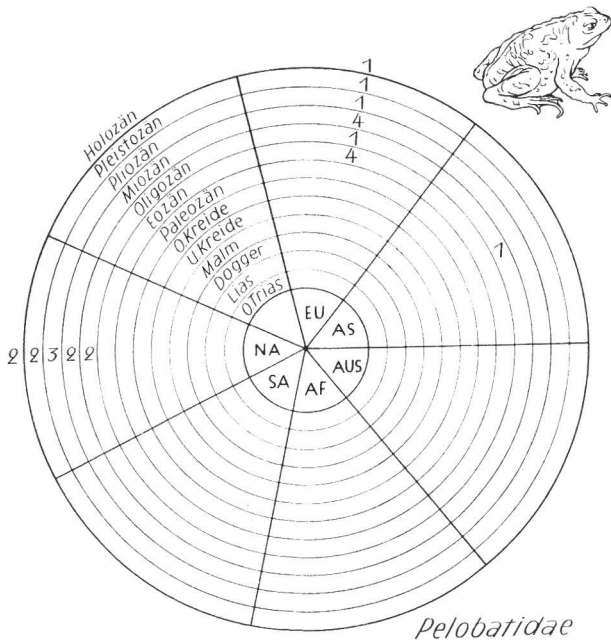


Abb. 8. Die paläogeographische Verbreitung der Pelobatidae. S. Legende Abb. 3

Aus dem Geiseltal liegen 162 Exemplare vor, deren vorzügliche Erhaltung besonders bemerkenswert ist. Springer, Kletterer und grabende kurzbeinige Formen sind in diesem Material enthalten, auch Kaulquappen sind gefunden worden. Expandierte Melanophoren lassen auf einen Erstickungstod infolge Sauerstoffmangel schließen. Vertreten sind folgende Familien:

Palaeobatrachidae (? Unterkreide Israel, Eozän – Miozän Europa) mit *Palaeobatrachus*.

Discoglossidae (Scheibenzüngler; rezent: Europa, Asien, Nordafrika) mit *Discoglossus* und die

Pelobatidae (Krötenfrösche; rezent: Nordhalbkugel und Nordafrika) mit *Palaeopelobates* und *Archaeopelobates* (Abb. 7 und 8).

Die nachweisbare fossile Geschichte der Schwanzlurche beginnt im Oberjura. Vermutlich gehen sie aus den Labyrinthodontiern hervor. Mit *Palaeoproteus klatti* Herre Proteidae liegt ein Vorläufer des Grottenolms vor, jedoch lebte ersterer noch in freier Natur und war ein vortrefflicher Schwimmer. Mit 263 Exemplaren ist er ausgezeichnet überliefert. Die durchschnittliche Körperlänge beträgt 15–18 cm. Die Familie der Proteiden ist rezent und fossil auf Europa und Nordamerika beschränkt, sie beginnt im Oberjura von Nordamerika und umfaßt nur wenige fossile Gattungen.

Tylototriton weigelti/Salamandridae, in 4 Exemplaren gefunden, ist ein luftatmender Molch mit kräftigen Beinen für ein ausgesprochenes Landleben. Seine Körperlänge beträgt 5–6 cm, rezent ist die Gattung noch in Ostasien (z. B. in japanischen Gebirgsbächen) vertreten. Bereits im Paläogen ist diese hochspezialisierte Gruppe fertig ausgebildet (Abb. 9 und 10).

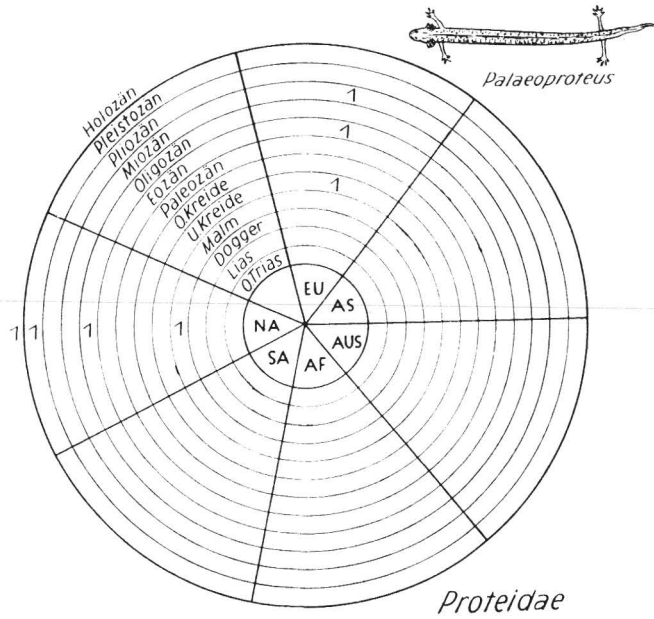


Abb. 9. Die paläogeographische Verbreitung der Proteidae. S. Legende Abb. 3

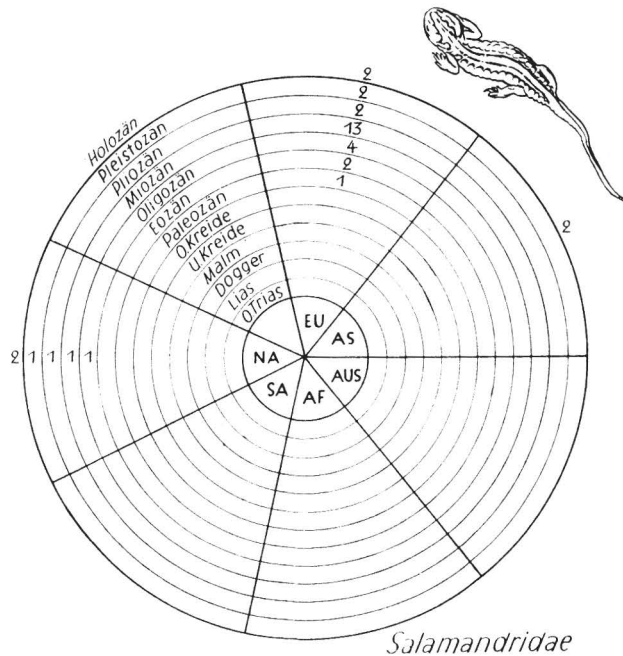


Abb. 10. Die paläogeographische Verbreitung der Salamandridae. S. Legende Abb. 3

4. Die Reptilien

Waren die Amphibien eigentlich nur besondere „Fisch“-Typen, die das Wasser niemals entbehren konnten, so sind die Reptilien zu echten Beherrschern des Landes geworden. Kuhn-Schnyder hält es nicht für ausgeschlossen, daß das durch Häute und eine Kalkschale vor dem Austrocknen geschützte Reptilei bereits bei Amphibien entwickelt wurde, indem diese ihre Eier an feuchte Stellen des ufernahen Festlandes legten, um räuberischen Wassertieren den Zutritt zu verwehren. Der gegenüber den Amphibien höhere Organisationstyp läßt sich im Skelett, den Muskeln, Blutkreislauf und Gehirn erkennen, wenn auch letzteres noch schmal bleibt. Die Höherentwicklung geht in verschiedenen Zweigen unabhängig vor sich. Die Entwicklung eines Halses, eines leicht gebauten Schädels, eines leistungsfähigen Gebisses, einer kräftigen Kiefermuskulatur und die Entwicklung von Schläfenfenstern sind einige Entwicklungstendenzen, die die Geschichte der Reptilien charakterisieren.

Für die Klimageschichte, besonders des Tertiärs, ist der Beitrag der fossilen Reptilien als „paläontologische Thermometer“ wichtig, da sie als poikilotherme Tiere weitgehend von der Temperatur ihres Lebensraumes abhängig sind, die als Durchschnittstemperatur des kältesten Monats mindestens 10–15 °C betragen muß. Im Alttertiär ist Mitteleuropa noch von zahlreichen Krokodilformen bevölkert, die sich auf 5 Gattungen verteilen; zu Beginn des Jungtertiärs sind nur 2 Gattungen (*Tomistoma* und *Diplocynodon*) bekannt und gegen Ende dieses Zeitabschnittes bis zum Beginn des Pont lebt nur noch *Diplocynodon* in diesem Raum. Südlich der Alpen ist im Pont noch *Crocodylus* vertreten (Berg 1964).

Kuhn (1968) unterscheidet 10 Unterklassen (Cotylosauria Cope 1880, Karbon – Trias; Chelonomorpha Kuhn 1960, Obertrias – Jetzt; Proganosauromorpha Kuhn 1968, Unterperm; Placodontomorpha Kuhn 1968, Trias, ?Lias; Araeoscelomorpha Kuhn 1968, Trias – Kreide; Lepidosauria Haeckel 1866, Mittelperm – Jetzt; Archosauria Cope 1871, Oberperm – Jetzt; Saurapterygiomorpha Kuhn 1968, Mittelperm – Oberkreide, Ichthyopterygia Owen 1860, Trias – Kreide; Synapsida Osborn 1903, Karbon – Trias) mit insgesamt 23 Ordnungen und 1659 Gattungen bis zum Pleistozän. Aus dem Holozän sind 66 Gattungen der Testudines, eine der Rhynchocephalia, ca. 800 der Squamata und 8 der Crocodylia bekannt (O. Kuhn 1968).

Wahrscheinlich stammen die Reptilien von Anthracosauriern ab, eine fortschrittliche Gruppe dieser Amphibien sind die Seymouriamorphen, deren Skelett die typischen Reptilmerkmale vermissen läßt und die noch Amphibienlarven besitzen, wie sie Spinar (1952) bei den zu dieser Gruppe gehörenden Discosaurisciden nachgewiesen hat (Romer 1967). Kuhn-Schnyder, Watson, Vaughn (1960), O. Kuhn (1964, 1965) und andere sind der Ansicht, daß eine Reihe von isolierten Stammlinien der Reptilien auf die Amphibien zurückgeht, erstere also nur eine Entwicklungsstufe der Wirbeltiere darstellen. Das ist durchaus möglich, endgültige Beweise sind aber noch nicht erbracht und die „Klasse“ der Reptilien besteht noch.

Die Geschichte der Schildkröten entbehrt ebenso wie die der Krokodile großer phyletischer Veränderungen im Gegensatz zu den spektakulären Dinosauriern (Saurischiern und Ornithischiern), deren Zeitgenossen sie waren. Schildkröten und Krokodile brachten es nicht zur Weltherrschaft, sie erlebten aber auch nicht einen totalen Niedergang, sondern überwandern die für viele Reptilien und andere Tiere tödliche Krisenzeit Kreide/Tertiär mühelos, als Beispiel phyletisch-konservativer Tiergruppen, die an eine besondere Lebensweise ohne wesentliche Konkurrenz angepaßt sind. Noch heute stehen die Schildkröten in voller Blüte. Ihre Ahnen sind

noch unbekannt. Gregory (1946) und Olson (1947) haben sie in Diadectomorphen vermutet. Ohne Zweifel ist der Bauplan der Schildkröten auf dem Land entstanden, denn nur dort hat ihr Panzer eine biologische Bedeutung; im Wasser ist er hinderlich und wird bei Wasserformen in dem Maße zurückgebildet wie diese an ein solches Milieu angepaßt sind. Die älteste Schildkröte ist *Triassochelys dux* aus der Obertrias von Halberstadt. Im Verlauf ihrer Stammesgeschichte, von den Amphichelydia aus beginnend, die ihren Hals und die Gliedmaßen noch nicht unter den Panzer zurückziehen konnten, erwarben sie sich in verschiedener Weise diese Fähigkeit, durch seitliches Zurückziehen des Halses bei den Pleurodira und vertikal bei den Cryptodira. Die Halswirbel der Pleurodira weisen starke Querfortsätze auf, die der Cryptodira nicht. Auch der Schädelbau läßt erkennen, welche Möglichkeiten dem betreffenden Tier offenstanden. Die Formen ohne Rückziehmöglichkeit des Halses haben einen völlig geschlossenen Schädel, die „halsbergenden“ Formen zeigen beiderseits Einbuchtungen des Hinterhauptschädelrandes.

Aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales sind bis jetzt rund 300 Exemplare geborgen worden, die in der überwiegenden Mehrzahl zu den Testudinidae (+ Emydidae) gehören. Die Familie ist außer in Australien weltweit verbreitet und ab Paleozän fossil bekannt. Soweit bestimmt sind folgende Gattungen vertreten: *Geoemyda* (Eozän – Pleistozän Europa; Eozän – Jetzt Asien; Jetzt: Zentralamerika, Südamerika, Ostindien)

Ocadia (Eozän – Miozän Europa; Miozän – Jetzt Ostasien; Pliozän Nordafrika)

Testudo (Eozän – Pleistozän Nordamerika; Eozän – Jetzt Europa, Asien, Afrika; Miozän – Jetzt Südamerika; Pleistozän Ostindien).

Testudo eocaenica Hummel ist eine der ältesten Arten (älteste: *T. majusculus* Unter-eozän Nordamerika).

Die Trionychidae sind nur durch wenige Exemplare von *Trionyx* vertreten. Die Gattung ist eine der ältesten der Familie mit folgender Verbreitung: Jura – Pliozän

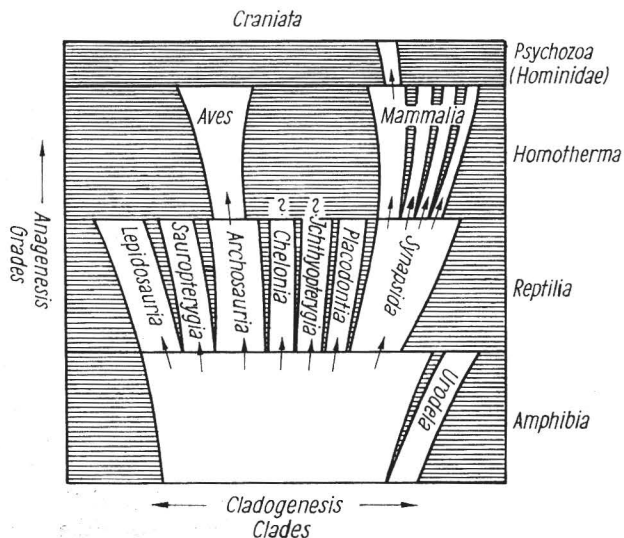


Abb. 11. Anagenese und Cladogenese der Amnioten nach E. Kuhn-Schnyder (1963)

Europa; Untere Kreide – Jetzt Asien; Oberkreide – Jetzt Nordamerika; Miozän – Jetzt Afrika; Pleistozän – Jetzt Ostindien (Abb. 12 und 13).

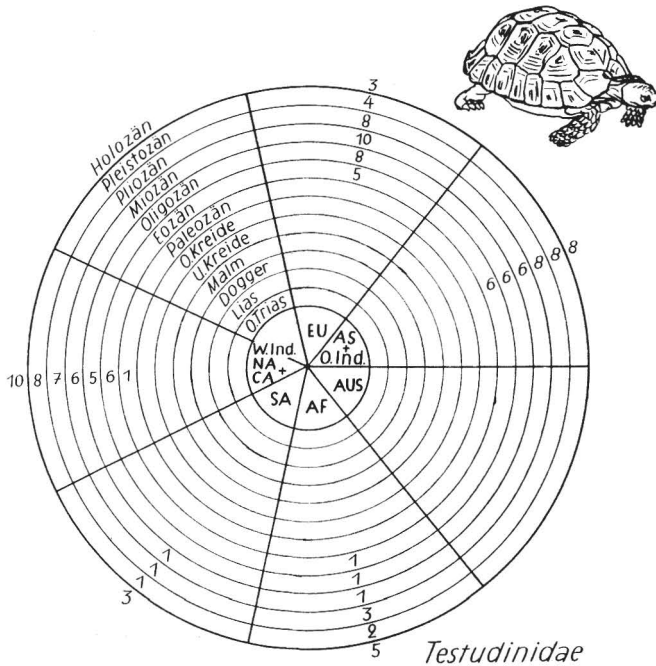


Abb. 12. Die paläogeographische Verbreitung der Testudinidae. S. Legende Abb. 3

Die Lacertilia-Fauna des Geiseltales mit über 200 Exemplaren und 13 noch nicht bearbeiteten ausgezeichneten Neufunden ist die mannigfaltigste und besterhaltenste der Welt. 5 Familien sind vertreten:

Anguidae (Schleichen) mit *Placosaurus*, *Placosauriops*, *Placosauroides*, *Ophisauriscus*, *Ophisaurus* und *Parapseudopus*.

Agamidae (Agamen) mit *Agama* und *Tinosaurus*.

Lacertidae (Eidechsen) mit *Eolacerta*

Scincidae (Wühlechsens) mit *Capitolacerta*

Necrosauridae mit *Necrosaurus*, der einzigen Gattung dieser Familie, vertreten im gesamten Paläogen Europas.

Am Eidechsenmaterial des Geiseltales ist zum ersten Mal der Nachweis fossiler Blutkörperchen durch Voigt geglückt. Die paläogeographische Verbreitung der ersten 4 Familien zeigen die Abb. 14–17.

Bei den Schlangen liegt ebenfalls das beste fossile Material der Erde vor. 45 ausgezeichnete Neufunde, meist vollständige Skelette, sind geborgen worden, aber noch nicht bearbeitet. Soweit bestimmt sind hauptsächlich Angehörige der Boidae (Stummelfüßer) vertreten. Die Familie ist von der Oberkreide ab fossil bekannt und jetzt weltweit mit Ausnahme von Europa verbreitet. Andere Formen gehören nach freundlicher mündlicher Mitteilung von Hecht zu den Aniliidae (Rollschlangen).

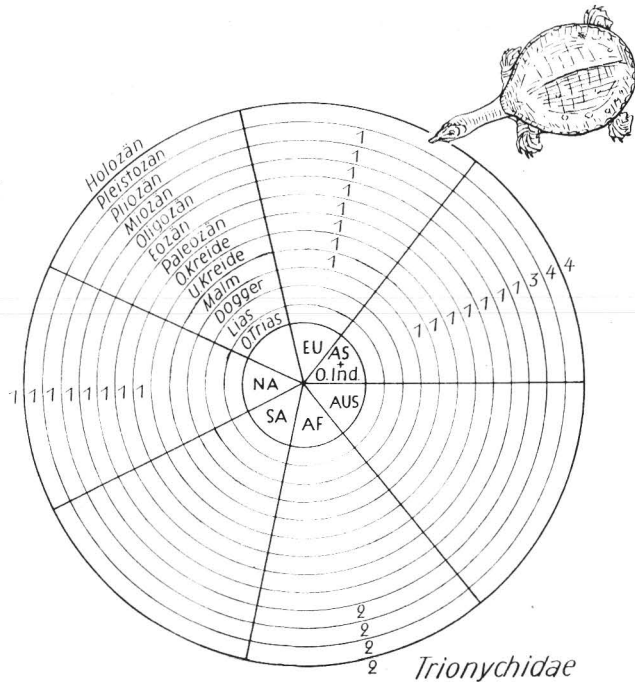


Abb. 13. Die paläogeographische Verbreitung der Trionychidae. S. Legende Abb. 3

Damit sind erstmalig Vertreter dieser rein amerikanischen Familie in Europa nachgewiesen. Rezent sind die Aniliiden in Südasien, Ostindien, Zentral- und Südamerika verbreitet, der älteste Nachweis liegt aus der Oberkreide Nordamerikas vor (Abb. 18 und 19).

Crocodylia: Die Ahnen der Krokodile sind in den Thecodontiern zu suchen. Sill beschrieb 1967 eine neue Gattung und Art: *Proterochampsia barrionuevoi* aus der mittleren Trias des westlichen Argentinien, die schon zu dieser frühen Zeit alle wichtigen Eigenschaften der Krokodile zeigt. Eine weitere Ahnenform stellt *Protosuchus* aus der Obertrias von Nordamerika dar. Zu dieser Zeit bestehen bereits zwei Stämme (Unterordnungen: Protosuchia mit den Familien der Sphenosuchiden (?) und Protosuchiden sowie die Archaeosuchia mit den Notochampsiden und Proterochampsiden.

Die Geiseltal-Crocodylia zeigen eine Reihe altertümlicher Merkmale, so z. B. die dorsale und ventrale schwere Panzerung, kurze Schnauzen dominieren und vielfach sind noch paarige Nasenöffnungen anzutreffen; auch die Gebißmerkmale, mit denen heute Crocodyliden und Alligatoriden auseinander gehalten werden, sind noch nicht endgültig differenziert. An die rezenten Formen besteht kein Anschluß. Kurzköpfigkeit und starke Panzerung weisen auf einen mehr terrestrischen Aufenthalt hin. Es sind Merkmale der Pseudosuchia-Vorfahren. Die Durchschnittsgröße ist bei diesen eoänen Formen noch gering.

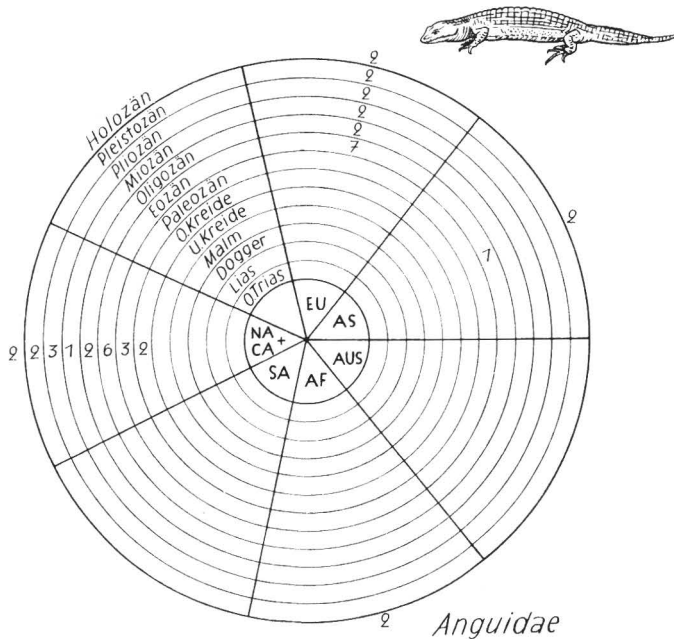


Abb. 14. Die paläogeographische Verbreitung der Anguidae. S. Legende Abb. 3

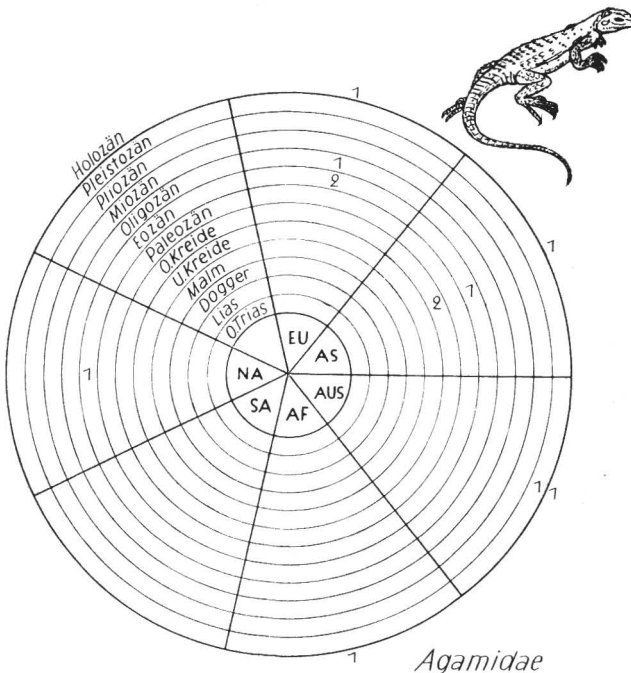


Abb. 15. Die paläogeographische Verbreitung der Agamidae. S. Legende Abb. 3

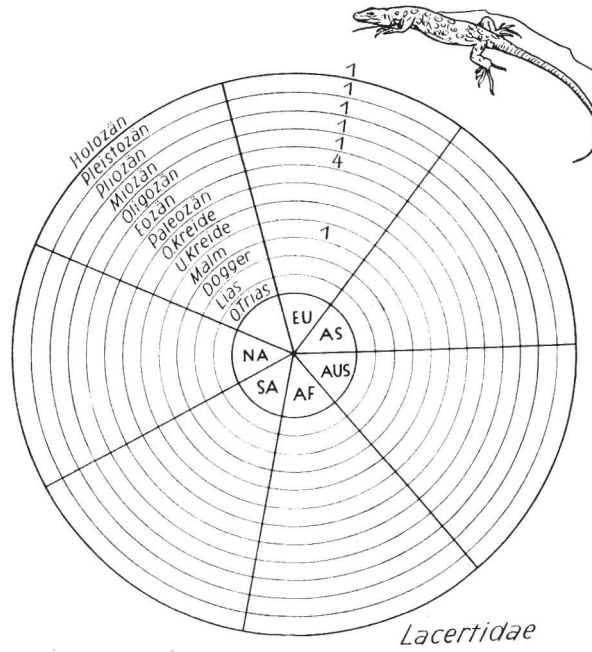


Abb. 16. Die paläogeographische Verbreitung der Lacertidae. S. Legende Abb. 3

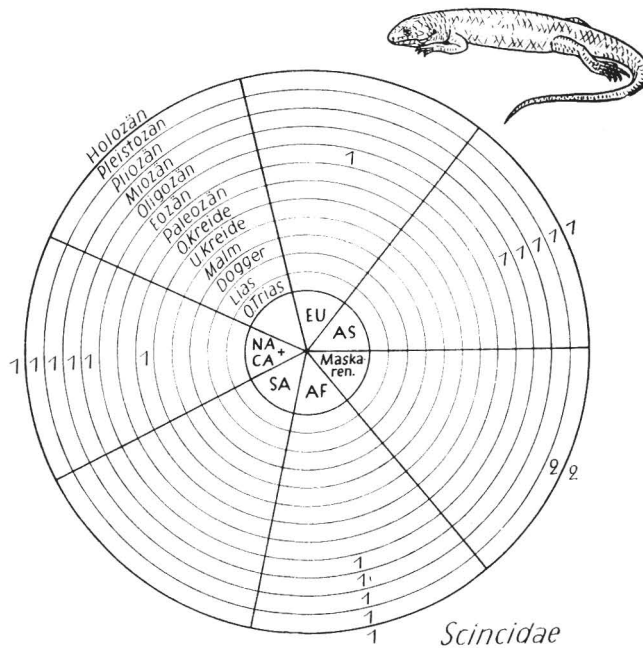


Abb. 17. Die paläogeographische Verbreitung der Scincidae. S. Legende Abb. 3

H. W. Matthes: Zur Paläogeographie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere... 215

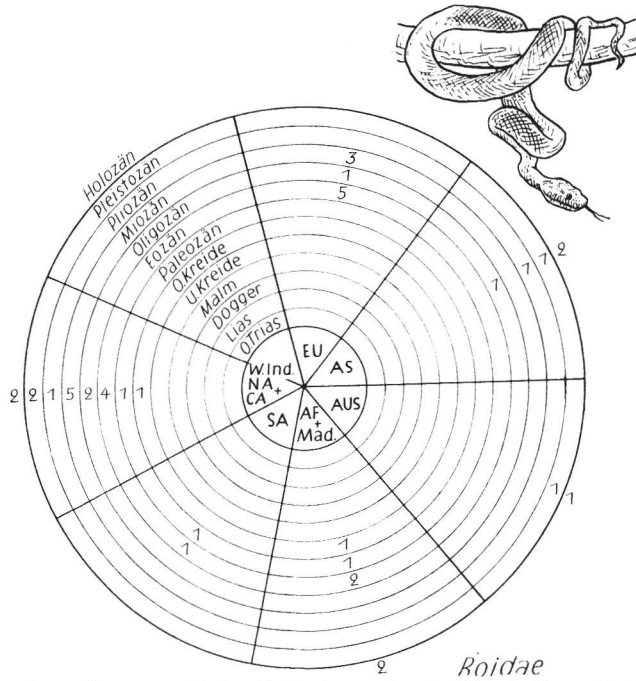


Abb. 18. Die paläogeographische Verbreitung der Boidae. S. Legende Abb. 3

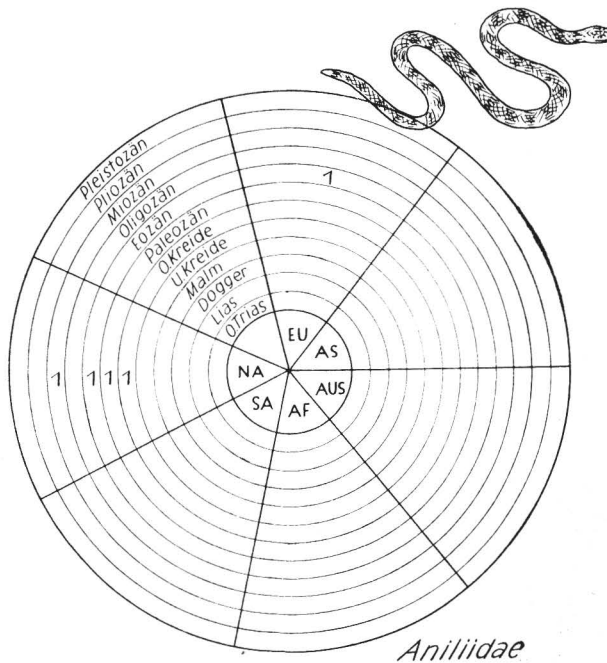


Abb. 19. Die paläogeographische Verbreitung der Aniliidae. S. Legende Abb. 3

Es liegen über 100 Exemplare vor, die sich auf folgende Gattungen der Crocodyliden (einschließlich Alligatoriden) verteilen:

Caimanosuchus Eozän Europa

Eocenosuchus Eozän Europa

Boverisuchus Eozän Europa

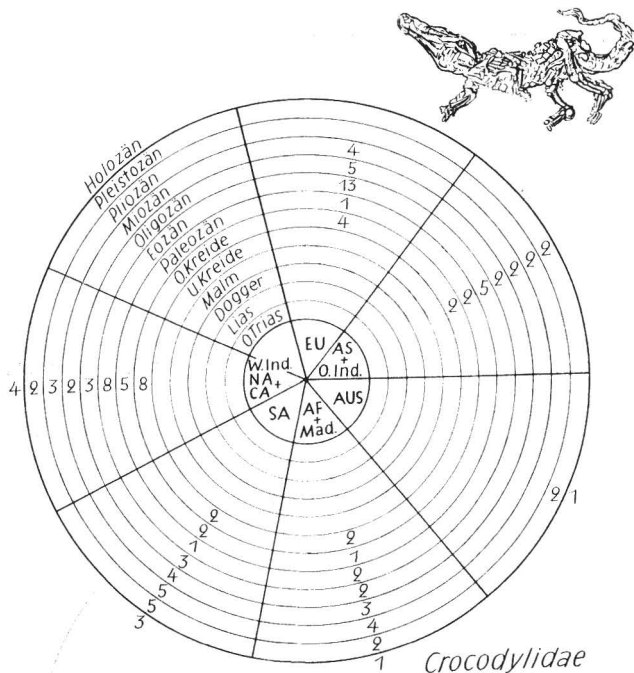
Orthosaurus (= *Diplocynodon*) Eozän – Pliozän Europa, Eozän Nordamerika.

?Neogen Nordafrika

Weigeltisuchus Eozän Europa

Asiatosuchus ?Paleozän – Obereozän Ostasien, ?Paleozän – Mitteleozän Europa

36 Neufunde sind noch nicht bearbeitet (Abb. 20).



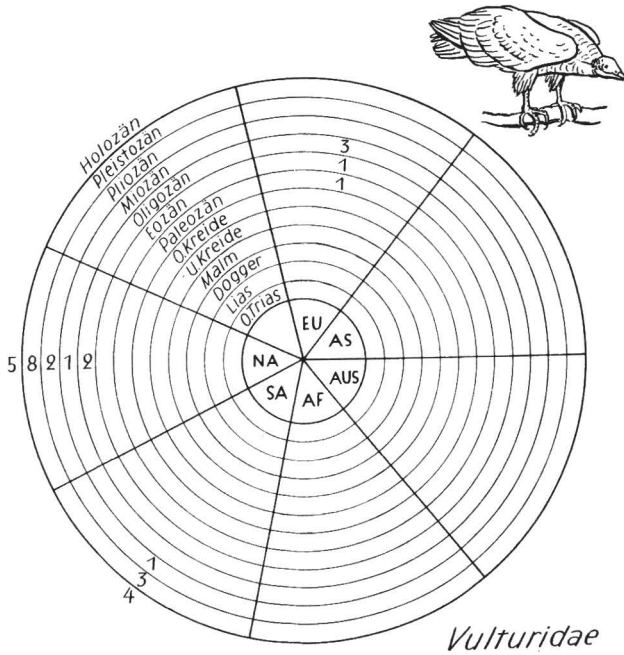


Abb. 21. Die paläogeographische Verbreitung der Vulturidae. S. Legende Abb. 3

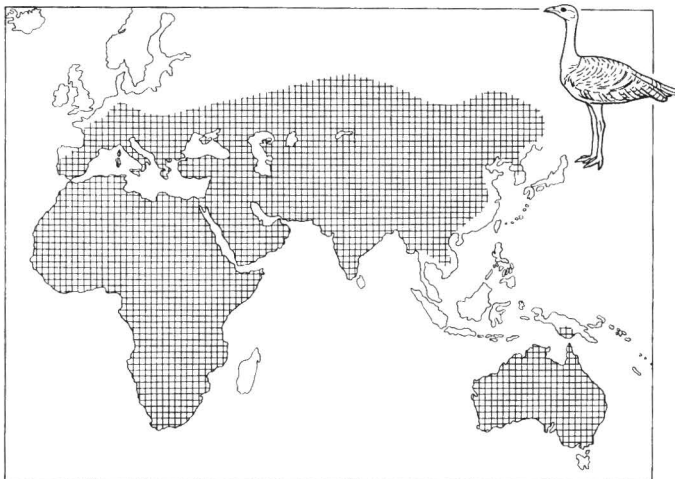


Abb. 22. Die gegenwärtige Verbreitung der Otididae

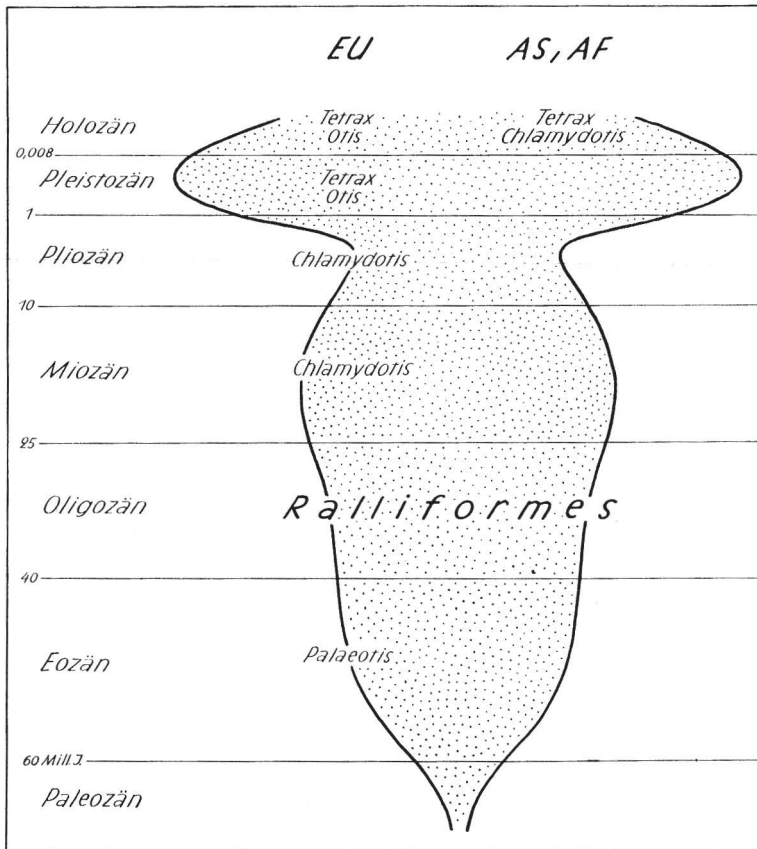


Abb. 23. Die fossilen Gattungen der Otididae im quantitativen Rahmen (Zahl der Gattungen) der Ralliformes [„Ordnung Ralliformes (Gruiformes)“ n. Romer 1966]

einer großen Anzahl der jetzigen Familien. Die überwiegende Zahl fossiler Vögel stammt aus Pliozän und Pleistozän, wobei der Niedergang im Neogen und Pleistozän bei fast allen Ordnungen fast unverkennbar ist. Nur die Passeriformes erfahren eine große Radiation und treten so offensichtlich das Erbe an; ungefähr die Hälfte der heutigen Vögel gehört dazu. Die Lebensdauer einer Vogelart kann man mit ungefähr 1 Million Jahre veranschlagen; rund 2 Millionen Arten dürften seit dem Oberjura die Erde bevölkert haben. Bei allen quantitativen Vergleichen ist jedoch zu beachten, daß Wasservögel und flugunfähige Bodenvögel sehr viel bessere Chancen haben, fossil zu werden als andere.

Einer der Großraubvögel des Geiseltales ist ein Kondor, *Eocathartes robustus*, der älteste des europäischen Bodens. Er gehört zu den Vulturiden/O. Falconiformes. Der älteste Vertreter der Familie stammt aus dem Paläozän Europas. Hinweise auf ein europäisches Evolutionszentrum dieser Gruppe sind demnach gegeben. Zu den

Vulturiden gehört auch der größte flugfähige Vogel *Teratornis incredibilis* aus dem Pleistozän von Nevada mit einer Flügelspannweite von ungefähr 5 m; auch die größten flugfähigen Vögel der Jetztzeit, der Anden- und der Kalifornische Kondor mit einer Flügelspannweite von fast 3 m und Gewichten bis zu 25 Pfund gehören hierher (Abb. 21).

Palaeotis weigelti Lamprecht 1928 ist eine Alttrappe, ein Fremdling im Geiseltal, von der Steppe eingeschwemmt. Er ist der älteste Vertreter der Otididae, die damit ihre fossile Geschichte auf europäischem Boden beginnen. Sie sind Bewohner der offenen Graslandschaften, der Buschsteppen der Alten Welt und gehören mit zu den größten flugfähigen Vögeln, erreicht doch die europäische und asiatische Großtrappe eine Höhe bis zu einem Meter und ein Gewicht bis zu 37 Pfund (Abb. 22 und 23).

Ornithocnemus (= *Palaeogrus*) *geiseltalensis* Lamprecht, Gruidae/O. Ralliformes ist ein Kranich, der wie seine Artgenossen offenes Sumpfland und feuchte Niederungen bevorzugt. Die paläogeographische Verbreitung der fossilen Gattungen zeigt die Abb. 24.

Geiseloceras robustus Lamprecht gehört vermutlich zu den Nashornvögeln, deren Heimat dichte Uferwälder sind. Die Buceratidae/O. Coraciiformes sind rezent weit über die tropischen und subtropischen Waldgebiete der Alten Welt verbreitet (Abb. 25). Sie gehören zu den größten Formen mit Längen über 1,50 m.

Ein weiterer Großvogel liegt in *Diatryma* vor. Diese Gattung konnte kürzlich auch im Eozän von Messel bei Darmstadt nachgewiesen werden. 1968 wurde ein weiteres

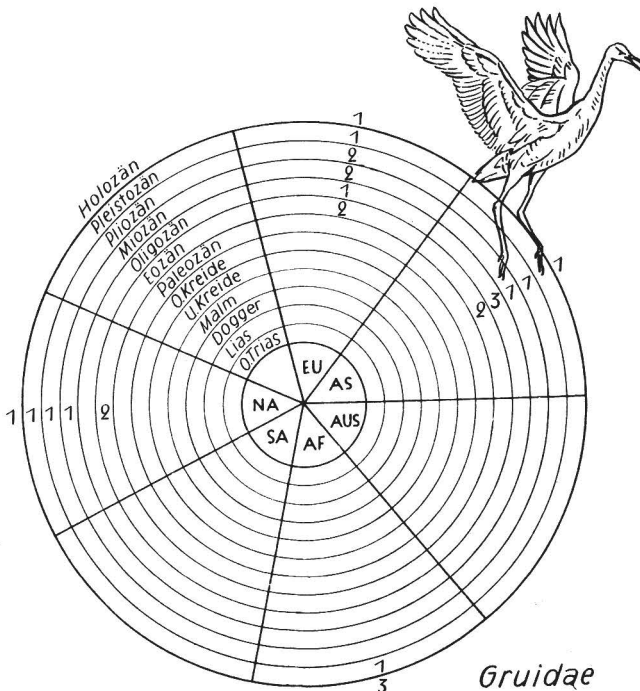


Abb. 24. Die paläogeographische Verbreitung der Gruidae. S. Legende Abb. 3

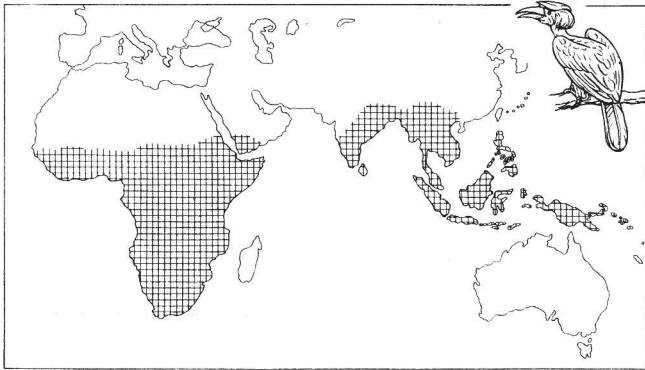


Abb. 25. Die gegenwärtige Verbreitung der Bucerotidae

Exemplar dieses Riesenvogels im Geiseltal geborgen. Die Gattung ist vom Oberpaleozän bis Mitteleozän in Europa und Nordamerika verbreitet. Zur Familie Diatrymatidae/O. Diatrymiformes gehören noch eine weitere europäische Gattung aus dem Oberpaleozän. Verwandt sind die Gastornithidae mit 3 oberpaleozänen Gattungen. Das Evolutionszentrum dürfte daher in Europa gelegen haben.

Mit *Saurornis matthesi* Fischer 1967 liegt die Proximalhälfte eines (?) rechten Tarsometatarsus vor. Das besondere hieran ist, daß die Metatarsalia im Proximalteil noch nicht vollständig miteinander verschmolzen sind, wie wir es sonst bei Vögeln nicht mehr kennen. Der Gattungsname ist wegen der ähnlichen Verhältnisse bei *Ornithomimus* aus der Kreide gegeben worden.

Die Avifauna des Geiseltales war reicher, zahlreiche Einzelknochen, die zur Bearbeitung ausgeliehen waren, sind durch Kriegseinwirkungen verloren gegangen.

6. Die Säugetiere

Die umfangreichsten Beiträge zur Abstammung der Säuger hat der Schotte Broom geleistet, der im Alter von 85 Jahren 1951 starb. Er schuf die Grundlage für die moderne Systematik der Reptilien. Seine in Südafrika entdeckten säugetierähnlichen Reptilien ließen die bisherige scharfe Grenze zwischen Reptilien und Säugern ins Schwanken kommen. Innerhalb der Wirbeltiere treten die Säuger als höchstentwickelte Gruppe folgerichtig zuletzt auf und doch hat auch hier das unerbittliche Schicksal des „Stirb und Werde“ bereits unverkennbar seine Spuren eingeschlagen: über 54 % der Familien und über 67 % der Gattungen sind bereits erloschen.

Das Übergangsfeld Reptilien/Säuger in der Obertrias wird von mindestens 6 Stammlinien erreicht. In den Säugern des Mesozoikums liegt die Wurzel der Entwicklung der Primaten und damit auch die des Menschen. Die lange Verzögerung der Blüteperiode der Säuger von der oberen Trias bis zur oberen Kreide ist ein Beispiel für die sehr verschiedene Geschwindigkeit der Evolution und kann wohl damit erklärt werden, daß die Konkurrenzüberlegenheit dieser Neulinge gegenüber den an das warme mesozoische Klima gut angepassten Reptilien nicht groß war und die ökologischen Nischen besetzt waren. Das phyletische Geschehen ist also auch hier in beträchtlichem Maß vom Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt abhängig.

Marsupialia

Mit *Peratherium gisense* Heller 1936 (ein vollständiger Schädel und Kieferreste) liegt ein kleiner Vertreter der konservativen und langlebigen Stammlinie der Didelphidae vor. Die Gattung ist vom Untereozän bis Miozän in Nordamerika und vom Mitteleozän bis Untermiozän in Europa verbreitet. Die heute lebenden Beuteltieren sind morphologisch von ihren Ahnen in der Oberkreide und im Paläogen nicht sehr verschieden. Die geringe Spezialisierung hat sicher zu ihrem Überleben beigetragen; auch das Gehirn hat im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung kaum irgendwelche Fortschritte gemacht.

Die Didelphiden der Kreide werden als die Stammgruppe der ganzen Ordnung betrachtet. Noch in der Kreide dürften sich die Caenolestoiden und zu Beginn des Tertiärs die Borhyaenoiden aus den Didelphoidea entwickelt haben; auch die australischen Dasyuroiden werden als kretazische Abkömmlinge angesehen.

Wegen der mit ihrer Stammesgeschichte verknüpften paläogeographischen Zusammenhänge stellen die Marsupialier eine hochinteressante Gruppe dar. Die Eingrenzung ihres Lebensraumes zu Beginn des Tertiärs auf Südamerika und Australien ist wohl durch die konkurrenzfähigen höher entwickelten Eutheria hervorgerufen worden (Abb. 26 und 27).

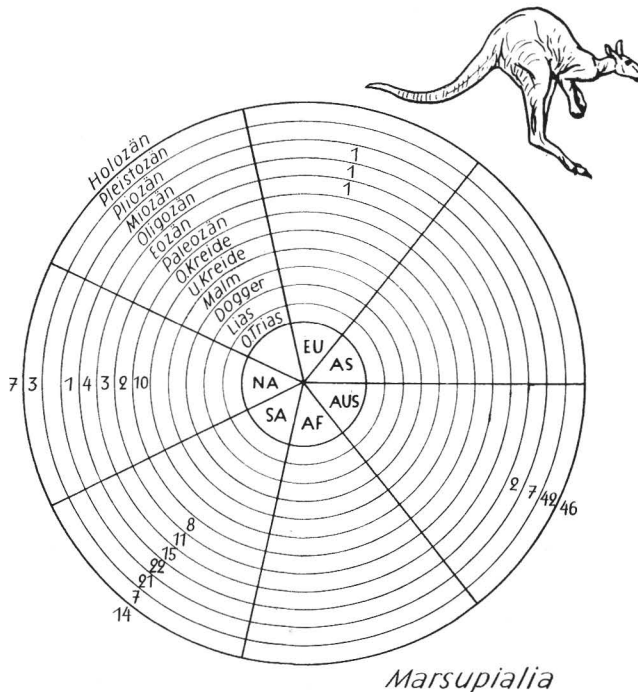


Abb. 26. Die paläogeographische Verbreitung der Marsupialia, NA mit Einschluß von Zentralamerika (CA); Aus mit Neu-Guinea, Tasmanien und Indonesien

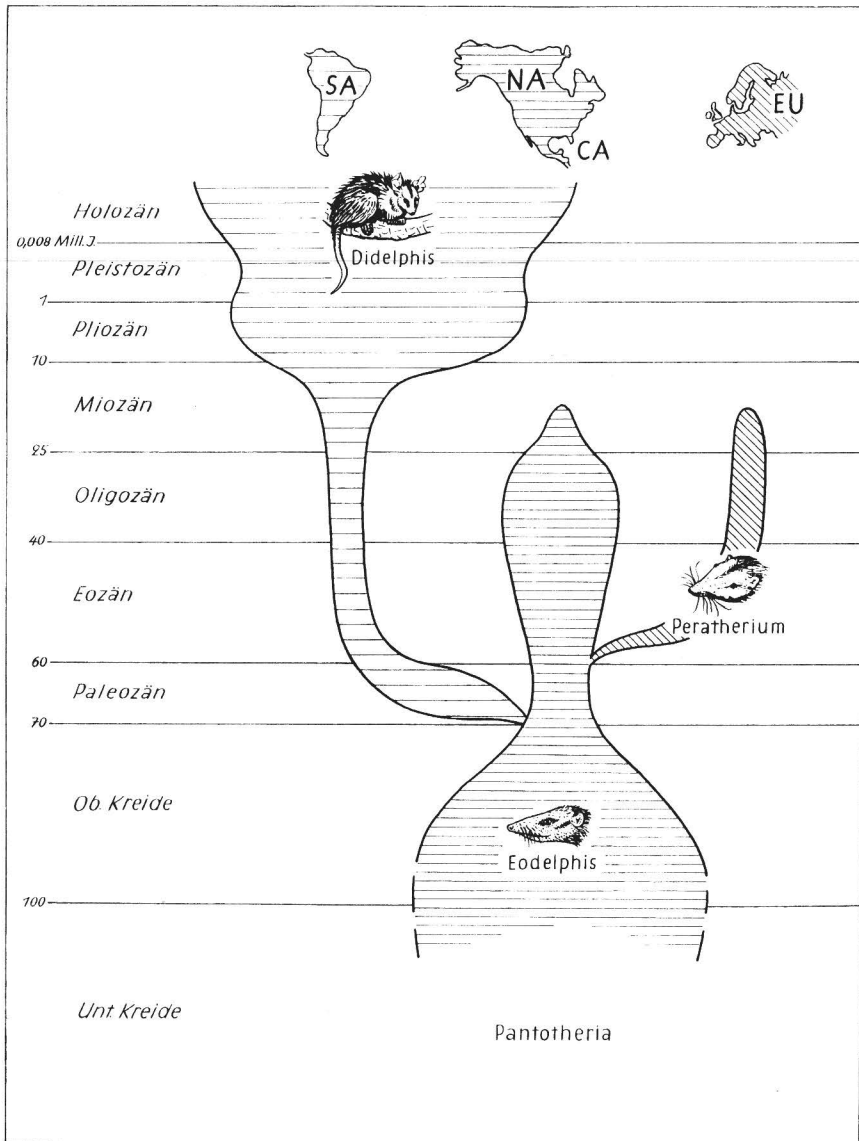


Abb. 27. Paläogeographische und stammesgeschichtliche Stellung von *Peratherium*, *Eodelphis* und *Didelphis*

Insectivora

Mit *Ceciliolemur* liegt eine ursprünglich zu den Primaten gestellte Form vor. Für die jetzige Zuordnung sprechen jedoch, wie Voigt erkannt hatte, die Hinterextremität und die Stacheln im Haarkleid, dagegen der Bau der Vorderzähne.

Nach den Untersuchungen von Simons (1962) ist *Microtarsioides* vielleicht synonym, beide sind offenbar sehr junge Individuen, vielleicht sogar pränatal. Ihre systematische und phylogenetische Stellung innerhalb der Insectivoren ist noch völlig offen. Da die Insektenfresser die Stammgruppe aller übrigen placentalen Säuger darstellen, kommt auch diesen Geiseltalformen eine besondere Bedeutung zu.

Mit McKenna (1960) werden die Amphilemuridae zu den Erinaceoidea gestellt. Aus dem Geiseltal gehört hierzu *Amphilemur eocaenicus* Heller. Remane, Simpson (1945) und Hill (1953) stellen diese Art zu den Adapiden, Simons (1962) zu den Primates inc. sed. und Romer (1966) erblickt darin einen Vertreter der Adapisorici-dae/Insectivora. Eine eingehende Diskussion soll später im Zusammenhang mit der Beschreibung weiterer Primatenfunde folgen.

Mit *Heterohyus*/Apatemyidae liegt ein weiterer Vertreter vor. Die Gattung ist vom Mitteleozän bis Unteroligozän in Europa verbreitet. Mit den Apatemyidae verwandt sind die Mixodectidae und bilden zusammen nach Saban (1958) die Mixodec-

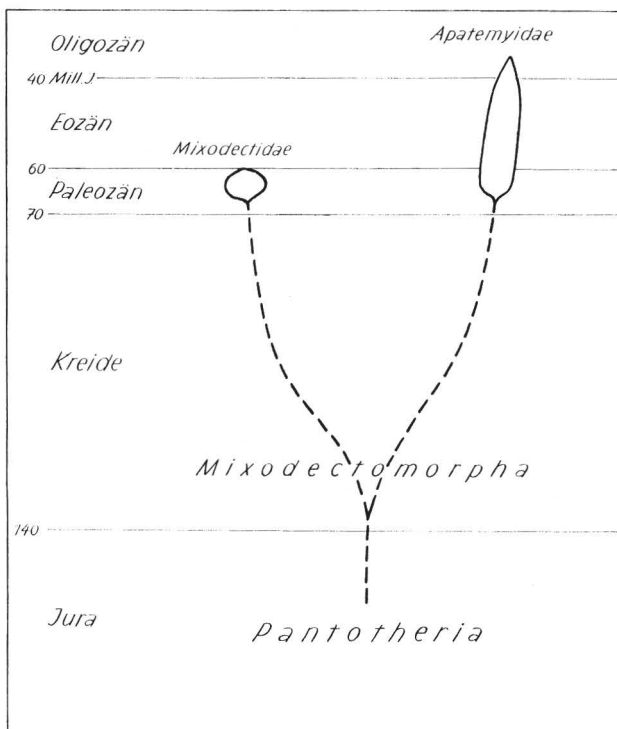


Abb. 28. Stratigraphische Verbreitung und stammesgeschichtliche Stellung der Mixodectidae und Apatemyidae. Nach den Darlegungen von Saban (1958), Entwurf Verf.

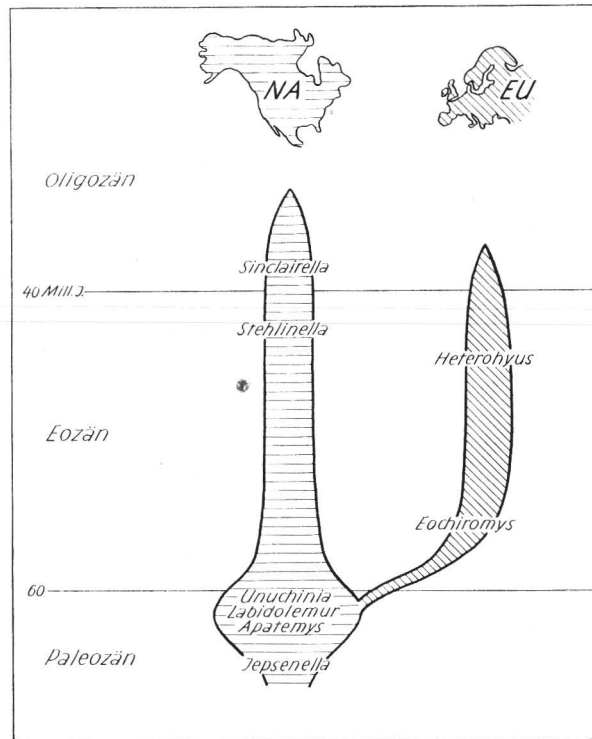


Abb. 29. Stratigraphische und paläogeographische Verbreitung der Apatemyidae

tomorpha. Während diese Gruppe steril bleibt, ist das bei den Soricomorpha und Erinaceomorpha nicht der Fall. Saban nimmt an, daß diese 3 Stammgruppen unabhängig voneinander auf die Pantotheria zurückgehen. Die Auffassungen über die basale Aufspaltung der Insectivora sind im einzelnen recht verschieden und zur Zeit stark im Fluß, besonders wegen der nicht übereinstimmend gedeuteten Zahnmorphologie. Wenn man die Ableitung der Placentalier-Molaren betrachtet, erscheint die isolierte Zurückführung der genannten 3 Stammlinien nicht zwingend (Abb. 28 und 29).

Chiroptera

Es sind die einzigen Säuger, die wirklich fliegen können, wenn sie auch keine Hochleistungsflieger oder -segler hervorgebracht haben wie die Vögel oder Flugsaurier; aber sie sind Meister des Dämmerungs- und Nachtfluges. Mit dem Flugvermögen hängen zahlreiche anatomische Sondermerkmale zusammen, die sie von den übrigen Säugern isolieren. Fossile Chiropteren sind selten, da die Erhaltung der zarten Knochen günstige Fossilisationsbedingungen erfordert. Die bisher ältesten sicheren Fledermäuse wurden im Eozän Europas gefunden. Als Ahnen der rezenten kommen sie jedoch wegen verschiedener Spezialisierungen nicht in Betracht. Aus dem Paleozän von Nordamerika liegen Schädelfragmente mit Steinkernen des Gehirns

vor, die Edinger als zu den Microchiroptera gehörig betrachtet. Leider geben die fossilen Funde bisher keinen Aufschluß über die Entstehung des Flatterfluges; die ältesten Fossilien zeigen bereits ein wohlausgebildetes Chiropatagium.

Aus dem Geiselal liegen 25 Exemplare von *Cecilionycteris prisca* Heller 1935 vor. Altertümlich sind der komplizierte P₄ mit Metaconid und Talonid. Vermutlich gehört die Gattung zu den Palaeochiropterygidae (Überfamilie inc. sed.).

Wahrscheinlich stammen die Chiropteren von arborikolen Insectivoren im ausgehenden Mesozoikum oder Paleozän ab. Eine erhebliche Parallelentwicklung scheint seit dem Paläogen stattgefunden zu haben. An der Wende Eozän/Oligozän war die Entwicklung einiger moderner Familien bereits weit fortgeschritten, wie europäische Fossilfunde zeigen. Die 2 großen Unterordnungen der Micro- und Megachiroptera sind wohl gemeinsamer Abstammung. Die Ableitung der einfacher gebauten Molaren der Großflattertiere von den Kleinflattertieren ist möglich. Das Gehirn der Megachiroptera ist jedoch primitiver als das der Microchiroptera, wie überhaupt viele Merkmale weniger spezialisiert sind. Nur durch weitere Funde ist eine Klärung möglich (Abb. 30).

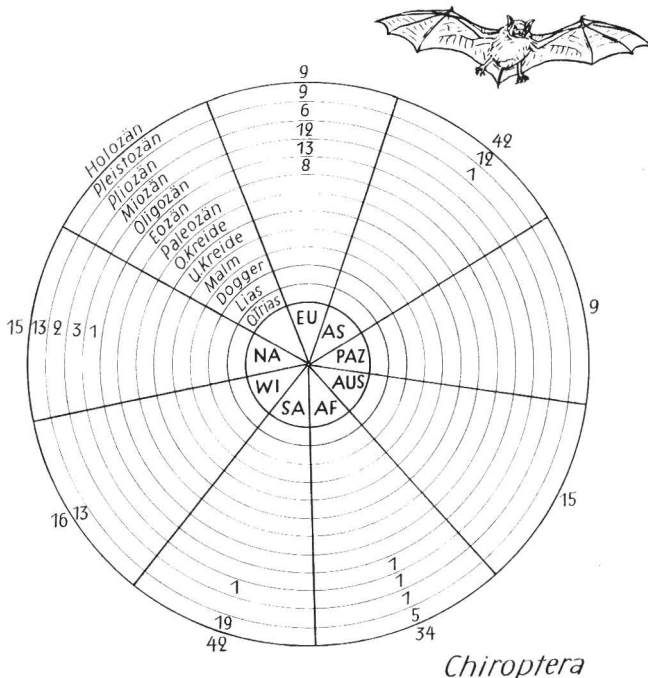


Abb. 30. Paläogeographische Verbreitung der Chiroptera.

AS = + Indonesien, Af = + Mad (Madagaskar), Aus = + Neuseeland, SA = + CA,
WI = Westindien. S. Legende Abb. 3

Carnivora

Die Geschichte der Creodonta dürfte bis in die Oberkreide zurückreichen. *Deltatheridium* und andere Gattungen zeigen ähnliche Zahnkronen, aber Reißzähne werden hier nicht entwickelt. Diese Oberkreideformen werden als Ahnen der Creodonta betrachtet.

Die Systematik der Creodonta, der Urraubtiere, ist in den letzten 4 Jahren sehr in Fluß gekommen. Van Valen schuf 1966 eine neue Säugerordnung: „Deltatheridia“ und faßte hierunter bisherige Insectivorenfamilien sowie die Creodontierfamilien Hyaenodontidae und Oxyaenidae zusammen.

Romer erhob 1966 die Unterordnung Creodonta zur Ordnung mit den neuen Unterordnungen Deltatheridia und Hyaenodontia. Übereinstimmend von van Valen und Romer werden die Arctocyonidae und Mesonychidae nach Vorschlag des erstgenannten Autors in die Condylarthra eingereiht, weil ihnen die für Raubtiere so charakteristischen Molaren fehlen und viele von ihnen schwer von den Urhuftieren zu unterscheiden sind.

Diese systematischen Gruppierungen sind nicht neu: Bereits Ameghino (1901) und Kretzoi (1943) stellten die Arctocyoniden zu den Condylarthra, Cope stellte 1875 die Creodonta als Unterordnung insgesamt zu den Insectivoren und Matthew in seinen klassischen Arbeiten von 1909 und 1915 wiederum zu den Carnivoren.

Der Vorschlag von Romer erscheint annehmbarer als der von van Valen, weil hierdurch der alteingebürgerte Name Creodonta beibehalten wird. Es ist jedoch grundsätzlich die Frage, ob mit diesen systematischen Umstellungen vielleicht einer phylogenetischen Systematik mehr Raum gegeben wurde als möglich ist. Wir wissen noch wenig über Parallelentwicklungen innerhalb der Creodonta, Plesiadapoida, Condylarthra und Insectivora; auch Konvergenzen könnten das Bild trüben. Es kommt hinzu, daß die unteren Molaren der Mesonychiden scherende Talonide wie die Ursiden haben. Ferner ist zweifelhaft, ob die Gebißmerkmale allein bei so weitgehenden systematischen Schlüssen ausreichen. Das postcraniale Skelett ist dabei nicht berücksichtigt worden. Das Studium der fossilen Hirne von *Arctocyon* und *Arctocyonides* ergab eine engere Verwandtschaft zu den Creodonta als zu den Condylarthra (Russell und Sigogneau 1965). Die außerordentlich gründlichen, geistreichen Untersuchungen von van Valen und Russell sollen dadurch in keiner Weise beeinträchtigt oder gar angezweifelt werden. Der Verfasser ist nur der Meinung, daß endgültige allumfassende Beweise noch ausstehen und folgt daher hier noch der bisherigen systematischen Auffassung.

Die Geiseltalformen gehören zu den Hyaenodontiden, Oxyaeniden und Miaciden. Hyaenodontidae und Mesonychidae kommen nach van Valen als Ahnen der Urwale in Frage, da herbivore Gruppen als Vorfahren der raubtierartigen Urwale unwahrscheinlich sind. Die Oxyaeniden scheiden wegen ihres kurzen Schädels und dem Verlust von M^3 ebenso wie die Miaciden wegen ihrer Reißzahnspécialisation aus; die kleinen paleozänen Insectivoren stehen in beträchtlichem Gegensatz zu den großen Urwalen. Hyaenodontiden sind ab Eozän vertreten, letzte Formen wurden im Unterpliozän Südasien nachgewiesen; außer in Südamerika und Australien sind sie von allen Kontinenten bekannt. Oxyaeniden sind nur auf der Nordhalbkugel verbreitet, die ältesten Formen stammen aus dem Paleozän Nordamerikas. Das Eozän überlebt diese Familie nicht. Die Miaciden, nur von der Nordhalbkugel bekannt, reichen in ihrer Größe von der eines Wiesel bis zu der eines Wolfes und gehören zur Unterordnung Fissipedia, sie sind die Ahnen aller modernen Raubtier-

gruppen, vielleicht mit Ausnahme der Pinnipedia (McIntyre 1966). Die Miaciden bewahren das Zahnkronenmuster der unterkretazischen Theria mit geringen Abwandlungen und sind darin primitiver als die Hyaenodontiden. Letztere sind aber generell primitiver und ihre Molaren sind alle schierend. Die Ahnen der Miaciden sind noch unbekannt (Abb. 31–34).

Perissodactyla

Nach Radinsky (1966) leiten sich die Perissodactylen auf Grund der Zahnmorphologie von den Phenacodontidae (Cendylarthra, Urhuftiere) ab, speziell von *Tetraclaenodon*. Zwischenformen zwischen dieser Gattung und dem primitivsten Perissodactylen *Hyracotherium* sind jedoch nicht bekannt. Für diese Evolution standen nur 5 Millionen Jahre zur Verfügung; sie wird mit palökologischen Umständen begründet, die eine schnellere Lokomotion selektiv steuerten und es wird darauf hingewiesen, daß auch die Artiodactylen zur gleichen Zeit erscheinen.

Die Geschichte der Perissodactylen zählt zu den bestbekannten unter den Vertebraten. Die Mehrzahl der Formen ist bereits im Mitteloligozän ausgestorben, in die Jetztzeit ragen nur die Equiden, Tapiriden und Rhinocerotiden hinein. Zahlreiche und bestens erhaltene Fossilien sind im Geiseltal ausgegraben worden, sie gehören im wesentlichen zu den Equoiden und Lophiodontiden. Die Equoiden sind zur Zeit noch nicht, die Lophiodontiden zum Teil beschrieben worden.

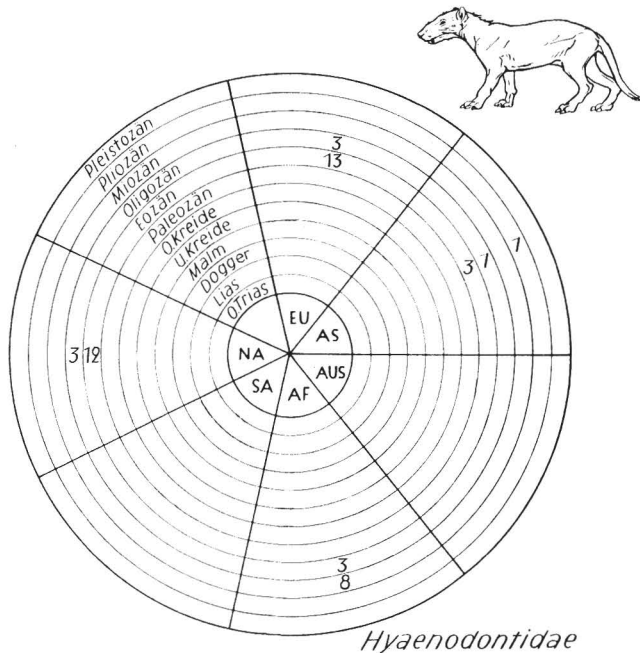


Abb. 31. Paläogeographische Verbreitung der Hyaenodontidae. S. Legende Abb. 3

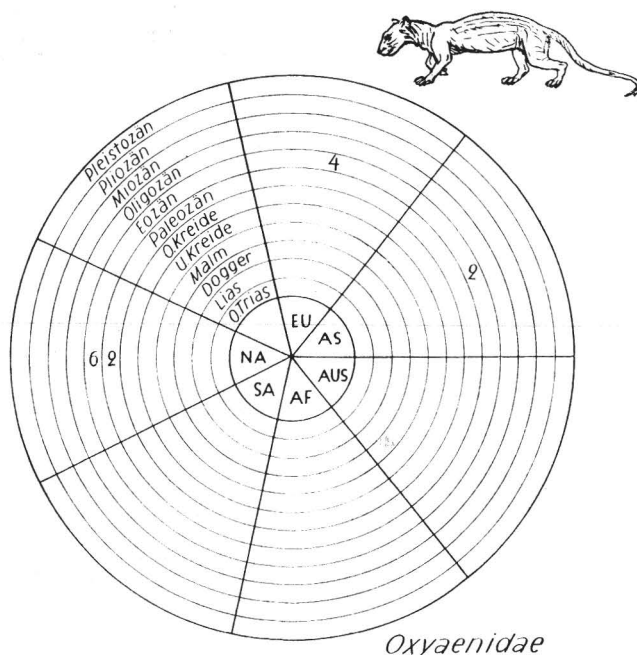


Abb. 32. Paläogeographische Verbreitung der Oxyaenidae. S. Legende Abb. 3

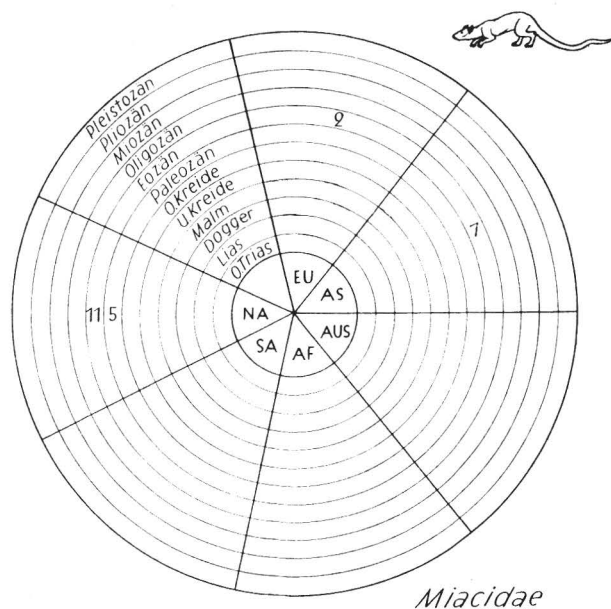


Abb. 33. Paläogeographische Verbreitung der Miacidae. S. Legende Abb. 3

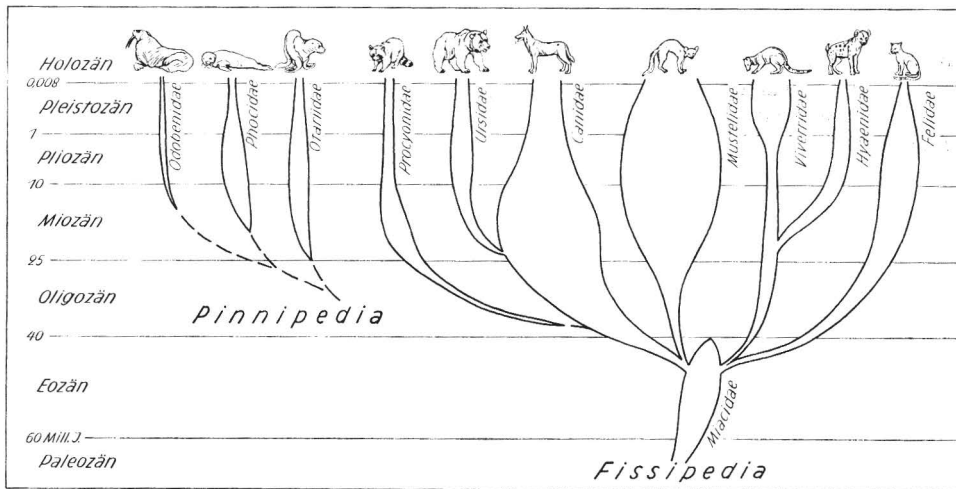


Abb. 34. Die quantitative (Zahl der Gattungen) stratigraphische Verbreitung der modernen Raubtiere und ihrer Ahnen

Equidea

Die ältesten Vertreter der Equiden sind aus dem Untereozän Europas und Nordamerikas unter dem Namen *Hyracotherium* beschrieben worden, weil man fälschlicherweise der Ansicht war, sie besäßen eine Ähnlichkeit mit dem Klippschliefer *Hyrax*. Sie sind auf Grund ihrer unspezialisierten und primitiven Organisation als Ahnen aller übrigen Equiden anzusehen.

Tobien hat 1960 darauf hingewiesen, daß die Evolution der eozänen Equiden in Europa wesentlich rascher abläuft als in Nordamerika. Ein weiterer Unterschied liegt darin begründet, daß in Nordamerika nur eine einzige Linie: *Hyracotherium* – *Orohippus* – *Epihippus* vorhanden ist, während in Europa eine Aufspaltung in 6 Linien stattfindet. Hochkronigkeit der Molaren, dreizehiger Vorderfuß und Körpergröße werden neben anderen Merkmalen 20–25 Millionen früher erworben als in Nordamerika. Ein besonderes Merkmal der europäischen eozänen Equiden – Evolution ist die Kombination fortgeschrittener und altertümlicher Merkmale.

Die Molarisierung der Prämolaren verläuft verschieden, gibt aber keinen Hinweis auf die früher stattgefundene Molarisierung bei den Condylarthren-Ahnen. In einigen Stammlinien unterbleibt die Molarisierung. Der 3. und 4. Milchmolar ist stärker molarisiert als die entsprechenden späteren Prämolaren. Diese proterogeneitische Ausbildung ist vielleicht ein Anklang an die Condylarthren. Charakteristisch für die Equidea ist eine synchrone Parallelentwicklung zweier oder mehr Arten verschiedener Gattungen desselben Biotops, wie sie auch bei anderen herbivoren Ungulaten vorkommt.

Die nordamerikanische und die europäische Entwicklung nehmen von *Hyracotherium* ihren Ausgang. Tobien sieht es als wahrscheinlich an, daß der verschiedene Verlauf der eozänen Evolution in Nordamerika und Europa durch unterschiedliche ökologische Nischen und unterschiedliche Besetzbarkeit zustande kamen. Der Verfasser erblickt darin einen Hinweis auf ein eurasiatisches Evolutionszentrum.

Die Palaeotheriiden sind ebenfalls in der Braunkohle des Geiseltales vertreten. Die Familie bildet einen relativ kurzen Seitenzweig, mit 2 Gattungen ist sie vom Mitteleozän bis zum Unteroligozän in Europa verbreitet. Butler (1952) ist der Meinung, daß die Palaeotheriiden unabhängig von den Equiden aus den Condylarthren hervorgehen, während Savage, Russell und Louis (1965) diese Stammlinie von *Hyracotherium* entspringen lassen (Abb. 35–37).

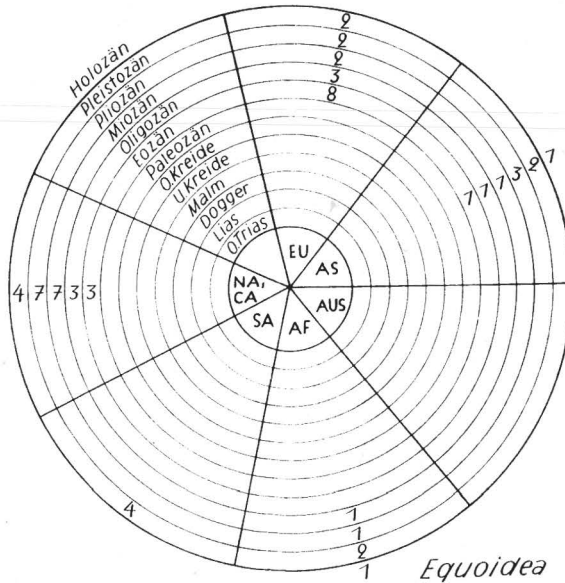


Abb. 35. Paläogeographische Verbreitung der Equoidea. S. Legende Abb. 3

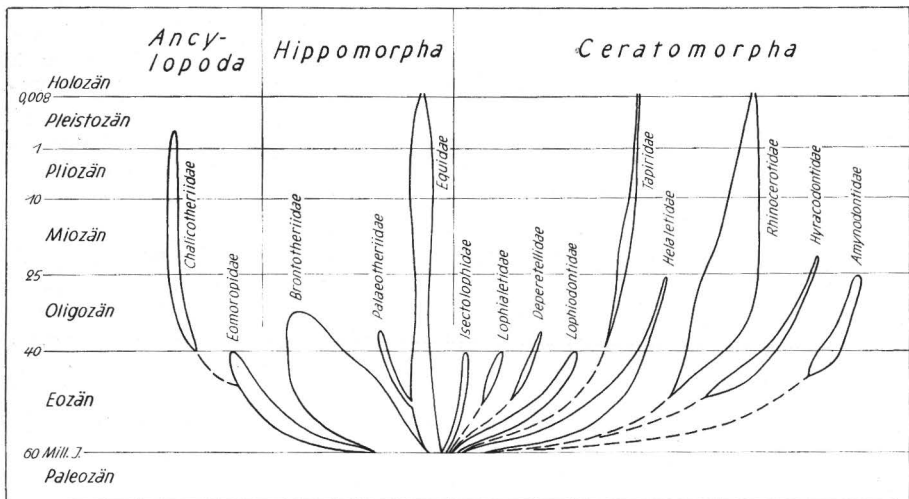


Abb. 36. Die Stammesgeschichte der Perissodactylen nach Romer 1966, verändert und ergänzt, quantitative Darstellung nach Matthes (Zahl der Gattungen)

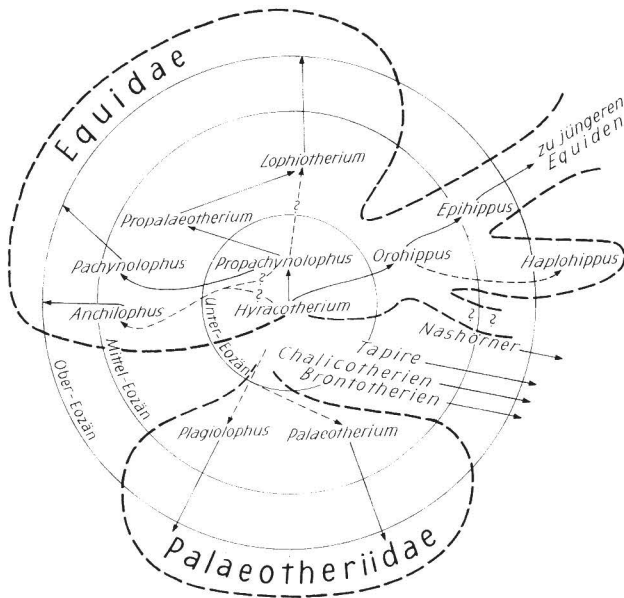


Abb. 37. Die stammesgeschichtliche Verwandtschaft der eozänen Gattungen der Equoidea nach Savage, Russell und Louis (1965)

In der Stammesgeschichte von *Hyracotherium* zu *Equus* findet ein vielfacher Wechsel zahlreicher Merkmale statt. Dieses Geschehen ist keineswegs geradlinig, orthogenetisch und mit gleichmäßiger Geschwindigkeit abgelaufen, wie man früher glaubte. Einige Merkmale wandeln sich rasch und stark um, in einer anschließenden Epoche stehen sie praktisch still. Andere Merkmale verändern sich langsam aber stetig über lange Zeiten hinweg. Von diesem Wechsel können einige Stammlinien betroffen werden, andere zu gleicher Zeit nicht und wieder in anderen Fällen gehen diese Veränderungen unabhängig in verschiedenen Stammlinien vor sich. Dieses außerordentlich bunte Bild der Pferdeentwicklung gibt uns einen tiefen Einblick in die Evolution generell. Die nachfolgende Analyse der einzelnen Merkmale soll nicht darüber hinwegtäuschen, daß in Wirklichkeit ein Zusammenspiel all dieser Faktoren stattfindet, ein Bild, das durchaus dem entspricht, was die Genetik durch zahlreiche Experimente erarbeitet hat. Im einzelnen seien folgende Merkmale betrachtet:

Körpergröße: Die Größenzunahme des Körpers von *Hyracotherium* zu *Equus* gehört zu den auffälligsten Erscheinungen der Stammesgeschichte dieser Tiere. Allerdings trifft diese Größenzunahme nur allgemein zu. *Orohippus*-Arten des Miozöans können im Durchschnitt kleiner sein als die untereozänen *Hyracotherium*-Arten. In der miozänen Stammlinie *Archaeohippus* und der miozän-pliozänen von *Nannippus* werden die Arten zunehmend kleiner. *Calippus* (Obermiozän – Unterpliozän) von *Merychippus* abstammend, stellt eine weitere Linie von Zwergpferden dar. Es handelt sich bei dem Merkmal Körpergröße offenbar um Anpassungsreaktionen. Das Gleichgewicht zwischen den Vorteilen der Schnelligkeit und denen der Körpergröße begrenzte letztere. Riesen- und Zwergformen kommen in allen Linien

vor. Im Eozän ist nur eine sehr geringe Zunahme der Körpergröße festzustellen, erst im Oligozän ist ein stärkerer Anstieg offenbar, obwohl die kleinste Art von *Mesohippus* nur wenig größer als eine große von *Hyracotherium* war; ab Untermiozän verläuft diese Entwicklung wieder langsamer aber stetig.

Gehirnentwicklung: Das Gehirn von *Hyracotherium* ist mit dem der Huftiere (z. B. *Phenacodus*) morphologisch ähnlich (Russell und Sigogneau 1965). Der beinahe glatte Neocortex war nur leicht geschwollen; von dorsal gesehen ist eine Lücke zwischen dem Cerebellum und Cerebrum mit einem Teil des Mittelhirns sichtbar. Die Gehirnentwicklung (Edinger 1948) zeigt eine generelle Volumenvergrößerung und speziell auch eine vergrößerte Gehirnrinde, aber sie verlief nicht mit gleicher Geschwindigkeit und nicht synchron mit der Skelettentwicklung. Vom Untereozän bis zum Unteroligozän ist eine rasche Entwicklung des Gehirns festzustellen, in der der primitive Zustand überwunden und ein Ungulaten-Gehirn erreicht wird. Das Kleinhirn wird von den breiteren Großhirnhemisphaeren überdeckt. Bis zum Untermiozän stagniert dann diese Entwicklung, um erst danach wieder in stärkerem Maße in Gang zu kommen. *Merychippus* im Obermiozän zeigt so in der Einrollung des Wurms am Kleinhirn und durch die stärkere Faltung des Großhirns wesentliche Fortschritte. Der equine Zustand wird erreicht, von dem aus die Entwicklung mit verlangsamtem Tempo auf die pleistozänen und jetzigen Pferdehirne vonstatten geht.

Fußmechanismus: Auf verschiedenen Wegen und mit verschiedenen Mitteln hat die Evolution Säugertypen entwickelt, die eine hohe Geschwindigkeit der Fortbewegung mehr oder weniger lang durchführen können: Pferde 65 km/Stunde, Carnivoren 70 km/Stunde, Hasen 80 km/Stunde. Bei den Pferden bildet die Spezialisierung des Fußmechanismus einen Hauptteil dieser Entwicklung. Von *Hyracotherium* bis *Mesohippus* wurde der Fuß durch ein Polster getragen. *Merychippus* besitzt es nicht mehr, dafür ist ein Sprungmechanismus in Zusammenhang mit dem Huf bei den Grasfressern entwickelt worden, bis zum Pliozän hin erfolgt eine laufende Veränderung. *Anchitherium*, von *Miohippus* abstammend, gehört zu einer sehr konservativen Pferdegruppe mit niedrig bleibenden Zähnen, die sich nicht auf das Grasfressen umstellten; sie behielten auch die nicht weiter verkleinerten Seitenzehen und lebten neben *Merychippus* und anderen „Fußspezialisten“ bis ins Unterpliozän als Endglieder der Laubfresser. Die Nachfahren von *Merychippus* zeigen keine Tendenz die Seitenzehen zu verkleinern, dies geschieht erst und vermutlich durch das Stärkerwerden der Sprungligamente. Die Stammlinien des Miozäns besaßen unterschiedliche Fußtypen. Die *Anchitherium*-Linie behielt so zum Beispiel den oligozänen Fußbau bei, nur wurden die Gliedmaßen kräftiger. Dienten die Seitenzehen zunächst nur dazu, das Gewicht zu verteilen und später bei stärkerer Betonung der Mittelzehe um Verrenkungen auszuschließen, so wurde diese Funktion dann von einer neu entwickelten zweiten Sehne als Hemmungsmechanismus übernommen, womit die Seitenzehen überflüssig wurden. Die Laubblattfresser machten diese Entwicklung nicht mit, sie hatten die Grenze ihrer Möglichkeit schon erreicht, bevor sich die grasfressenden Typen abzweigten.

Die meisten pliozänen Pferde behalten den Fußmechanismus von *Merychippus* mit geringen Veränderungen bei. *Pliohippus* und Verwandte übernehmen zunächst ebenfalls diesen Sprungmechanismus von *Merychippus*, verloren dann aber rasch die Seitenzehenpuffer, während die Sprungligamente fortschreitend stärker und

einfacher werden und sich zu starren Ligamenten entwickeln. Ab Pleistozän ist der Fußmechanismus dann stabilisiert.

Vorderfußentwicklung: *Hyracotherium* besitzt noch 4 Zehen, von denen jede mit einem kleinen Huf endet. Die erste Zehe ist bereits vollständig verloren gegangen, während die dritte schon die größte und längste war. 2.–4. Zehe sind gleich groß und etwas kleiner als die Dritte, jedoch voll funktionsfähig. Sehr viel kleiner, aber auch funktionsfähig, ist die fünfte Zehe. Ab Eozän erfolgt dann keine weitere nennenswerte Entwicklung. Die ersten Pferde, die nur drei Zehen am Vorderfuß haben, gehören zu *Mesohippus*, einer fossil am besten bekannten Pferdegruppe. Die zwei Seitenzehen sind kaum kleiner als bei den eozänen Pferden. Die Außenzehe der eozänen Formen ist bis auf einen Rest verschwunden.

Para- und *Merychippus* sind dreizehig, die Seitenzehen enden in kleinen Hufen und sind von außen vollständig sichtbar, sie sind entweder ziemlich groß oder kurz und klein bei fortgeschrittenen Typen und hier ist auch das Fußpolster verloren gegangen. *Hipparion*, *Neohipparion* und *Nannippus*, morphologisch schwer von *Merychippus* trennbar, behalten die Seitenzehen wie in der letztgenannten Gattung und zwar meist ebenso groß. Diese Seitenzehen berührten aber vermutlich normalerweise den Boden nicht.

Mit *Pliohippus*, im Obermiozän sich aus *Merychippus* entwickelnd, waren die Seitenzehen bei fortgeschrittenen Formen verloren gegangen.

Hinterfußentwicklung: *Hyracotherium* besitzt hier nur drei funktionierende Zehen (2.–4. Zehe); auch hier ist die dritte Zehe die größte, die 2.–4. sind einander gleich und etwas kleiner als die dritte. Erste und fünfte Zehe sind fast vollständig verloren gegangen. Im Eozän erfolgt nur eine geringe Weiterentwicklung durch vollständigen Verlust von Rudimenten der ersten und fünften Zehe. Bei *Miohippus* und allen späteren Pferden wird das Canonbein stärker und breiter mit dem Cuboid verbunden. *Para-* und *Merychippus* zeigen die gleichen Verhältnisse wie am Vorderfuß (s. oben).

Zahnhöhe: Alle eozänen und oligozänen Pferde besaßen niedrigkronige Zähne, die Evolution beschränkte sich auf die Molarisierung und die Bildung von Querjochen auf den Molaren. *Nannippus* (Unterpliozän – Unterpleistozän) hält den Rekord an langen und schlanken Zähnen. Bei *Pliohippus* nimmt die Zahnhöhe ebenfalls beträchtlich zu und von dort bis zu *Equus* ist ein weiterer Anstieg der Höhe der Molaren festzustellen.

Molarisierung: Die Prämolaren mit Ausnahme von P1 werden den Molaren zunehmend ähnlicher und zugleich größer. Während *Hyracotherium* noch keine derartige Tendenz zeigt, ist bei *Orohippus* der P4 fast einem Molaren ähnlich, bei *Epihippus* sind P3 + 4 ganz molariform, P1 + 2 nicht. *Mesohippus* zeigt P2–4 molariform und besitzt sehr ähnliche Molaren. Dieser Zustand wird bei allen jüngeren Pferden beibehalten. P1 macht diese Entwicklung nicht mit, er bleibt klein und einfach und neigt mitunter zum Verschwinden. Die weitere Entwicklung zeigt sich nur in der Vergrößerung der Prämolaren, so daß sie bei jüngeren Pferden die Molaren, allerdings nur wenig, an Größe übertreffen.

Zahnkrone: Hier besteht die Tendenz zur Entwicklung von Kämme und Leisten anstelle einzelner Höcker. Von den meisten Linien wird diese Methode zu verschiedenen Zeiten durchprobiert. Die Komplikation der Krone zeigt im einzel-

nen eine große Variabilität; auch kommt es vor, daß jüngere Formen wiederum einfachere Kronen aufweisen. Für manche Details ist eine Anpassung nicht erkennbar.

Bei *Hyracotherium* sind die Kämme der Molaren noch nicht gut entwickelt, etwas mehr bei *Orohippus* und zugleich sind auch die Höcker weniger deutlich getrennt. *Ephippus* zeigt wohlentwickelte Kämme in Form zweier vereinigter Halbmonde (ähnlich dem Buchstaben W). Diese Grundstruktur wurde mit wenig Änderungen bei allen späteren Pferden beibehalten.

Mesohippus besitzt voll ausgeformte und scharfe Kämme, ohne daß hier neue dazukommen. Bei den oberen Molaren von *Miohippus* erscheint am Metaloph gelegentlich schon das Crochet, das bei vielen Pferden später ein charakteristisches Merkmal darstellt. Bei *Parahippus* ist das Crochet stets vorhanden. Das Metaloph ist hier mit dem Ectoloph fest und konstant verbunden. Bei fortgeschrittenen Formen wird das Crochet stärker und vereinigt sich mit dem Protoloph. Das Hypostyl entwickelt sich und bildet eine Querverbindung zwischen Meta- und Ectoloph. So entstand aus dem früheren W der Zahnkrone ein WW. Der Protoconus ist entweder getrennt oder dem Vorderkegel des inneren W angegliedert. Der Hypoconus ist stets dem hinteren Kamm angefügt. Die unteren Molaren lassen eine Vergrößerung der Kämme und Pfeiler entlang der Innenseite des W erkennen. Hier liegt auch der Beginn der Hochkronigkeit und das Zement erscheint auf der Zahnkrone.

Bei *Merychippus* ist die eben skizzierte Entwicklung voll ausgebildet und bleibt mit geringen Veränderungen bei den jüngeren nachmiozänen Pferden erhalten. Während des Miozäns fand im Bereich der Zahnkrone bei dieser Gruppe die schnellste Entwicklung statt, während demgegenüber die anderen Veränderungen am Skelett vergleichsweise wesentlich langsamer vorangingen. Bei obermiozänen Vertretern bildet der Protoconus entweder einen mit den übrigen Kämmen nur an der Kronenbasis verbundenen, sonst isolierten Pfeiler oder die Verbindung erfolgt ziemlich hoch an der Krone: Untergattung *Merychippus* (*Protohippus*).

Stylohipparion vom Pliozän Afrikas zeigt eine ungewöhnlich komplizierte Schmelzfaltung, die unteren Molaren sind mit einem separaten Pfeiler ausgestattet, der bei anderen Pferden nur als seltene Variation auftritt. Diese Gruppe stirbt vor der Jetztzeit als letzte Dreizeher aus.

Pliohippus zeigt ähnliche Zahnkronen wie *Neohipparion*, der Protoconus ist jedoch stets im Verband. Im allgemeinen ist die Zahnkrone den einfacheren Varianten von *Equus* sehr ähnlich, obwohl es natürlich feine Unterschiede gibt. Die späteren Pferde erfahren eine Vermehrung der Zahnelemente durch kleine Extrafalten. Die oberen Molaren von *Merychippus* über *Neohipparion* und *Nannippus* bis zu *Pliohippus* besaßen mehr oder weniger große mächtig seitwärts gebogene nach außen konvexe Kronen infolge eines schnelleren Wachstums der Außenseite der Zähne. Bei *Equus* sind diese Zähne fast gerade (Abb. 38).

Die Analyse dieser und anderer Merkmale sowie ihre Veränderungen im Laufe der Zeit sind für die Evolution allgemein bedeutsam. Für viele stammesgeschichtliche Regeln bietet diese Geschichte der Pferde einen wesentlichen Prüfstein.

Orthogenese: Die Evolution der Pferdefamilie erweist sich entgegen früheren Meinungen als nicht orthogenetisch: während langer Zeiten findet keine Größenzunahme statt und in einigen Linien werden die Pferde deutlich kleiner. Die Reduktion der Seitenzehen von 4 auf 1 beruht auf einem Wechsel in der Evolutionsrichtung, die nur eine Gruppe von Pferden und keineswegs alle Stammlinien be-

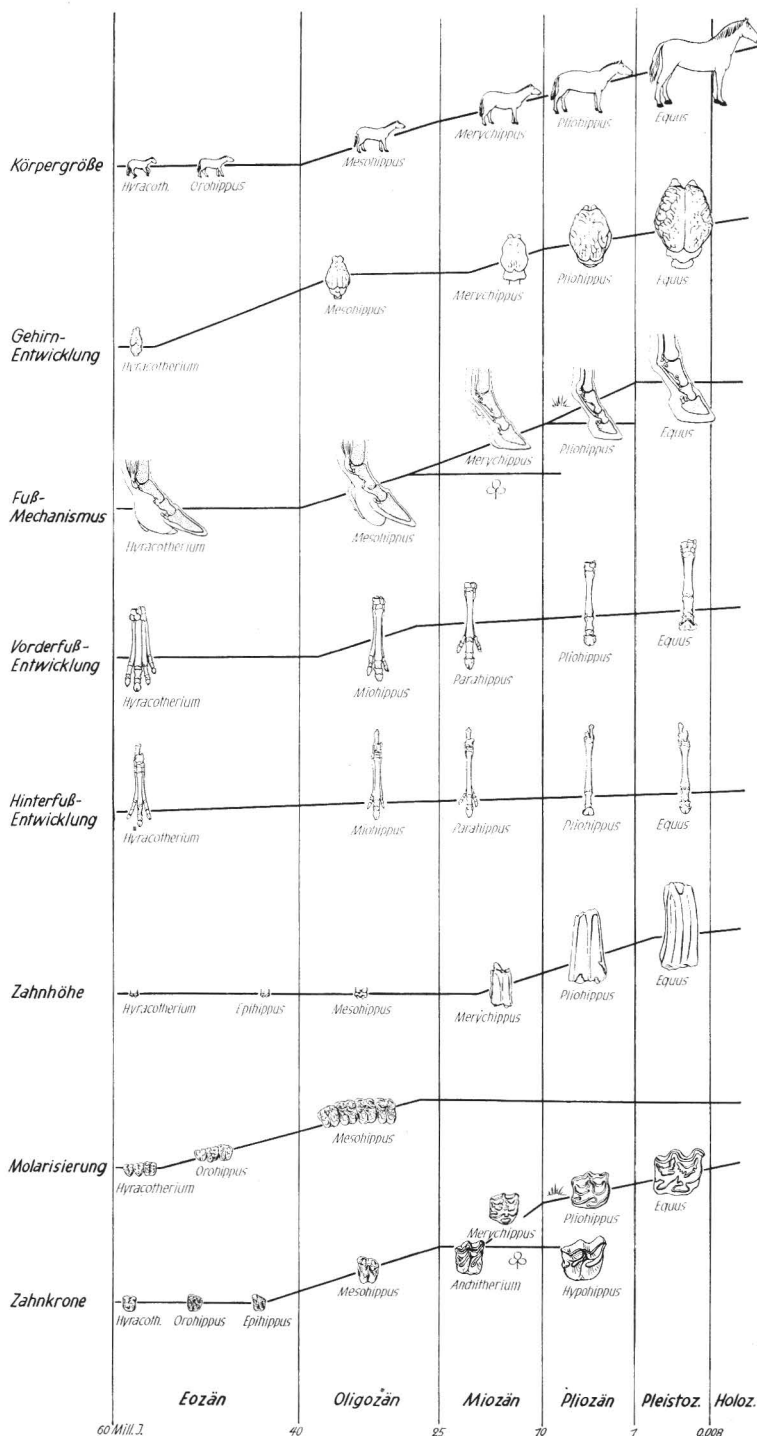


Abb. 38. Die Entwicklungsgeschwindigkeit einzelner Merkmale in der Stammesgeschichte der Pferde. In Anlehnung an Simpson (1951)

trifft. Die Entwicklung eines dreizehigen Fußes wird aufgehalten, wenn die Funktion erfüllt ist, sie kann jedoch wieder reaktiviert werden, wenn durch andere Merkmalsänderungen das funktionelle Gleichgewicht gestört wird. Viele andere Merkmale zeigen das gleiche Bild.

Transformation: Ein Trend ist die Fortführung eines bestehenden Richtungswechsels, eine Transformation ein Wechsel in der Evolutionsrichtung. Der Ersatz des Polsterfußes durch einen solchen mit Sprungmechanismus oder der Wechsel von für Blätter geeigneter Zähne zu solchen für Gräser sind derartige Transformationen, die zu mehr oder weniger großen Spezialisierungen und zugleich zu einer Begrenzung und Einengung von Funktionsmöglichkeiten führen.

Die Regel vom Überleben des unspezialisierten („Cope's-Gesetz“): Auf die Pferdeentwicklung läßt sich diese Regel nicht anwenden, denn jene läßt gerade erkennen, daß die spezialisierten Pferde überleben, während die konservativen weniger spezialisierten Formen alle ausgestorben sind. Die Spezialisierung kann also auch neue Möglichkeiten eröffnen.

Die Dollosche Regel der Irreversibilität: Sie trifft, wie bereits erwähnt, für das Größerwerden der Pferde nicht zu; mehrere Male werden die Pferde ausgesprochen kleiner.

Divergenz: Von einer Ahnengruppe entwickeln sich verschiedene Stammlinien in verschiedene Richtung: *Hyracotherium*, untermiozäne Pferde Nordamerika, Unterpliozän. Als Ergebnis dieser divergenten Entwicklung sind im Pliozän dreizehige Laubblattfresser, dreizehige Grasfresser und einzeihige Grasfresser, jede Gruppe wieder mit verschiedenen Untergruppen vorhanden: adaptive Radiation, d. h. verschiedene von einer Ahnengruppe sich ableitende Stammeslinie divergieren und erlangen ganz verschiedene Lebensanpassungen, angeregt durch Veränderung der Umweltbedingungen.

Parallelentwicklung: Eine solche ist zum Beispiel erkennbar zwischen *Plagiolophus* (Mitteleozän – Unteroligozän Europa, Paleotheriidae) und *Merychippus* (Mittelmiozän – Unterpliozän Nordamerika, Equidae). Beide Gruppen leiten sich von *Hyracotherium* ab und entwickeln hochkronige Zähne. Die Evolution besitzt wie bereits oben beschrieben, bei der europäischen Gruppe ein wesentlich rascheres Tempo. Parallelentwicklung bedeutet jedoch niemals vollständige Identität.

Modus der Evolution: Die Stammesgeschichte der Pferde zeigt durchweg eine kontinuierliche Weiterentwicklung durch kleine Schritte, Sprünge sind nirgends erkennbar. Einander folgende Populationen überlappen die vorhergehende, auch wenn das Tempo der Entwicklung groß ist.

Artentwicklung: Zu Beginn des Pleistozäns existierte eine Pferdegruppe, die weit über Europa, Asien und Afrika verbreitet war und der sich die heutigen 6 Arten von *Equus* (*E. caballus*, *hemionus*, *asinus*, *quagga*, *zebra*, *grevyi*) entwickelten, in dem sich die verschiedenen lokalen Populationen durch geringfügige morphologische und sonstige Veränderungen sowie lokaler Anpassungen veränderten, schließlich aufhörten sich zu kreuzen und so zu separaten Arten wurden.

Phyletische Evolution: Bei längerer Dauer geht die Artentwicklung in die transspezifische Evolution über, langsam und kontinuierlich entstehen so die hauptsächlichen Stammlinien. Zahlreiche solcher Stammlinien sind in der Geschichte der Pferde vom Eozän bis Jetzt erkennbar, z. B. *Hyracotherium* (Untereozän Europa, Nordamerika) – *Hypohippus* (Mittelmiozän – Unterpliozän Nordamerika, Unterpliozän Asien).

Quantumrevolution: Hierunter versteht man nach Simpson evolutive rasch erfolgende Änderungen großen Ausmaßes, wobei sich der Zustand einer mit der Umgebung nicht im Gleichgewicht befindlichen Population schnell zu einem Gleichgewicht verschiebt. In dieser Evolutionsart wird der wesentlichste Prozeß zur Bildung der höheren systematischen Kategorien (Familien, Ordnungen, Klassen) erblickt. Veränderungen solch größten Ausmaßes kommen in der Pferdreihe nicht vor, kleinere jedoch wie z. B. der Übergang von den Blatt- zu den Grasfressern stehen zwischen der phyletischen und der Quantumrevolution, eine scharfe Trennung zwischen diesen beiden Evolutionsarten ist nicht immer möglich.

Lophiodontidae

Die Familie ist auf Europa beschränkt (Unter- Obereozän). Nach Fischer (1964) sind in der Geiseltalfauna vertreten: *Lophiodon tapirotherium*, *cuvieri* und *buch-sowillanum*. Weiteres umfangreiches und ausgezeichnetes Material ist noch in Untersuchung begriffen. Die faunistischen Beziehungen zu Westeuropa sind eng. *L. tapirotherium* ist fast durch das ganze Braunkohlenprofil zu verfolgen und läßt von Liegenden zum Hangenden eine kontinuierliche Größensteigerung erkennen. Savage, Russell und Louis (1966) leiten *Lophiodon* von *Homogalax*, dem „Prototyp aller Ceratomorphen“ ab (Abb. 39).

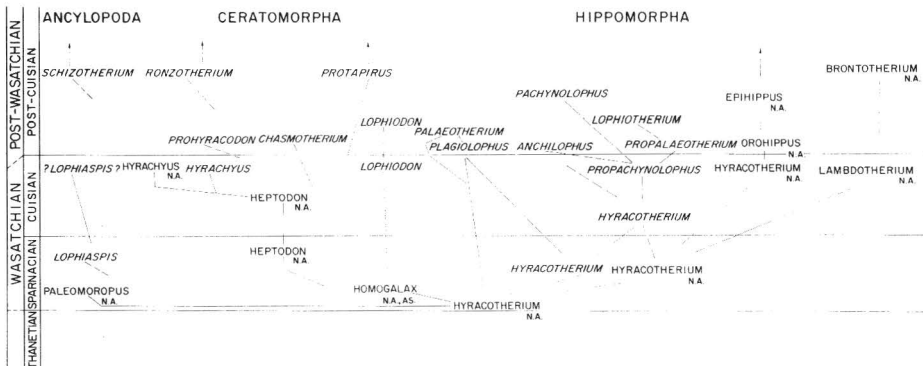


Abb. 39. Die stammesgeschichtlichen Beziehungen der frühen Vertreter der Perissodactylen nach Savage, Russell und Louis (1966). Schräge Buchstaben: in Europa vertreten

Artiodactyla

Die bis jetzt beschriebenen Geiseltalformen gehören zu den Anthracotheriiden und zwar sind die Gattungen *Rhagatherium*, *Haplobunodon* und *Anthracobunodon* vertreten. Das Evolutionszentrum der Familie liegt vermutlich in Asien, wo diese Tiere wärmere Gebiete bevorzugten. Es sind primitive Artiodactylen von schweineähnlicher Gestalt und im wesentlichen in der Alten Welt verbreitet. Sie führten ein amphibisches Leben und waren charakteristische Vertreter eurasiatischer Sumpffauen. Ihre Geschichte beginnen sie im Eozän mit 7 europäischen und 6 asiatischen Gattungen. Im Oligozän erleben sie ihre Blütezeit unter Entwicklung großer Formen. Zu dieser Zeit wandern sie auch nach Nordamerika. Die Familie stirbt im Pleistozän aus. Vermutlich im Obermiozän entwickeln sich aus diesen Formen die Flußpferde (Abb. 40 und 41).

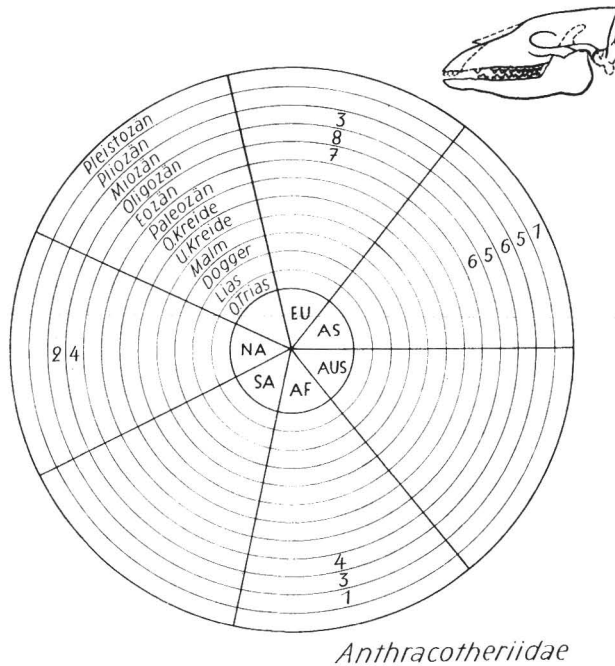


Abb. 40. Paläogeographische Verbreitung der Anthracotheriidae. S. Legende Abb. 3

Rodentia

Die Nagerfauna des Geiseltales ist noch in Untersuchung begriffen. Bekannt ist zur Zeit nur *Ailuravus picteti* Rüttimeyer 1891 (= *Megachiromyoides schlüteri* Weigelt), von Wood (1962) zu den Paramyidae inc. sed. gestellt, da sich die Gattung auf *Paramys*-artige Vorfahren zurückführen läßt. Sie bildet nach Wood zusammen mit *Maurimontia* Stehlin und Schaub 1951 (Obereozän Frankreich) eine eigene europäische Stammlinie der eozänen Paramyiden mit parallelen Trends zu den wenig später erscheinenden Prosciurinen, die zu Beginn des Oligozäns in Europa erscheinen. Die Familie beginnt im Oberpaläozän Nordamerikas mit *Paramys*. Übergangsformen zu den Ahnen, die in Protoinsectivoren zu suchen sind, fehlen. Zahlreiche Parallelentwicklungen lassen die systematische Gruppierung oftmals schwierig erscheinen. Gebiß, Masseter, Mandibel usw. haben eine sehr unterschiedliche systematische und phylogenetische Deutung erfahren (Abb. 42).

Primates

Bei keiner anderen Säugerordnung bestehen so große Unterschiede zwischen den Anfangs- und Endformen. Fossile Primaten sind, da meist Baumbewohner der Tropen, selten. Die Primaten leiten sich von kreidezeitlichen Leptictiden-ähnlichen Insectivoren ab (McKenna 1963). Die ältesten Formen erscheinen mit Mittelpaläozän. Van Valen und Sloan haben 1965 auf Grund von 7 isolierten Zähnen die Gattung *Purgatorius* mit 2 Arten aufgestellt; die Funde wurden in oberkreide und

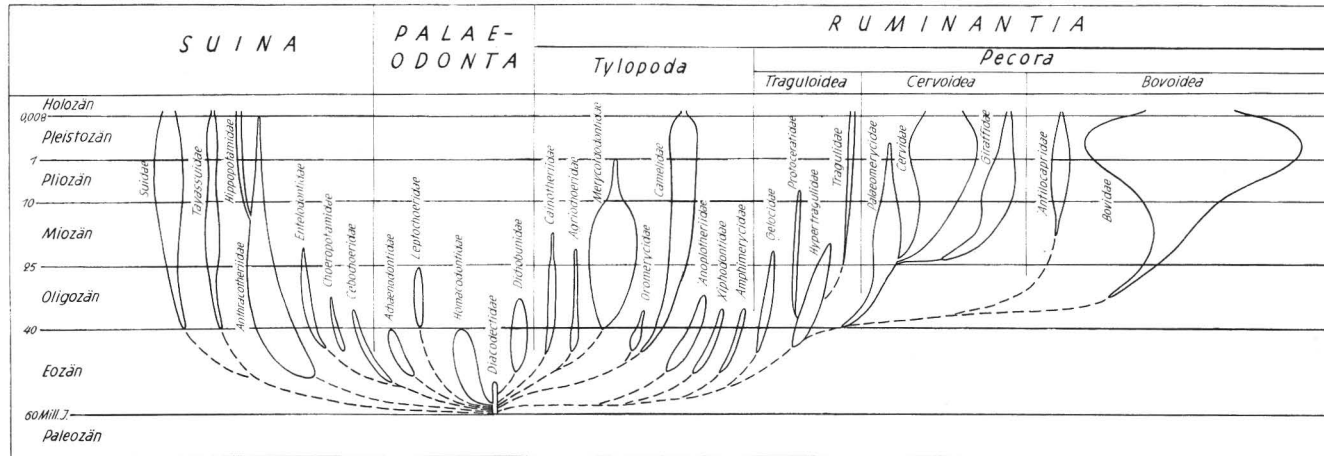


Abb. 41. Die Stammesgeschichte der Artiodactyla, in Anlehnung an Romer (1966); quantitative Darstellung (Zahl der Gattungen) nach Matthes

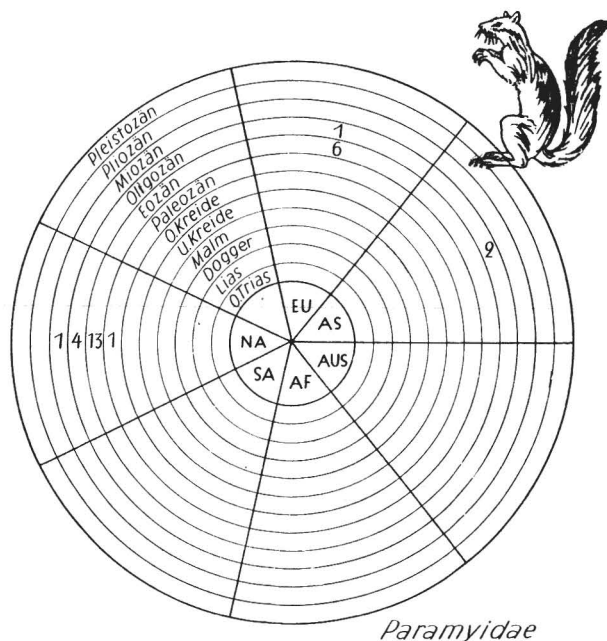


Abb. 42. Paläogeographische Verbreitung der Paramyidae. S. Legende Abb. 3

unterpaleozänen Schichten von Montana gemacht. Die Gattung wurde zu den Paromyidae gestellt und wäre die bisher älteste Primatengattung. Obgleich durchaus möglich, erscheint bei der großen systematischen Unsicherheit innerhalb der Plesiadapoidea und ihrer Ahnen zunächst noch etwas Zurückhaltung geboten bis vollständigeres Material gefunden wird; die Zuordnung von *Purgatorius* zu den Paromyidae wird von Szalay (1968) mit einem ? versehen. Van Valen (1966) hält es für möglich, daß sich die Primaten von den Ahnen der Arctocyoniden ableiten. Szalay nimmt 1968 3 mögliche Oberkreide-Ahnengruppen an: a) unbekannte Leptictiden-Stämme, b) unbekannte Erinaceoiden-Stämme oder c) primitive Condylarthren. Der Nahrungswechsel von hauptsächlich insectivor zu hauptsächlich herbi- oder frugivor ist für die erste Radiation der Primaten bestimmend. Damit ging ein Wechsel der Zahnkronenmorphologie Hand in Hand: Die Höcker verloren an Höhe und wurden dicker, das Trigonid wurde entsprechend niedriger.

In den letzten Jahren sind eine Reihe von systematischen Umstellungen innerhalb der Primaten erfolgt. Es soll im nachfolgendem versucht werden, einen Überblick über den gegenwärtigen Stand zu geben.

Die Anagalidae (Oligozän Ostasien) wurden aus der Ordnung der Primaten herausgelöst, Romer stellt sie 1966 zu den Leptictioidea/Insectivora. McKenna hatte 1963 ihre Verwandtschaft mit den Tupaioiden verneint und sie wie bereits Bohlin (1951) als primitive Eutheria inc. sed. betrachtet.

Die Apatemyidae (Mittelpaleozän- Mitteloligozän Nordamerika, Untereozän- Unteroligozän Europa) sind bereits 1949 von Hürzeler aus den Primaten herausge-

löst und zu den Insectivoren gestellt worden. Ohne Zweifel sind sie aber mit Primaten nah verwandt. Ihre Abstammung von Leptictoiden wird von McKenna (1966) angenommen.

Tupaiaidae (Jetzt): Für Primaten sprechen: Großhirn (olfaktorische Region klein), Postorbitalspange, Mittelohr wie bei den Lemuren gebaut, Opponierbarkeit von Pollex und Hallux.

Für Insectivoren sprechen: Krallen und keine Nägel (erstere aber auch bei Plesiadapiden, 3 Schneidezähne (Primaten 2), Molaren primitiv.

Die Ähnlichkeit mit den Primaten deutet van Valen (1965) als Konvergenz. Romer (1966) und McKenna (1966) stellen die Tupaiiden zu den Insectivoren (Leptictioidea). Der Verfasser ist der Ansicht, daß die Tupaiiden als primitive Primaten zu betrachten sind, da die oben angeführten morphologischen Merkmale überwiegend dafür sprechen.

Plesiadapidae: (Mittelpaleozän – Untereozän Nordamerika, Oberpaleozän – Untereozän Europa). Gespaltene Krallen, Postorbitalspange fehlt, Ohrregion zeigt mancherlei Anklänge an Lorisiden und Tarsioiden, diprotodont (Konvergenz zu den Marsupialiern). Bezahnung und Gehörorgan sprechen für echte Primaten. McKenna leitet sie 1966 von den Leptictioidea ab.

Carpolestidae: (Mittelpaleozän – Untereozän Nordamerika, Oberpaleozän Europa). Diprotodont, vergrößerte untere Prämolaren (Konvergenz zu Marsupialia und Multituberculata).

Paromomyidae: (= Phenacolemuridae, Mittelpaleozän – Untereozän Nordamerika). Sehr große Schneidezähne, M. masseter und M. pterygoideus groß, fortgeschritten diprotodont.

Picrodontidae: (Mittel- Oberpaleozän Nordamerika). Sie umfassen nach Szalay (1968) die Gattungen *Picrodus* und *Zanycteris* und werden zugleich als Überfamilie Picrodontoidea (Simpson 1937) betrachtet. Die Ahnen sind in frühen Primaten, wohl den Phenacolemuriden zu suchen (Szalay), aus denen sie durch rasche Evolution und Differentiation entstanden sind.

Lemuroidea: Wegen des vielfachen Mangels an Fossilien sind bei dieser Gruppe noch viele Fragen ungeklärt, so z. B. die Abstammung der Lemuriden von den Adapiden und die der Lorisiden. Fundlücken bestehen vor allem im Oligozän und Pleistozän. Im Paläogen sind die Lemuroidea auf der Nordhemisphäre und in Afrika verbreitet, von wo sie auch nach Madagaskar gelangten und hier eine neue Evolution unter Isolationsbedingungen erfuhren, ähnlich wie die Marsupialier in Australien.

Adapidae: (Untereozän ?, Mitteleozän – Obereozän Europa, Unter- Mitteleozän Nordamerika; Obereozän Ostasien). Sie bilden eine primitive Gruppe. Kennzeichnend sind große Schädel mit kleinen Orbitae, eine knöcherne Postorbitalspange und typische Kletterfüße sind vorhanden. Das Gehirn ist ausgezeichnet bekannt. Aus dem Geiseltal gehören hierzu:

Adapis minimus Heller

Protoadapis klatti (Weigelt 1933) (= *Europolemur klatti* Weigelt
= *Megatarsius abeli* Weigelt)

Tarsiidae: Die Familie nimmt mit den Omomyiden und Anaptomorphiden eine Zwischenstellung zwischen den Lemuroiden und Anthropoiden ein; auch die Struktur der Placenta weist darauf hin. Aus dem Geiseltal sind hierher zu stellen:

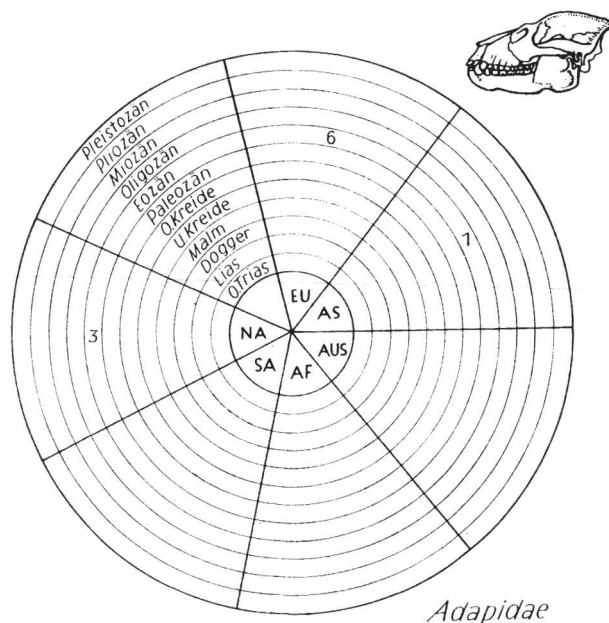


Abb. 43. Paläogeographische Verbreitung der Adapidae. S. Legende Abb. 3

Nannopithecus raabi (Heller 1930) (= *Pseudoloris abderhaldeni* Weigelt
= *Necrolemur raabi* Heller)

Anthropoidea: Fossile Pongiden- und Hominiden-Ahnen sind im Geiseltal noch nicht gefunden worden, wären aber möglich.

Romer schlägt 1966 für die Primaten folgende Klassifizierung in 5 Unterordnungen vor:

1. U. O. Plesiadapoidea
2. U. O. Lemuroidea
3. U. O. Tarsioidea
4. U. O. Platyrrhini
5. U. O. Catarrhini

Den Namen „Anthropoidea“ hält Romer für ungünstig, weil er in verschiedenem Sinne gebraucht wird und südamerikanische und Altwelt Formen hierbei zu einer Unterordnung zusammengefaßt werden. Diese gemeinsame Ahnenschaft sei höchst unwahrscheinlich, da keiner der Altweltaffen jemals die westliche Hemisphäre erreicht habe und die nordamerikanischen Primaten, die ohne Zweifel die Ahnen der südamerikanischen sind, sich nicht über das tarsioide Stadium hinaus entwickelt haben. Alt- und Neuweltaffen würden also 2 unabhängige Stammlinien darstellen. Verf. kann sich dieser Meinung nicht anschließen und sieht in Neu- und Altweltaffen eine Parallelentwicklung, die doch auf gemeinsame Ahnen schließen läßt. Da bereits oligozäne und miozäne Formen in das System der rezenten eingeordnet werden können, ist eine sehr rasche Entwicklung anzunehmen.

Die Frage der zeitlichen Aufspaltung in Pongiden und Hominiden wird je nach der Beurteilung der morphologischen Merkmale oder Merkmalskomplexe sehr ver-

schieden beantwortet. Die Entwicklung zu Schwingkletterern innerhalb der Pongiden erfolgte entgegen früheren Ansichten erst im Pliozän. Nach dem Bau der Gliedmaßen müßte demnach die Aufspaltung in Pongiden und Hominiden spätestens im Obermiozän erfolgt sein. Nach dem Gebiß zu urteilen ist diese Aufspaltung im Paläogen erfolgt. Das Hirnvolumen, dem man früher eine wesentliche Bedeutung in der Abgrenzung der beiden Familien beimaß, ist ungeeignet, da die Furchung, d. h. die Differenzierung hierbei unberücksichtigt blieb. Die Gestalt des Beckens, Form und Zahl der Lendenwirbel, die Ebene des Hinterhauptloches und das Fußskelett erlauben Schlüsse auf die Bipedie, die als wesentliches Differentiationsmerkmal der Hominiden zu betrachten und ungleich besser geeignet ist als zum Beispiel der Nachweis der Geräteherstellung. Es kommt hinzu, daß unsere Vorfahren zunächst den aufrechten Gang erwarben und erst danach das Gehirn eine raschere Evolution erfuhr.

7. Schluß

Der Mensch gehört zu den Organismen, die sich so rasch fortentwickeln, daß die fossilen Funde vielfach nicht ausreichen, um diese Veränderungen jeweils festzuhalten. Unsere Vorfahren vor 1 Million Jahren, von denen uns die Australopithecinen als ein Seitenzweig eine genügende Vorstellung geben, sind von den heutigen Menschen sehr verschieden. Mit der morphologischen Ausgestaltung des Gehirns ging ein Wechsel der Funktionen der einzelnen Gehirnabschnitte vor sich, insbesondere dem Großhirn wurden mehr Aufgaben gestellt, wobei die zusätzlichen Funktionen oft nur in Koordination und Auswertung bestanden. Besonders bei den Säugern wird das Vorderhirn zum übergeordneten Hirnteil, speziell in dem hier neu entstehenden mehrschichtigem Cortex. Als bedeutende Entwicklung in der Stammesgeschichte des Menschen ist die der Sprachregion innerhalb des Stirnhirns zu bezeichnen, die Sprechen und Denken in abstrakten Worten erlaubte und damit die Voraussetzung zur Erkennung der Gesetze, die die Welt ordnen, schuf. Das Zurückdrängen von Instinkthandlungen und vieles andere gehen damit parallel.

Der Mensch ist in seiner heutigen Gestalt auf Grund der ihm zuteil gewordenen geistigen Begabung in der Lage, die Umwelt selbst zu gestalten und hat so den höchsten Grad der Anagenese (Höherentwicklung) erreicht, obwohl er in einer primär statistisch zufälligen Evolution nicht im voraus eingeplant war. Wir sind nur Teile einer Stammlinie, deren vergangene Angehörige verstreut im Schoß unserer Erde begraben liegen, jenem Schoß, der auch unsere Linie einmal aufnimmt (Abb. 44 und 45).

8. Zusammenfassung

Paläogeographie und Stammesgeschichte der eozänen Wirbeltiere des Geiseltales werden, soweit die Fauna bearbeitet ist, in einer Übersicht in größerem Rahmen dargeboten. Den einzelnen Klassen sind allgemeinere Betrachtungen vorangestellt. Von den Fischen wird *Amia* neu registriert. Die Frösche werden nach den Revisionen von Hecht, Spinar und anderen dargestellt. Von den Vögeln ist außer einem weiteren *Diatryma*-Fund *Saurornis* Fischer 1967 neu. Es wird sich zunächst dem Vorgang von McKenna (1966) angeschlossen, die Amphilemuriden zu den Erinaceoidea zu stellen. Die Systematik der Creodonta wird diskutiert und hier noch der bisherigen Auffassung gefolgt. Die Stammesgeschichte der Pferde wird nach Simpson

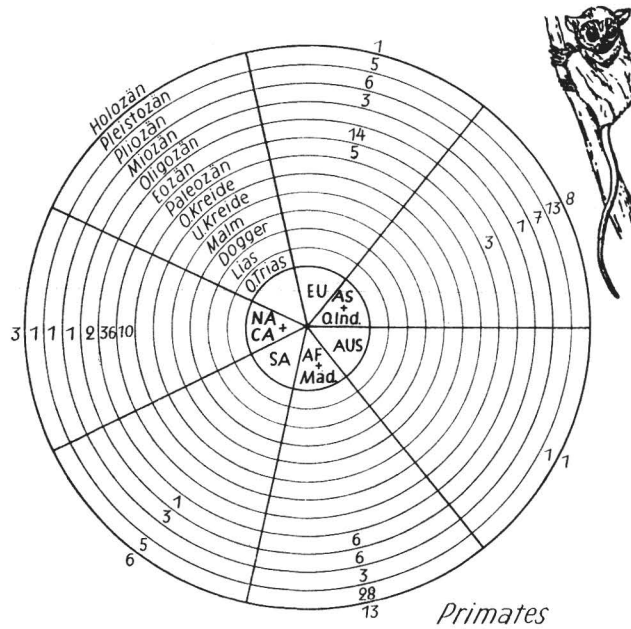


Abb. 44. Paläogeographische Verbreitung der Primaten. S. Legende Abb. 3

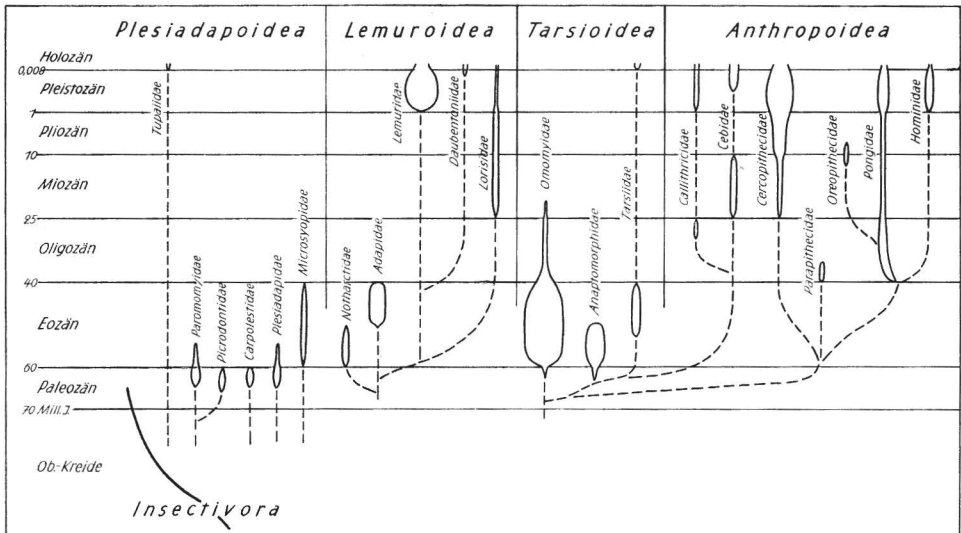


Abb. 45. Versuch einer stammesgeschichtlichen Darstellung der Primaten, der quantitativen Darstellung ist die Zahl der Gattungen zugrunde gelegt

(1951) dargestellt und besonders auf Körpergröße, Gehirnentwicklung, Fußmechanismus, Vorder- und Hinterfußentwicklung, Zahnhöhe, Molarisierung der Zahnkronen eingegangen. Darauf basierend werden einige allgemeine paläontologische Regeln betrachtet. Bei den Primaten wird auf die in den letzten Jahren erfolgten systematischen Änderungen eingegangen und ein stammesgeschichtliches Bild, im wesentlichen nach den neueren amerikanischen Untersuchungen entworfen.

Schrifttum

- Ameghino, F.: Notices préliminaires sur des ongulés nouveaux des terrains crétacés de Patagone. Bol. Acad. Nac. Cien. Cordoba **16** (1901) 349–427.
- Berg, D. E.: Krokodile als Klimazeugen. Geol. Rdsch. **54** (1964) 328–333.
- Berg, D. E.: Nachweis des Riesenlaufvogels *Diatryma* im Eozän von Messel bei Darmstadt. Notizbl. Hess. L.-A. Bodenforsch. Wiesbaden **93** (1965) 68–72.
- Berg, D. E.: Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt Hessen. Abh. Hess. L.-A. Bodenforsch. Wiesbaden **52** (1966) 1–105.
- Berg, L. S.: System der rezenten und frühen Fischartigen und Fische. Berlin 1958.
- Bohlin, B.: Some mammalian remains from Shih-ehr-mach'eng, Hui-hui-p'u area, western Kansu. In: Hedin, S. Reports from the scientific Expedition to the north-western provinces of China. Vertebrate Palaeontology **6** (1951) 9–47.
- Butler, P. M.: Molarisation of the premolars in the Perissodactyla. Proc. Zool. Soc. London **121** (1952) 819–843.
- Butler, P. M.: The milk-molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. Proc. Zool. Soc. London **121** (1952) 777–817.
- Cope, E. D.: On the supposed Carnivora of the Eocene of the Rocky Mountains Proc. Acad. Sci. Philadelphia **27** (1875) 444–448.
- Edinger, T.: Evolution of the horse brain. Mem. geol. Soc. Amer. **25** (1948) 1–177.
- Edinger, T.: Objects et résultats de la Paléoneurologie. Ann. Paléont. **42** (1956) 95–116.
- Edinger, T.: Recent advances in Paleoneurology. Progress in Brain Res. **6** (1964) 147–160.
- Edinger, T.: Midbrain exposure and overlap in mammals. Amer. Zoologist **4** (1964) 5–19.
- Fischer, K.-H.: Der Riesenlaufvogel *Diatryma* aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. Hallesches Jb. mitteldt. Erdgesch. **4** (1962) 26–33.
- Fischer, K.-H.: Die tapiroiden Perissodactylen aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. Geologie **13**, Beih. 45 (1964) 1–101.
- Fischer, K.-H.: Ein neuer Großlaufvogel aus dem Eozän des Geiseltales bei Halle (Saale). Ber. dtsh. Ges. Geol. Wiss. A. Geol. Paläont. **12** (1967) 601–605.
- Gazin, C. L.: A review of the Middle und Upper Eocene Primates of North America. Smith. Misc. Coll. **136** (1958) 1–112.
- Gregory, W. K.: Pareiasaurs versus placodonts as near ancestors of the turtles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **86** (1946) 281–326.
- Gregory, W. K.: Evolution emerging. New York 1951.
- Gross, W.: Polyphyletische Stämme im System der Wirbeltiere? Zool. Anz. **173** (1964) 1–22.
- Heberer, G.: Ist die Hominisation ein adaptiv-selektiver oder ein orthogenetischer Prozess? Natur-wiss. Rdsch. **11** (1959) 414–419.
- Hecht, M. K.: A reevaluation of the early history of the Frogs I, II. I: Syst. Zool. **11** (1962) 39–44. II: Syst. Zool. **12** (1963) 20–35.
- Heller, F.: *Anthracobunodon weigelti* n. gen. et nov. sp., ein Artiodactyle aus dem Mitteleozän des Geiseltales bei Halle an der Saale. Paläont. Z. **16** (1934) 247–263.
- Heller, F.: Fledermäuse aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle an der Saale. Nova Acta Leopoldina, N. F. **2** (1935) 301–314.
- Heller, F.: Neue Beuteltierreste aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle (Saale), Nova Acta Leopoldina, N. F. **4** (1936) 311–316.

- Herre, W.: Die Schwanzlurche der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluß der fossilen Formen. *Zoologica* **87** (1935) 1–85.
- Hill, W. C. O.: Primates, comparative anatomy and taxonomy. I. Strepsirhini. Edinburgh 1953.
- II. Haplorhini: Tarsiidea. Edinburgh 1955.
- Hofer, H.: Über das gegenwärtige Bild der Evolution der Beuteltiere. *Zool. Hb. Anat. Ontog.* **73** (1952) 365–437.
- Hoffstetter, R.: A contribution to the classification of Snakes. *Copeia* **1** (1968) 201–213.
- Hummel, K.: Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina*, N. F. **2** (1935) 457–483.
- Hürzeler, J.: Über die europäischen Apatemyiden. *Eclog. geol. Helv.* **42** (1949) 485.
- Hürzeler, J.: Quelques réflexions sur l'histoire des Anthropomorphes (Problèmes actuels de Paléontologie). *Coll. Int. CNRS* 1961 (1962) 441–450.
- Hürzeler, J.: Questions et réflexions sur l'histoire des Anthropomorphes. *Ann. Paléont. Vert.* **54** (1968) 195–233.
- Huxley, J. S.: Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades. *Systematic of to-day* Uppsala Univ. Arsskr. (1958) 21–39.
- Jaeger, J.-J.: Révision de la Faune de Mammifères du Lutétien de Bouxwiller (Bas-Rhin). *Mém. obtension dipl. d'études sup.* Strasbourg 1967.
- Jarvik, E.: Die Rasselzunge der Cyclostomen und die pentadactyle Extremität der Tetrapoden als Beweis für monophyletische Herkunft. *Zool. Anz.* **175** (1965) 101–143.
- Kretzoi, M.: *Kobicitis centenii* n. g. n. sp., ein altertümlicher Credonte aus dem Oberoligozän Siebenbürgens. *Földt. Közl.* **73** (1943) 190–195.
- Kretzoi, M.: Bemerkungen über das Raubtiersystem. *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hungarici* **38** (1945) 59–83.
- Kuhn, O.: Die Crocodilia aus dem Mitteleozän des Geiseltales bei Halle. *Nova Acta Leopoldina* N. F. **6** (1939) 313–329.
- Kuhn, O.: Die Schlangen (Boidae) aus dem Mittel-Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina*, N. F. **7** (1939) 119–133.
- Kuhn, O.: Die Placosauriden und Anguinen aus dem mittleren Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina*, N. F. **8** (1940) 461–486.
- Kuhn, O.: Umfangreiche Polyphyly der Amphibien und Reptilien. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* (1964) 169–176.
- Kuhn, O.: Die Amphibien, System und Stammesgeschichte. *Krailing* 1965.
- Kuhn, O.: Die Großgliederung der Amphibien und Reptilien. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* (1968) 513–521.
- Kuhn-Schnyder, E.: Geschichte der Wirbeltiere. Basel 1953.
- Kuhn-Schnyder, E.: Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung. *Inn: Heberer, G.: Evolution der Organismen.* Stuttgart 1968.
- Lamprecht, K.: *Palaeotis weigelti* n. g. n. sp., eine fossile Trappe aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. *Jb. Hall. Verb. Erforschg. mitteldtsch. Bodenschätze*, N. F. **7** (1928) 1–11.
- Lamprecht, K.: Drei neue Vogelformen aus dem Lutétien des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina*, N. F. **3** (1935) 361–367.
- Lamprecht, K.: Handbuch der Paläornithologie. Berlin 1933.
- MacIntyre, G. T.: The Miacididae Part 1. The Systematics of *Ictidopappus* and *Protictis*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **131** (1966) 115–210.
- McKenna, M. C.: Fossil mammalia from the early Wasatchian Four Mile Fauna, Eocene of Northwest Colorado. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* **37** (1960) 1–164.
- McKenna, M. C.: New evidence against Tupaioid affinities of the mammalian family Anagalidae. *Amer. Mus., Nov.*, Nr. 2158 (1963) 1–16.
- McKenna, M. C.: Primitive paleocene and cocene Apatemyidae and the primate – insectivore boundary. *Amer. Mus., Nov.*, Nr. 2160 (1963) 1–39.
- McKenna, M. C.: The early tertiary Primates and their ancestors. *Proc. XVI. Int. Congr. Zool.* (1963) 69–74.

- McKenna, M. C.: Paleontology and the origin of the Primates. *Folia Primatologica* **4** (1966) 1–25.
- McKenna, M. C.: Classification, range and development of the Prosimian Primates (Problèmes actuels de Paléontologie). Coll. Int. CNRS, Nr. 163 (1967) 603–610.
- Matthes, H. W.: Die Creodontier aus der mittelezänen Braunkohle des Geiseltales. *Hallesches Jb. mitteldt. Erdgesch.* **I** (1952) 201–240.
- Matthes, H. W.: Beiträge zur Kenntnis der Hyaenodontidae. *Paläont. Z.* **28** (1954) 45–55.
- Matthes, H. W.: Die mittelezäne Säugerfauna des Geiseltales und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen. *Wiss. Z. Univ. Halle Math. Nat.* **7** (1958) 37–62.
- Matthes, H. W.: Verbreitung der Säugetiere in der Vorzeit. *Hb. der Zoologie* **8**, Berlin 1962.
- Matthes, H. W.: Die Säuger aus dem Eozän des Geiseltales und ihre paläobiogeographischen Beziehungen. *Hallesches Jb. mitteldtsch. Erdgesch.* **4** (1962) 9–25.
- Matthes, H. W.: Neue Ergebnisse der Ausgrabungen des Geologisch-Paläontologischen Institutes im Eozän des Geiseltales. *Hercynia*, N. F. (1963) 1–15.
- Matthes, H. W.: Aus der Geschichte der Tiere. *Beitr. z. Abstammungslehre* **I**, Berlin 1966.
- Matthes, H. W.: Erstmaliger Nachweis eines Vertreters der Oxyaeninae Trouessart 1885 in Europa. *Geologie* **16** (1967) 452–456.
- Matthes, H. W.: Eine neue Creodontier-Art aus der eozänen Geiseltalfauna. *Ber. dtsh. Ges. Geol. Wiss. A* **12** (1967) 659–665.
- Matthes, H. W.: Ein neuer Creodontier: *Prodissopsalis theriodis* van Valen 1965 aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. *Hallesches Jb. mitteldtsch. Erdgesch.* **8** (1967) 7–11.
- Matthew, W. D.: The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, middle Eocene. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.* **9** (1909) 291–567.
- Matthew, W. D.: A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part. I. Order Ferae (Carnivora), suborder Creodonta. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **34** (1915) 4–103.
- Napier, J. R.: The evolution of bipedal walking in the Hominids. *Arch. Biol. Liège, Suppl.* **75** (1964) 673–708.
- Nöth, L.: *Eolacerta robusta* n. g. n. sp. ein Lacertilier aus dem mittleren Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina*, N. F. **8** (1940) 439–460.
- Olson, E. C.: The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. *Fieldiana, Geol.* **7** (1947) 2–53.
- Parsons, T. S., und E. E. Williams: The relationships of modern Amphibia: a reexamination. *Quart. Rev. Biol.* **38** (1963) 26–53.
- Patterson, B.: The fossil elephant shrews (family Macroscelididae). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* **133** (1965) 295–335.
- Radinsky, L. B.: The adaptive radiation of the phenacodontid Condylarths and the origin of the Perissodactyla. *Evolution* **20** (1966) 408–417.
- Rensch, B.: Gerichtete Entwicklung in der Stammesgeschichte. *Nova Acta Leopoldina*, N. F. **21** (1959) 101–115.
- Revilliod, P.: Fledermäuse aus der Braunkohle von Messel bei Darmstadt. *Abh. großherz. Hess. geol. L.-A.* **7** (1917) 158–196.
- Romer, A. S.: *Vertebrate Paleontology*. Chicago 1966.
- Romer, A. S.: Early reptilian evolution re-viewed. *Evolution* **21** (1967) 821–833.
- Russel, L. S.: Evidence of tooth structure on the relationships of the early groups of Carnivora. *Evolution* **8** (1954) 166–171.
- Russel, D. E.: Les Mammifères Paléocène d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. N. S.* (13) (1964) 1–324.
- Russel, D. E., und D. Sigogneau: Etude de moulages endocraniens de mammifères paléocène. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Ser. c* **16** (1965) 1–36.
- Russel, D. E., P. Louis und D. E. Savage: Primates of the French Early Eocene. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* **73** (1967) 1–46.
- Saban, R.: Phylogenie des Insectivores. *Bull. Mus. Hist., Nat. Ser.* **2**, **26** (1954) 419–432.
- Saban, R.: Insectivora. In: Piveteau, J. *Traité de Paléontologie* **VI**. Paris 1958.
- Savage, R. J. G.: Fossil mammals of Africa: The miocene Carnivora of East Africa. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol.* **10** (1965) 239–316.

- Savage, D. E., D. E. Russel und P. Louis: European eocene Equidae. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. **56** (1965) 1–54.
- Savage, D. E., D. E. Russel und P. Louis: Ceratomorpha and Ancylopoda from the Lower Eocene Paris Basin, France, Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. **66** (1966) 1–38.
- Sill, W. D.: *Proterochampsia barrionuevoi* an the early evolution of the Crocodilia. Bull. Mus. Comp. Zool. **135** (1967) 415–446.
- Simons, E. L.: New fossil Primates: A review of the past decade. Amer. Scientist **48** (1960) 179–192.
- Simons, E. L.: A new eocene Primate genus, *Cantius* and a revision of some allied European Lemuroids. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol. **7** (1962) 1–36.
- Simons, E. L.: New fossil Primates: A review of the past decade. Amer. Scientist **48** (1960) 179–192.
- Simons, E. L.: Fossil Primates and the evolution of some Primates locomotor systems. Amer. J. Phys. Anthropol. **26** (1967) 241–253. RDGORDGORDG
- Simons, E. L.: The significance of Primate Paleontology for Anthropological studies. Amer. J. Anthropol. **27** (1967) 307–332.
- Simpson, G. G.: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85** (1945) 1–350.
- Simpson, G. G.: Horses. New York 1951.
- Simpson, G. G.: The Phenacolemuridae, new family of early primates. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. (1955) 417–441.
- Spinar, Z.: Revision of some Moravian Discosauriscidae. Roz. Ustr. Ust. Geol. **15** (1952) 1–159.
- Spinar, Z.: Some further results of the study of Tertiary frogs in Czechoslovakia. Cas. Min. Geol. **11** (1966) 431–440.
- Spinar, Z.: Neue Ergebnisse über den stratigraphischen Bereich der Familie Palaeobatrachidae Cope 1865. Vestnik ustr. ust. Geol. Roz. **42** (1967) 217–218.
- Stehlin H. G., und S. Schaub: Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. Schweiz. Pal. Abh. **67** (1951) 1–385.
- Szalay, F. S.: The Picrodontidae, a family of early Primates. Amer. Mus., Nov., Nr. 2329 (1968) 1–55.
- Szalay, F. S.: The beginnings of Primates. Evolution **22** (1968) 19–36.
- Tattersall, I.: Am mandible of *Indraloris* (Lorisidae) from the miocene of India. Postilla peabody Mus. Yale Univ., Nr. 123 (1968) 1–10.
- Thaler, L.: Les rongeurs fossils du Bas-Lanquedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. C **17** (1966) 1–295.
- Tobien, H.: Über die Funktion der Seitenzahlen tridactyler Equiden. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **96** (1952) 137–172.
- Tobien, H.: Nagerreste aus dem Mitteleozän von Messel bei Darmstadt. Notizbl. Hess. L.-A. Bodenforschg. **82** (1954) 13–29.
- Tobien, H.: Zur Geschichte der pferdeartigen Unpaarhufer im Tertiär Europas. Z. dtsch. geol. Ges. **112** (1960) 580–581.
- Tobien, H.: Insectivoren aus dem Mitteleozän (Lutetium) von Messel bei Darmstadt. Notizbl. Hess. L.-A. Bodenforschg. **90** (1962) 7–47.
- Tobien, H.: Das biostratigraphische Alter der mitteleozänen fossilen Fundstätte Messel bei Darmstadt. Notizbl. Hess. L.-A. Bodenforschg. **96** (1968) 111–119.
- Van Valen, L.: Paroxyclaenidae, an extinct family of eurasian mammals. J. Mammalogy **46** (1965) 388–397.
- Van Valen, L.: Some European Proviverrini. Palaeontology **8** (1965) 638–665.
- Van Valen, L.: Treeshrews, Primates and Fossils. Evolution **19** (1965) 137–151.
- Van Valen, L.: Deltatheridia, a new order of mammals. Bull. Amer. Nat. Hist. **132** (1966) 1–126.
- Van Valen, L.: New. palocene insectivores and insectivore classification. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **135** (1967) 217–284.
- Van Valen, L., und J. S. Mellett: Familial position of *Oxyaenoides* (Mammalia: Deltatheridia). J. Palaont. **42** (1968) 1302.

H. W. Matthes: Zur Paläogeographie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere... 249

- Vergnaud-Grazzini, C.: Les Amphibiens de Miocène de Beni-Mellal. Notes du Serv. géol. Maroc **27** (1966) 43–72.
- Voigt, E.: Die Fische der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales mit besonderer Berücksichtigung der erhaltenen Weichteile. Nova Acta Leopoldina, N. F. **2** (1934) 21–146.
- Weigelt, J.: Neue Primaten aus der mitteleozänen (Oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales. Nova Acta Leopoldina, N. F. **1** (1933) 97–156.
- Weitzel, K.: Neue Wirbeltiere (Rodentia, Insectivora, Testudinata) aus dem Mitteleozän von Messel bei Darmstadt. Abh. Senck. Naturf. Ges. **480** (1949) 1–24.
- Wood, A. E.: The early Tertiary rodents of the family Paramyidae. Trans. Amer. phil. Soc., N. S. **52** (1962) 1–261.
- Zimmermann-Rollius, S.: Beiträge zur Schildkrötenfauna der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. Hercynia, N. F. **4** (1967) 83–104.

Prof. Dr. H. W. Matthes,
DDR-402 H a l l e (Saale), Domstraße 5

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hercynia](#)

Jahr/Year: 1970

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Matthes Horst Werner

Artikel/Article: [Zur Paläogeographie und Stammesgeschichte der eozänen Wirbeltiere des Geiseltales 199-249](#)