

(Aus dem Forschungsinstitut für Lebensgeschichte in Salzburg.)

Die ursprünglichen Lebensräume der Primatenstämme.

Von
Othenio Abel (Wien).

Geschichtliches.

Seitdem man sich bemüht, mit wissenschaftlichen Methoden an die Lösung des Problems von der Entstehung und Herkunft des Menschen und seiner nächsten Verwandten heranzugehen, und seitdem man sich nicht mehr damit begnügt, als Antwort auf diese uralten Menschheitsfragen, den abenteuerlichen Mythen von der Erschaffung des Menschen ein wissenschaftliches Mäntelchen umzuhängen, um die Zweifel an der Wahrheit dieser Mythen aus den Kindheitstagen der Kulturmenschen zu beseitigen, ist dieses Problem in sehr verschiedener Form beantwortet worden.

Kaum ein Teil der Erdoberfläche ist bisher von der Ehre verschont geblieben, als die Urheimat des Menschengeschlechtes bezeichnet zu werden. Zumeist hat man sie, wenigstens im europäischen Kulturkreise, seitdem dieser durch die jüdische und später durch die christliche Mythologie und Theologie beeinflusst worden ist, in Ostindien, im Gebiete südlich des Himalaya, gesucht; man hat sie nicht nur in Hindostan, sondern auch im Sudan vermutet, hat gemeint, daß Nordafrika die Wiege des Menschengeschlechtes war, und als der Fund des Schädels des *Australopithecus africanus* in einer fossilführenden Felsspalte bei Taungs im Betschuanaland geglückt war, hat man eine Hypothese aufgestellt, nach der Südafrika die Geburtsstätte der Hominiden gewesen sein soll. Früher schon hatte man — und hier spielten besonders nationalpolitische Gründe eine Rolle — Südamerika die Ehre antun wollen, als die Urheimat des Menschengeschlechtes zu gelten, wofür besonders FLORENTINO AMEGHINO eingetreten ist. War auch Australien stark abseits gelegen, so ist es doch, besonders von HERMANN KLAATSCH vor etwa vierzig Jahren, allen Ernstes als die Urheimat der Menschen betrachtet worden und KLAATSCH hat diese Hypothese längere Zeit hindurch mit allen möglichen Argu-

menten zu verteidigen gesucht, zumal der Fund des berühmten *Pithecanthropus erectus* im Quartär von Java diese Vermutung zu stützen schien. Noch früher hatte man zu der Hypothese Zuflucht genommen, daß die Primaten und mit ihnen die Menschenaffen auf einem heute versunkenen Kontinent „Lemurien“ zwischen Afrika und Ostindien entstanden seien, von dem aus sich einzelne Faunentrümmer auf die Insel Madagaskar gerettet hätten. Dieser Kontinent „Lemuria“, nach den Halbaffen oder Lemuren Madagaskars benannt, hat sich als vermeintliche Urheimat des Menschengeschlechtes am längsten in der wissenschaftlichen Literatur behauptet. Aber auch Europa ist, besonders in einer noch nicht weit zurückliegenden Zeit, als die Urheimat des Menschen angesprochen worden, und zwar nicht nur Südeuropa, sondern auch Mitteleuropa, sogar Nordeuropa, und es mag ferner an den Versuch von LUDWIG WILSER erinnert werden, die Entstehung und Urheimat des Menschen aus dem Tropengürtel in den größtenteils von Eis oder vom Meere bedeckten Nordteil der Alten Welt zu verlegen, ein Versuch, den schon MORITZ WAGNER vor vielen Jahrzehnten unternommen hatte, ohne sich mit dieser Antwort auf das uralte Problem und die Frage nach unserer Urheimat durchsetzen zu können.

DARWIN hatte mit Rücksicht auf das Vorhandensein der beiden uns am nächsten verwandten Menschenaffen, des Schimpansen und des Gorilla in der heutigen Tierwelt des tropischen Afrika, wahrscheinlich zu machen versucht, daß Afrika unsere Urheimat gewesen ist. Es ist gewiß von Interesse, sich die Worte ins Gedächtnis zurückzurufen, mit denen einer der gewissenhaftesten und in seiner Ausdrucksweise vorsichtigsten und zurückhaltendsten Biologen, wie es DARWIN war, diese Hypothese ausgesprochen hat:

„Wir werden darauf geführt zu untersuchen, wo die Geburtsstätte des Menschen gewesen ist, d. h. auf derjenigen Stufe seiner Deszendenzreihe, wo unsere Urerzeuger von dem Stamme der Catarrhinen sich abzweigten. Die Tatsache, daß sie zu diesem Stamme gehörten, zeigt ganz entschieden, daß sie die alte Welt bewohnten, aber weder Australien noch irgendeine ozeanische Insel, wie wir aus den Gesetzen der geographischen Verbreitung schließen können. In jeder großen Region der Erde sind die dort lebenden Säugetiere nahe mit den ausgestorbenen Arten derselben Region verwandt. Es ist daher wahrscheinlich, daß Afrika früher von jetzt ausgestorbenen Affen bewohnt wurde, welche dem Gorilla und dem Schimpansen nahe verwandt waren; und da diese beiden Species jetzt die nächsten Verwandten des Menschen sind, so ist es noch etwas wahrscheinlicher, daß unsere frühen Urerzeuger auf dem afrikanischen Festland lebten. Es ist aber ganz unnütz, über diesen Gegenstand Spekulationen anzustellen; denn zwei oder drei anthropomorphe Affen, einer fast so groß wie der Mensch, nämlich der *Dryopi-*

thecus... existierten in Europa während der Miozänperiode, und seit dieser so entfernt liegenden Periode hat die Erde sicher viele große Revolutionen erfahren und es ist auch hinreichende Zeit für Wanderungen im größten Maßstabe vergangen.“

DARWIN war davon überzeugt, daß es ein warmes Land gewesen sein muß, in dem der Mensch entstand, und hat dies im weiteren Verlaufe seiner Ausführungen nachdrücklich betont.

Seitdem ERNST HÆCKEL in seiner 1874 zuerst erschienenen „Anthropogenie“ die Hypothese aufgestellt hat, daß der Mensch während der Diluvialzeit in der heißen Zone der alten Welt entstanden sein müsse, entweder auf dem Festlande des tropischen Afrika oder in Asien oder auf dem vermeintlich unter den Spiegel des Indischen Ozeans versunkenen Kontinent Lemurien, der von Ostafrika bis nach Ostasien gereicht haben soll, so daß noch Hinterindien und die Sundainseln zu ihm gehörten, ist immer wieder auf diese Hypothese zurückgegriffen worden, bis durch die sorgfältigen Untersuchungen verschiedener Paläozoologen die Wahrscheinlichkeit immer größer wurde, daß die Urheimat des Menschengeschlechtes zwar unbedingt in der Alten Welt zu suchen sei, aber weder in Europa noch in Afrika noch in Australien und auch nicht in Ostindien, sondern in den heute durchaus nicht tropischen, ja nicht einmal gemäßigten Gebieten Innerasiens, die immer wieder das große Reservoir gebildet haben, aus dem in zahlreichen Auswandererwellen in der Tertiärzeit und Quartärzeit ganze Säugetierfaunen oder kleinere oder größere Teile derselben nach den peripheren Gebieten abströmten, so daß sich diese Bewegungen bis in die Südspitzen des afrikanischen und des südamerikanischen Kontinents und nach Europa bemerkbar machten. Von der Ausdehnung und der zeitlichen Folge dieser Wanderungen kannte man zu der Zeit, da DARWIN und HÆCKEL ihre Untersuchungen über die Abstammung und Herkunft des Menschen anstellten, kaum etwas. Hingegen können wir uns heute auf ein ganz anderes, reicheres und sorgfältiger durchgearbeitetes Untersuchungsmaterial als Grundlage für unsere Betrachtungen stützen, als dies früher der Fall war.

System der Primaten.

Bevor wir uns mit der Frage beschäftigen wollen, wo wir auf Grund unserer heutigen Kenntnisse die Urheimat der verschiedenen Primatenstämme und damit auch die des Menschengeschlechtes zu suchen haben, ist es notwendig, die verschiedenen Gruppen näher zu betrachten, die wir derzeit unter dem Begriffe „Primates“ oder „Herrentiere“ zusammenfassen.

Ich will davon absehen, eine weitläufige historische Erörterung über die Wandlungen der systematischen Beurteilung der Primaten zu geben. Nur auf eines hinzuweisen, kann ich mir in diesem Zusammenhang nicht

versagen, nämlich auf die Beurteilung LINNÉs, des Schöpfers unseres „Systems des Tierreiches“

LINNÉ hatte im Rahmen seiner „Primates“ vier Gattungen unterschieden: *Homo*, *Simia*, *Lemur* und *Vespertilio*. Aber es ist längst in Vergessenheit geraten, daß LINNÉ in der „Gattung“ *Homo* zwei verschiedene Arten oder Species unterschieden hat: *Homo sapiens* — „gnosce te ipsum“ — und daneben — den Schimpansen unter der Benennung „*Homo troglodytes*“ Wenn LINNÉ also einen Menschenaffen neben dem Menschen als zweite Art in der Gattung *Homo* anführte, so geht daraus für jeden unbefangenen Denkenden die Folgerung hervor, daß keineswegs DARWIN der erste Biologe war, der den Menschen als nächsten Verwandten des Schimpansen betrachtete, sondern daß dies schon hundert Jahre früher LINNÉ getan hatte, wenn er auch vorsichtiger Weise nichts von der „Abstammung“ des Menschen sagte, was ja nach dem Standpunkte der Biologie der damaligen Zeit auch kaum möglich war.

Nach unseren heutigen Auffassungen vom System der Primaten sieht die Gruppierung derselben so aus:

Die Hauptgruppe der Primaten, zu der auch wir gehören, wird unter dem Begriff der „*Anthropoidea*“ zusammengefaßt. Sie sind als eine Unterordnung der Ordnung „*Primates*“ zu betrachten.

Innerhalb dieser Unterordnung werden unter dem Begriffe der sogenannten „Tribus“ zwei solche Gruppen unterschieden: die *Platyrrhina* oder die Breitnasenaffen der Neuen Welt und die *Catarrhina* oder die Schmalnasenaffen der Alten Welt.

Unter den *Catarrhina* oder Schmalnasenaffen unterscheidet man heute drei Stämme oder „Untertribus“ (ein in sprachlicher Hinsicht nicht sehr schöner, aber schwer übersetzbarer systematischer Begriff): erstens die Hundsaffen (*Cynomorpha*), zweitens die Menschenaffen (*Anthropomorpha*) und drittens die Menschen (*Anthropi*).

Daraus ist ersichtlich, daß wir es vom systematischen Standpunkt aus als eine lächerliche Sophisterei bezeichnen müssen, wenn man, wie man dies in manchen Kreisen immer noch tut, sich mit der Frage herumzuzüßeln versucht, ob es wahr sei, daß der Mensch „vom Affen abstamme“ oder nicht; in morphologischer und daher in systematischer Hinsicht gehört der Menschenstamm als einer drei Untertribus der Katarrhinen zu der systematischen Gruppe der Schmalnasenaffen und es erübrigt sich damit ein für allemal die lächerliche Frage der „Abstammung des Menschen vom Affen“; es bleibt nur das Problem des Verwandtschaftsgrades übrig, in dem die Hominiden zu den übrigen Primaten stehen.

Den *Hominidae*, einer Familie, die im System den Rang eines Subtribus im Rahmen der *Catarrhina* erhalten hat, den man „*Anthropi*“

nennt, stehen die beiden anderen Familien der *Simiidae* und der *Hylobatidae* zur Seite. In den *Simiidae* werden jetzt von fast allen Systematikern die lebenden Menschenaffen mit Ausnahme der Gibbons vereinigt und dazu werden noch mehrere vorzeitliche Genera gezählt (z. B. *Dryopithecus*, *Palaeosimia*, *Hylopithecus*, *Sivapithecus*, *Palaeopithecus*, (?) *Anthropodus*, *Australopithecus* usw.). Den Gibbons oder *Hylobatidae* mit mehreren rezenten und vorzeitlichen Gattungen werden weiter die *Parapithecidae* als vierte Familie der *Anthropomorpha* angereiht.

Man vereinigt somit jetzt im Tribus der Katarrhinen die drei Untertribus der *Anthropi*, der *Anthropomorpha* und der *Cynomorpha*. Alle zusammen stehen als die Affen der Alten Welt den Affen der Neuen Welt oder den Breitnasenaffen (*Platyrrhina*) gegenüber. Aber die *Catarrhina* und die *Platyrrhina* zusammen bilden doch insoweit eine geschlossene verwandtschaftliche Einheit, daß man durchaus berechtigt ist, sie unter dem systematischen Begriff der Unterordnung „*Anthropoidea*“ zusammenzufassen.

In der Gegenwart lebt nur mehr die einzige Gattung *Tarsius* als letzter Rest einer im Alttertiär durch zahlreiche Gattungen vertretenen Gruppe von Primaten, die man gegenwärtig unter dem Begriffe der *Tarsioidea* zusammenzufassen pflegt. Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieses Primatenstammes sind in den letzten Jahren wiederholt erörtert und sehr verschieden beurteilt worden, bis sich die Erkenntnis Bahn brach, daß die Gruppe der *Tarsioidea* nicht als eine Ahnengruppe der *Anthropoidea* betrachtet werden kann und darf, sondern eine abseitige Stellung einnimmt.

Die Systematik der niederen Affen ist noch immer nicht ganz befriedigend geklärt. Noch immer bestehen Meinungsverschiedenheiten über den Inhalt und Umfang des Begriffes der Halbaffen oder *Lemuroidea* sowie über die Stellung der Spitzhörnchen, die mit den beiden Gattungen *Tupaia* und *Ptilocercus* in der Familie der Spitzhörnchen oder *Tupaïidae* zusammengefaßt werden. Bisher sind die *Tupaïidae* meist zu den Insektenfressern gestellt worden, aber man hat schon seit längerer Zeit immer wieder auf die engen Beziehungen dieser kleinen, merkwürdigen Säugetiere des insulindischen Faunengebietes zu den Halbaffen hingewiesen. Das hat in den letzten Jahren einen der gewiegtsten Kenner dieser primitiven Säugetiere, G. G. SIMPSON in New York, dazu bewogen, nach wiederholter eingehender Analyse der morphologischen Kennzeichen der *Tupaïidae* die ganze Gruppe, unter dem Begriffe einer „Superfamilie“ der *Tupaioidea*, den Halbaffen einzugliedern und der Unterordnung der *Lemuriformes* einzureihen.

Über diese systematische Einreihung und Eingliederung ist das letzte Wort, wie ich glaube, noch nicht gesprochen, aber man kann es als sicher betrachten, daß die Kluft zwischen den Tupaïiden und den echten oder

eigentlichen Halbaffen nicht sehr tief ist. Heute kann es kaum mehr einem Zweifel unterliegen, daß die Primaten mit der Gruppe der *Lemuroidea* zusammen mit den Insektenfressern in eine gemeinsame Stammgruppe der höheren Säugetiere einmünden oder, richtiger gesprochen, zusammen mit den Insektenfressern aus einer gemeinsamen Wurzel des Säugetierstammes hervorgegangen sind.

Noch umstrittener als die systematische Stellung der *Tupaioidea* ist die der *Chiromyoidae*, die durch das heute lebende madagassische Fingertier (*Chiromys*) und eine Anzahl fossiler Gattungen aus dem Alttertiär vertreten erscheinen. In der von mir 1931 zusammengestellten Tabelle der Primaten habe ich im Rahmen der *Chiromyoidae* 15 Gattungen aufgeführt; von diesen sind neuerdings wieder mehrere losgelöst und in die Familie der *Apatemyidae* eingereiht worden, wie dies GLENN L. JEPSEN (1934) befürwortet hat. Nach dieser Auffassung würden im Rahmen der Familie der *Plesiadapidae* die folgenden Gattungen verbleiben: *Plesiolestes*, *Pronothodectes* und *Plesiadapis*, während zu den *Apatemyidae* u. a. gestellt werden: *Labidolemur*, *Teilhardella*, *Apatemys*, *Stehlinella*, *Sinclairella*, *Eochiromys* und *Heterohyus*.

Solche Schwierigkeiten in der Beurteilung der systematischen Stellung, d. h. also in der Beurteilung der engeren oder fernerer verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Gattungen untereinander, scheinen mir zu beweisen, daß es sich in allen diesen Formen und Formengruppen um solche handelt, die sich zu einer größeren inneren Gemeinschaft zusammenschließen, mag man die verschiedenen Gruppen und Untergruppen und Grüppchen nennen und abgrenzen wie man will. Man kommt schließlich, wie bei der Beurteilung der systematischen, d. h. verwandtschaftlichen Stellung von *Tupaia* und *Ptilocercus*, wozu noch die erloschene Familie der *Anagalidae* käme, die SIMPSON 1931 unterschieden hat, zu dem Standpunkte, daß man die Grenzen, die zwischen diesen Gruppen errichtet worden sind, als mehr oder weniger von der individuellen Einstellung des Beurteilers beeinflusste ansieht und solche „Grenzen“ als Trennungsschranken betrachtet, die ein Gegenstand des wissenschaftlichen Übereinkommens, aber nicht Probleme sind, die an die Wurzelfragen der Erkenntnis phylogenetischer Zusammenhänge rühren.

Die Ermittlung vorzeitlicher Lebensräume.

Für die Frage, deren Erörterung ich zum Inhalte der vorliegenden Untersuchung gewählt habe, kommt meines Erachtens entscheidend in Betracht, was wir heute über die ursprüngliche Lebensweise aller dieser primitiven Gruppen der Primaten aussagen können und was wir über die Urheimat derselben wissen. Hierbei haben wir zwischen den lebenden Formen zu unterscheiden, die einer Beobachtung und Feststellung ihrer Lebensweise unmittelbar zugänglich sind, und den vorzeitlichen, für

welche wir die Lebensweise und den Aufenthaltsort erst auf verschiedenen Wegen und mit verschiedenen Methoden erschließen müssen.

Wie ist aber eine Lösung dieser Probleme überhaupt möglich? Wir wissen, daß uns die von LOUIS DOLLO begründete und später ausgebaute ethologische Analyse eine wichtige, ja man darf sagen, immer noch die wichtigste Handhabe zur Ermittlung der Lebensweise und des ehemaligen Aufenthaltsortes vorzeitlicher Lebewesen gibt. Ein zweiter Weg, der in mancher Hinsicht erfolgversprechend ist und noch immer viel zu wenig begangen erscheint, ist die sorgfältige paläobiologische Analyse der Fundschichten.

Ich will an einem Beispiel zu zeigen versuchen, was sich heute über die Lebensweise und die Urheimat verschiedener alttertiärer Primaten sagen läßt, die zu den in ihrem Begriffsinhalt und in ihrer Umgrenzung noch immer umstrittenen Gruppen der *Chiromyoidea*, *Apatemyidea*, *Lemuroidea* und *Tarsioidea* gehören.

Im allgemeinen macht man sich die Beantwortung der Frage nach der Lebensweise dieser Formen, soweit sie uns aus alttertiären Fundschichten bekannt geworden sind, ziemlich leicht. Man argumentiert, daß die lebenden Vertreter dieser Stämme fast durchwegs Baumtiere sind und daß dies somit auch für die vorzeitlichen Verwandten zutreffen müsse. Und das gleiche gilt im allgemeinen auch für die Beurteilung der Nahrungsweise auf dem Wege von Analogieschlüssen aus dem Vergleiche mit den lebenden Formen.

Bei einer sorgfältigeren und kritischen Analyse des Gebißtypus der vorzeitlichen primitiven Primaten kommt man jedoch zu der Erkenntnis, daß die Funktion des Gebisses bei zahlreichen vorzeitlichen Primaten nicht ohne weiteres mit jener der rezenten Formen gleichgestellt werden kann und daß zwar in mancher Hinsicht mehr oder weniger weitgehende Übereinstimmungen zwischen den rezenten und den fossilen Formen vorliegen, in anderer Hinsicht aber Gegensätze bestehen, die gelegentlich sogar ziemlich durchgreifender Natur sind.

So hat die paläobiologische Analyse des Gebisses verschiedener Säugetiere gezeigt, daß viele derselben einen Gebißtypus aufweisen, wie er uns zuerst bei der mesozoischen Gattung *Plagiaulax* entgegentritt, weshalb ich ihn „*Plagiaulax*typus“ genannt habe (1931). Das ist ein Gebiß, dessen Funktion am ähnlichsten jenem Gebißtypus ist, der uns bei der lebenden australischen Känguruhratte *Bettongia* entgegentritt, ohne daß von einer vollkommenen Analogie gesprochen werden dürfte. Bei *Bettongia* wirken der vergrößerte obere und der gleichfalls vergrößerte untere Prämolare jederseits zusammen wie die beiden Hälften einer Schere; aber bei *Plagiaulax* und den gleichsinnig adaptierten fossilen Säugetiertypen ist ein merkwürdiger Zerkleinerungsapparat für die pflanzliche Nahrung ausgebildet, der in einer nur aus Unterkieferzähnen bestehenden Halbkreis-

säge in jeder Unterkieferhälfte besteht, so zwar daß entweder nur ein großer, mit einer Sägeschneide versehene Prämolare als Halbkreissäge funktioniert oder zwei oder drei hintereinanderstehende Prämolaren die Aufgabe des einen großen übernommen haben. Die oberen Backenzähne dienen bei dieser eigentümlichen Art des Beißens nur als Widerlager und zum Festhalten der zu zerkleinernden Pflanzenteile. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich um einen Apparat, der die Aufgabe hatte, die harte Schale weichfleischiger Früchte zu durchschneiden, so daß das weiche Innere derselben, ohne weitere Zerkleinerung durch die hinteren Backenzähne, leicht verschluckt werden konnte.

Solche Früchte können Baumfrüchte gewesen sein, aber sie müssen es nicht gewesen sein. So wie ANDERSON für die eiszeitliche australische Marsupialergattung *Thylacoleo* wahrscheinlich gemacht hat, daß deren Hauptnahrung aus den Früchten von Cucurbitaceen, aber nicht aus Baumfrüchten bestanden hat und daß es sich in dieser Marsupialergattung nicht um einen karnivoren Beutler handelt, wie man früher meist angenommen hatte, sondern um einen frugivoren, so gilt auch für die Primaten vom *Plagiaulax*typus, daß ihre Hauptnahrung aus fleischigen Früchten mit harter Schale bestanden haben dürfte. Damit ist aber wieder nicht gesagt, daß diese Früchte Baumfrüchte gewesen sind. Es gibt ja in Halbwüsten und Steppen viele Pflanzen, deren weichfleischige Früchte nahe dem Boden hängen oder auf ihm liegen, so daß erdbewohnende Säugetiere nicht notwendig haben, ihr Erdleben aufzugeben, wenn sie von solchen Früchten leben wollen.

Nun muß die Frage aufgerollt werden, ob eine kritische Analyse der Fundschichten dieser kleinen Primaten mit der Möglichkeit einer terrestrischen Lebensweise derselben in Einklang gebracht werden kann oder nicht.

Fundschichten und Lebensräume alttertiärer Primaten in Europa und Nordamerika.

Wenn wir uns um die Fundschichten kümmern, in denen in Europa und in Nordamerika die Reste von Plesiadapiden und Chiromyiden usw. gefunden worden sind, so ergibt sich folgendes:

In Europa ist eine der berühmtesten Fundschichten alttertiärer Primaten das paleozäne Konglomerat von Cernays bei Reims in Frankreich, das besonders am Mont-de-Berru eine große Zahl von Zähnen und Skeletteilen kleiner Säugetiere enthielt. Der Gesamtcharakter der Ablagerung ist derartig, daß es wahrscheinlich ist, daß das Konglomerat eine Hochwasseraufschüttung darstellt, in der zahlreiche Kadaver von kleinen Säugetieren begraben wurden, die bei ausgedehnten Unwetterkatastrophen zugrundegegangen und von den Hochwässern zusammengeschwemmt worden sind. Ein ähnlicher Vorgang scheint sich auch an

den verschiedenen Fundorten der untereoazänen Primaten und der mit ihnen vergesellschafteten anderen kleinen Säugetierarten abgespielt zu haben. So ist die der untereoazänen Stufe des Sparnacien angehörende Fauna von Orsmael bei Landen in Belgien sicher fluviatilen Ursprungs. Wenn auch die von TEILHARD untersuchten zahlreichen Reste — es waren mehr als tausend — nicht auf engem Raume nebeneinander gefunden worden sind, sondern in einer großen Masse Sandes ziemlich gleichmäßig verteilt waren, so ändert dies nicht viel an dem Bilde, das wir uns von der Art der Einbettung der Reste in diese fluviatilen Sande zu machen haben. Auch hier waren es allem Anschein nach Hochwässer, die Tausende von Leichen kleiner Säugetiere mit sich führten, welche im Hinterlande der Flüsse bei starken Regengüssen zugrundegegangen waren.

Standen die Fossileinschlüsse in den paleozänen Ablagerungen Frankreichs und den untereoazänen Sedimenten Belgiens mit gelegentlichen, vielleicht katastrophalen Überschwemmungen in ursächlichem Zusammenhang, so hat sich die Anreicherung der mit Bohnerz erfüllten Spalten und Klüfte, aus denen im verkarsteten Kalkgestein der Schweiz und Süddeutschlands zahlreiche Reste tertiärer Säugetiere geborgen worden sind, als ein langandauernder, aber nicht katastrophaler Vorgang abgespielt. Auch im verkarsteten Kalkgebiete des Quercy in Frankreich sind in Klüften und Spalten zahlreiche Reste alttertiärer Kleinsäugetiere zum Vorschein gekommen, die aber nicht wie in der Schweiz und in Schwaben in bohnerzführenden Klüften liegen, sondern in phosphoritführenden Spaltenausfüllungen eingebettet sind. So wie noch heute im Karstgebiete Dalmatiens und Montenegros die von Terra rossa erfüllten Spalten der Kalkberge Reste von Säugetieren bergen, die in diese Spalten hinabgestürzt sind, so ist das gleiche in den verkarsteten Gebieten Frankreichs, Süddeutschlands und der Schweiz in der Alttertiärzeit der Fall gewesen. Hier sind da und dort auch noch im Miozän, ja sogar noch im Pliozän viele kleine Säugetiere und deren Reste in Spalten und Klüfte gestürzt oder von Raubtieren dorthin verschleppt worden.

Das Bild, das wir uns von diesen verkarsteten Kalkhochflächen der Landschaft des Quercy, des Schweizer Jura und der Rauhen Alb zu machen haben, aus denen wir die Bohnerzbildungen und die Phosphoritablagerungen kennen, ist das von Landschaften mit einem Vegetationscharakter, wie er uns heute auf den italienischen und dalmatinischen Inseln, in Albanien und Griechenland entgegentritt. Stellenweise werden dichtere Bestände der Macchia mit der Phryganaheide auf den freieren Hängen abgewechselt haben und so können wir uns auch ein ungefähres Bild von den Lebensformen der Säugetiere machen, die diese Gebiete bevölkert haben.

Wieder anders war dagegen der Vegetationscharakter der mittlereozänen Fundgebiete Mitteldeutschlands, aus denen wir in der letzten

Zeit so wertvolle und reiche Aufschlüsse über die fossile Kleinsäugetierfauna erhalten haben: die Braunkohlen von Messel bei Darmstadt und die Braunkohlen des Geiseltales bei Halle. Um die Erschließung und Erforschung der Geiseltalfauna haben sich JOHANNES WEIGELT und seine Schule besondere Verdienste erworben. Es ist sicher, daß sowohl die Braunkohlen von Messel wie die des Geiseltales in sumpfigen Tropenwäldern zur Ablagerung gekommen sind; die im Mitteleozän des Geiseltales gefundenen Primaten sind also zweifellos Bewohner dieser tropischen Sumpfwälder Mitteldeutschlands in der mittleren Eozänzeit gewesen.

Indessen darf aus diesen Befunden nicht der verallgemeinernde Schluß gezogen werden, daß überall dort, wo alttertiäre Primatenreste aufgefunden worden sind, gleichartige Verhältnisse geherrscht haben müssen, also entweder Macchien oder Phryganaheiden über verkarstetem Kalkgebiet, oder tropische Sumpfwälder von einem Charakter, wie er uns etwa im Stromgebiete des Orinoko oder des Amazonas entgegentritt. Das Bild, das uns die Analyse der Fundschichten vermittelt, aus denen wir zahlreiche paleozäne Kleinsäugetiere Nordamerikas von Neumexiko bis Montana kennengelernt haben, ist ein ganz anderes.

Durch die Untersuchungen und Aufsammlungen im oberen Paleozän von Wyoming und Südwestcolorado ist unsere Kenntnis von der Zusammensetzung der Kleinsäugetierfauna dieses Abschnittes der Alttertiärzeit Nordamerikas wesentlich bereichert worden. Schon im mittleren Paleozän Nordamerikas erscheinen die ersten Primaten; aus dem unteren Paleozän, dem Puerco, sind bisher noch keine bekannt.

Immerhin ist es zur Beurteilung der ganzen Beschaffenheit der Lebensräume vom unteren Paleozän bis zum unteren Eozän Nordamerikas geboten, sich zunächst ein Bild von den Lagerungsverhältnissen des Puerco zu verschaffen, um daraus vielleicht einen Schluß auf den Lebensraum dieser Fauna ziehen zu können. Vergleiche der Puerco-schichten mit den jüngeren Sedimenten des Gebietes werden uns vielleicht ermöglichen, einen größeren Überblick über die Zustände zu gewinnen, die in diesen Zeiten des nordamerikanischen Alttertiärs geherrscht haben.

Der Puerco bildet die untere Abteilung des nordamerikanischen Paleozäns und liegt der durch die Lanceformation repräsentierten Oberkreide diskordant auf. Im Lance sind noch Dinosaurierreste zu finden, die den gehörnten *Ceratopsia* und den entenschnäbeligen Trachodonten angehören. Kreuzschichtung der obersten Abteilung des Lance im Polecat Basin in Wyoming sowie das Vorhandensein zahlreicher Süßwasserschnellen und Süßwassermuscheln beweisen einwandfrei die fluviatile Natur des obersten Teiles dieser Ablagerungen. Offenbar haben fließende Gewässer in ein flaches Becken Sand geschüttet und dabei ist es zu der Bildung von Sedimenten mit der bezeichnenden „falschen Schichtung“ gekommen, wie z. B. das von GLENN L. JEPSEN (l. c., 1930,

Pl. II) veröffentlichte Lichtbild zeigt. Nach oben wird die Lanceformation von einer schmutzigen Kohle abgeschlossen, welche die Ablagerung eines Sumpfes mit reichlicher Wasserpflanzenvegetation darstellt.

Dann aber ist dieser Sumpf von Sanden zugeschüttet worden, die bereits dem unteren Paleozän angehören. Das ist die Lagerstätte der in diesem Profil erschlossenen Säugetierfauna, die aus Multituberkulaten (*Eucosmodon gratus*) und mehreren Creodonten (*Loxolophus nordicus*, *Eoconodon*, *Oxyacodon* und *Conacodon*) besteht. Daß dieser Puercosand keine Sumpfablagerung und keine Seeablagerung, aber auch keine fluviale Bildung ist, geht aus folgendem hervor.

Auf der Unterseite der basalen Schicht dieser Puercoschichten sind die als Sandsteinausfüllungen erhaltenen Wohnlöcher von Insektenlarven zu sehen, die dichtgedrängt nebeneinanderstehen. Solche etwas schief in den Sandboden eingesenkte Löcher kann man häufig an trockenen Stellen sehen, die von den Larven von Grabwespen (*Bembex*) zerlöchert sind und ich möchte es für wahrscheinlich halten, daß auch diese Löcher an der Unterseite der liegenden Sandsteinbank der Puercoschichten in diesem Profil von Grabwespenlarven herrühren. Das spricht dann aber ganz entschieden für einen Charakter dieses Lebensraumes, der als der eines trockenen Sandgeländes, aber keinesfalls als der eines tropischen Sumpfwaldes anzusehen ist.

Über die Entstehung der Ablagerungen der Puercoschichten und der jüngeren Torrejonschichten in Neumexiko, Südwestcolorado, Wyoming und Montana liegen verschiedene Untersuchungen vor, die für unsere Betrachtungen eine sehr wichtige Grundlage darstellen. Besonders wichtig sind die Untersuchungen von W. J. SINCLAIR und W. GRANGER (1914) über die Paleozänbildungen des San Juan Basin in Neumexiko und die späteren Untersuchungen von G. G. SIMPSON und HERBERT OLIVER ELFTMAN (1928).

Aus den Lagerungsverhältnissen, der Beschaffenheit der Sedimente und den Fossilresten erschlossen SINCLAIR und GRANGER, daß die Puercoschichten aquatischen Ursprungs sein müßten. Das ging für die beiden Forscher namentlich aus den Funden von Wasserschildkröten, Krokodilen und Champsosauriern sowie einer „marked tendency toward cross-bedding“ hervor (l. c., 1914, S. 305). Dazu kam das gelegentlich häufige Vorkommen von Treibhölzern. Für den allgemeinen Charakter der Landschaft schien das Vorhandensein fossiler Blätter in sandigen Ablagerungen eindeutig zu sprechen, Ablagerungen, die sich als eine Ausfüllung von Kanälen in Tonböden darstellen. Derartige fossile Pflanzen aus diesen dem Puerco angehörigen sandigen Schichten sind: ein Feigenbaum (*Ficus orientalis* LESQ.), ein Brotfruchtbaum (*Artocarpus*), ferner *Paliurus zizyphoides* (?) LESQ., *Viburnum lakesii* (?) LESQ., eine Platanenart und eine Pappelart (*Populus* cf. *P. cuneata* NEWB.).

Die Wasserschildkröten sind durch die häufig vorkommende Gattung *Trionyx* vertreten. Gerölle fehlen in den Ablagerungen. Die Neigung der Sandschichten ist an den Stellen, an denen Kreuzschichtung (cross-bedding) zu beobachten ist, sehr gering und nur dort, wo es sich um Ausfüllungen von Kanälen handelt, stärker; daraus haben SINCLAIR und GRANGER auf ein sehr geringes Gefälle der Wasserläufe geschlossen, denen diese Schichten ihre Entstehung verdanken.

„We have not observed any indications of aridity“ sagen SINCLAIR und GRANGER ausdrücklich (1914, S. 309). Sie meinen, daß die Puerco-schichten „were formed by water, that they were accumulated on river flood plains or on the surface of broad, low-grade, coalesced alluvial fans“ und daß „a heavy growth of vegetation along the streams, and, presumably, in the interstream areas also“ das landschaftliche Charakterbild der Puercozeit bestimmt haben müsse.

Zu den gleichen Ergebnissen kamen auch SIMPSON und ELFTMAN (1928, S. 17). Nach ihnen herrschte im Bereiche des Gebietes, in dem die Puerco-schichten abgelagert wurden, ein warmes, feuchtes Klima, und zwar eines, bei dem „ample facilities for arboreal life were at hand“.

Die paläobiologische Analyse des Anpassungscharakters des Multituberkulaten *Eucosmodon* aus dem Paleozän Nordamerikas führte SIMPSON und ELFTMAN zu der Vorstellung, daß der Lebensraum dieses Multituberkulaten ein Tropenwald war: „Palms, beeches, ivies, laurels, grapes, willows, poplars, oaks, figs, breadfruits, walnuts — to mention only a few outstanding and probably common types — were surely present in regions inhabited by *Eucosmodon*.“

Indessen machen die beiden Verfasser ausdrücklich darauf aufmerksam, daß aus der Analyse der Fossilreste der Puerco-schichten hervorgeht, daß es neben diesem Walde auch noch verschiedene andere „cenobiotas“ in der Puercozeit gegeben haben müsse. Darunter seien zunächst die Gewässer zu rechnen, die von Wasserschildkröten, Krokodilen und Champso-sauriern bewohnt waren. „Fossorial types are absent so far as certainly known, although several mammals, such as the multituberculate *Taeniolabis*, might belong here. Of the known Puerco mammals only *Eucosmodon* is strongly suggestive of arboreal life, although other small tree-living forms were probably present.“

Obwohl Rodentier bis jetzt in den Puerco-schichten nicht gefunden worden sind und zu dieser Zeit in Nordamerika wahrscheinlich überhaupt noch nicht vorhanden waren, weisen viele Knochen aus den Puerco-schichten Nagespuren auf; SIMPSON und ELFTMAN sind der Ansicht, daß diese Lebensspuren von dem Multituberkulaten *Eucosmodon* herrühren.

So kamen die beiden Verfasser zu dem Gesamtergebnisse (l. c., S. 18), daß der Lebensraum von *Eucosmodon* ein warmes, feuchtes Klima hatte und wahrscheinlich bewaldet gewesen ist.

Eine neuerliche Überprüfung aller die Beurteilung dieses Problems ermöglichenden Tatsachen hat mich zu einer abweichenden Vorstellung von der Beschaffenheit dieses vorzeitlichen Lebensraumes geführt.

Die Möglichkeit einer Beantwortung der Frage nach der Beschaffenheit eines vorzeitlichen Lebensraumes beruht zunächst auf der Analyse aller Umstände, die sich aus den Lagerungsverhältnissen der Sedimente, der Art der Einlagerung der Fossilreste einschließlich der etwa vorhandenen Lebensspuren ergeben, wesentlich unterstützt durch die Analyse der Anpassungen der in den betreffenden Schichten gefundenen Tierarten an deren Umwelt, ebenso wie durch die Analyse der Pflanzenreste und die Art ihrer Fossilisation, soweit sich aus diesen Anhaltspunkten ein Bild von den Vegetationsverhältnissen des zu rekonstruierenden Lebensraumes gewinnen läßt.

Ebensowenig, wie aus dem Vorhandensein von Resten rein terrestrischer Säugetiere in rein marinen Strandbildungen ein Schluß auf die marine Lebensweise dieser Säugetiere gezogen werden darf, kann man aus dem Vorkommen der Reste von Krokodilen, Wasserschildkröten und anderen fluviatilen oder limnischen Tieren in marinen Ablagerungen auf eine marine Lebensweise dieser Tierformen oder umgekehrt auf die Süßwassernatur dieser marinen Küstenbildungen schließen.

Das Vorhandensein fossiler Pflanzenreste in sonst rein fluviatilen Ablagerungen wird selbstverständlich nicht zu dem Schluß verleiten dürfen, daß diese Pflanzen Wasserpflanzen waren, aber es wird auch von einer sehr genauen Prüfung der Umstände abhängen, ob wir berechtigt sind, aus einer vorliegenden Fundliste fossiler Pflanzen eines Fundortes auf den durch diese Pflanzen gekennzeichneten Vegetationscharakter der seinerzeitigen Umgebung der Fundschicht zu schließen. Solche Schlußfolgerungen sind schon oft gezogen worden, aber man hat mitunter nicht bedacht, daß es durchaus möglich ist, daß die an irgendeine Stelle eines flachen weiten Beckens gelegentlich eines Hochwassers verschwemmten Pflanzenteile von sehr weit herkommen konnten. Dazu kommt noch folgendes:

Man ist meist der Meinung, daß Ablagerungen, die man nach sorgfältiger Analyse als Wüstenablagerungen erkannt hat, zu dem Schluß berechtigen, daß die nähere und weitere Umgebung ausschließlich Wüstencharakter getragen hat. Es kann durchaus möglich sein, daß die Wüste da und dort von Flüssen oder sogar von Strömen durchzogen wurde und ich habe schon bei früheren Gelegenheiten auf solche Fälle aufmerksam gemacht und an die von Strömen oder Flüssen durchzogenen Wüstengebiete Afrikas und Asiens erinnert. Man ist vielfach bei der Beurteilung der Lebensräume vorzeitlicher Dinosaurier, weil man diese Möglichkeiten zu wenig bedacht und in Rechnung gestellt hat, zu unrichtigen Vorstellungen von der Beschaffenheit der Lebensräume dieser Reptilien gekommen.

Neben der Analyse der Lagerungsverhältnisse einer Fundschicht und der Analyse der Fossilreste aus derselben ist die Frage der Fossilisationsvorgänge bei der Einbettung dieser Reste sowie die Frage ihres Vorkommens an primärer oder sekundärer Lagerstätte von größter Bedeutung. Aber dazu kommt noch als ein außerordentlich wichtiges Kriterium für die Beurteilung des Charakters des vorzeitlichen Lebensraumes einer Fauna und ihrer einzelnen Elemente, die paläobiologische Analyse der aus den Anpassungsmerkmalen zu erschließenden Funktionen der Gliedmaßen und der übrigen Körperteile einschließlich des Gebisses, woraus wir Analogieschlüsse auf die Bewegungsart, die Nahrungsweise und den Aufenthaltsort der betreffenden fossilen Form zu ziehen vermögen. Daß auch die ganze erfaßbare Reihe von erhaltenen Lebensspuren aus einem solchen Fundgebiet für die Beurteilung herangezogen werden muß, bedarf heute keiner weiteren Begründung mehr.

Vor kurzem habe ich versucht, eine paläobiologische Analyse des Gebißcharakters der sich um *Ptilodus* gruppierenden Multituberkulaten durchzuführen und bin dabei zu dem Ergebnisse gekommen, daß diese kleinen Säugetiere weichfleischige Früchte mit harter Schale als Hauptnahrung verzehrt haben dürften. Die Schale der Früchte wurde von den jederseits zu einer Halbkreisäge gestalteten Prämolaren des Unterkiefers zerschnitten. In ähnlicher Weise haben wohl auch die anderen Säugetiere, deren Gebiß nach dem Plagiaulaxtypus gebaut war, ihre vegetabilische Nahrung zu sich genommen und selbst der lange Zeit für einen Fleischfresser gehaltene *Thylacoleo* aus dem australischen Plistozän hat in analoger Weise, wie ANDERSON wahrscheinlich gemacht hat, von den fleischigen Früchten der in Australien noch heute häufigen und weit verbreiteten Cucurbitaceen gelebt.

Da hartschalige Früchte mit weichem Fleisch bei den verschiedensten Pflanzen auftreten, die in Wüsten und Halbwüsten leben, so ist es keineswegs notwendig, den Lebensraum jener Säugetiere, für die eine solche Nahrungsweise erschlossen wurde, in den Wald zu verlegen.

Daher ist es viel wahrscheinlicher, daß jene Säugetiere, deren Gebiß nach dem Plagiaulaxtypus gebaut und gestaltet war, Bewohner des offenen, trockenen Geländes gewesen sind und daß sie nicht in Wäldern, sondern vielmehr in sandigen, trockenen Buschgebieten von Halbwüstencharakter zu Hause waren.

Die ganzen Ablagerungen der Fort Union-Formation, deren unterer Teil von den Puerco Beds und deren oberer von den Torrejon Beds gebildet wird, haben einen ziemlich einheitlichen Charakter. An einigen Stellen schalten sich in die Sandmassen dünne Kohlenflöze ein, gelegentlich treten auch Lagen sideritischer Konkretionen auf und beides beweist, daß die Ablagerung der Sande des oberen Paleozäns in diesem Gebiete in gewissen Zwischenräumen von Zeiten unterbrochen wurde, in denen

sich über einer sandigen oder tonigen Unterlage Moose oder Sümpfe bilden konnten, deren Vorhandensein durch die schwachen Kohlenflöze belegt wird, wie sie z. B. im Torrejon am Polecat Creek in Wyoming zu beobachten sind.

Paläobiologische Analyse der Mason-Pocket-Fauna.

In den letzten zwanzig Jahren sind an verschiedenen Stellen der Staaten Wyoming, Colorado, Montana und Nebraska in Aufschlüssen des oberen Paleozäns bei sorgfältigerer Durchforschung des Gebietes viele Kleinsäugetiere gefunden worden. Der weitaus merkwürdigste und wichtigste Fundort einer solchen Kleinsäugetierfauna wurde von WALTER GRANGER im Jahre 1916 in Südwestcolorado entdeckt. Er liegt nahe der Grenze von Südwestcolorado gegen Neumexiko, sieben Meilen südöstlich von Ignacio, unweit der Niederlassungen Tiffany, Arboles und Pagosa, beim Mason-Schulhaus. Dort kam ein schieferiger Tonblock zum Vorschein, der kaum einen Quadratmeter Grundfläche bedeckte und trotz seiner geringen Größe die Reste von nicht weniger als 70 Individuen verschiedener, fast durchaus sehr kleiner Säugetiere enthielt, die sich folgendermaßen verteilten (Tabelle 1):

Tabelle 1.

	Arten	Zahl der Individuen
1	<i>Ectypodus musculus</i> (<i>Multituberculata</i> , <i>Ptilodontidae</i>)	12 (+)
2	<i>Peradectes elegans</i> (<i>Marsupialia</i> , <i>Didelphyidae</i>)	20
3	<i>Leptacodon tener</i> (<i>Insectivora</i> , <i>Leptictidae</i>)	2
4	<i>Xenacodon mutilatus</i> (dgl.)	1
5	<i>Zanicteris paleocena</i> (? <i>Chiroptera</i> , ? <i>Phyllostomatidae</i>).	1
6	<i>Plesiadapis gidleyi</i> (<i>Primates</i> , <i>Plesiadapidae</i>)	20
7	<i>Labidolemur soricoides</i> (<i>Primates</i> , <i>Apatemyidae</i>)	2
8	<i>Carpodactes aulacodon</i> (<i>Primates</i> , <i>Carpolestidae</i>)	1
9	<i>Navajovius kohlhaasae</i> (<i>Primates</i> , <i>Anaptomorphidae</i>)	3
10	<i>Phenacolemur frugivorus</i> (<i>Primates</i> , Fam. ?)	7
11	<i>Thryptacodon australis</i> (<i>Carnivora</i> , <i>Arctocyonidae</i>)	1
	Zusammen	70

Mit Rücksicht auf die Nähe des Fundortes bei der Mason-Schule wurde dieser fossilreiche Schiefertonblock „Mason-Pocket“ genannt.

An anderen Fundorten gleichen geologischen Alters sind im Laufe der Zeit verschiedene andere Säugetiere gefunden worden, die zu den Condylarthren und zu den Amblypoden gehören, aber von diesen Gruppen hat man im Mason-Pocket keine Spur gefunden.

G. G. SIMPSON hat in seiner 1935 veröffentlichten Analyse der Fauna aus dem Mason-Pocket betont, daß eine völlige Erklärung des Vorkommens

nicht möglich sei, daß aber festgestellt werden könne, daß die Mehrzahl der im Mason-Pocket gefundenen Säugetierarten eine arborikole Lebensweise geführt habe und daß dies überhaupt vielleicht für alle elf Arten zutreffe. Damit sprach er aus, daß er auch für den arctocyoniden Carnivoren *Thryptacodon* eine solche Lebensweise für möglich hält.

Die systematische Stellung der merkwürdigen *Zanicteris paleocena* ist nicht ganz sicher. Obwohl der Gesamthabitus des Schädels und Gebisses dieses kleinen Säugetiers nicht chiropterenartig ist, so bestehen doch andererseits wieder in manchen Hinsichten Ähnlichkeiten mit Chiropteren, so daß *Zanicteris paleocena* einstweilen im Rahmen der Chiropteren eingereiht bleiben mag, bis entscheidendere Argumente für eine andere Verwandtschaft ins Treffen geführt werden können. Nach dem Charakter der Molaren, besonders des bedeutend vergrößerten ersten oberen Molaren, würde ich es für nahezu sicher halten, daß *Zanicteris* eine omnivore Lebensweise wie ein Dachs geführt hat, wenngleich es sich in *Zanicteris* nur um ein ganz kleines und sonst nicht mit einem Dachs zu vergleichendes Tier handelt. Die feine Runzelung des Schmelzes der Backenzahnkronen spricht für eine bevorzugte Fruchtnahrung.

Jedenfalls ist die Anhäufung der 70 Individuen vorwiegend sehr kleiner Säugetiere auf engstem Raum so merkwürdig, daß wir uns mit der Ursache dieses Vorkommens näher beschäftigen müssen.

Wenn auch SIMPSON (1935) meinte, daß eine völlige Erklärung dieses Vorkommens nicht möglich sei, so ist doch zunächst auf die schon von W. GRANGER (1917) ausgesprochene Vermutung hinzuweisen, daß „the occurrence of so many small forms in this deposit and the absence of any of the larger ones suggests that they may be the remains of animals brought into a fissure by a small predatory animal“

Indessen scheint die Lösung des ganzen Problems des Mason-Pocket nicht so schwierig, wenn man die Art der Vergesellschaftung der 70 kleinen Säugetiere auf engem Raum bedenkt. Solche Anhäufungen kann man in jedem Fuchsschleif finden. Das Ganze ist unverkennbar der unterirdische Bau eines fleischfressenden Tieres gewesen.*

* Die ganze Art des Vorkommens von zahlreichen meist sehr kleinen Säugetieren auf engem Raum ist dieselbe wie etwa die in einem Bau oder „Schleif“ eines Fuchses. Ein Teil der in den Bau gebrachten und dort fossil gewordenen Beutetiere mag noch ganz frisch gewesen sein, als die Zuschüttung des Baues erfolgte, aber ein anderer Teil der im „Mason-Pocket“ entdeckten Fossilreste ist sicher als der Rest von früheren Mahlzeiten des Baubewohners anzusprechen. Hierzu gehört z. B. der Unterkiefer von *Xenacodon mutilatus* MATTHEW et GRANGER (1935, Nr. 795, S. 15, Fig. 5), der unverkennbare Bißspuren an den Kieferrändern aufweist, und zwar solche, wie sie von einem Tier herrühren müssen, das der Körpergröße des jugendlichen Exemplars von *Thryptacodon australis* entspricht.

Es kann sich nur um die Frage handeln, was für ein Raubtier hierbei in Betracht kommen kann und wo sich sein Jagdgebiet befand.

Wenn wir die Liste der elf verschiedenen Arten aus dem Mason-Pocket durchgehen, so sind von zwei Arten je 20, von einer dritten 12 Individuen gefunden worden; diese drei Arten machen daher in ihrer Individuenzahl fast drei Viertel der ganzen Individuensumme aus.

Man kann also sagen, daß die Hauptnahrung dieses Raubtiers, soweit sich aus den erhaltenen Mahlzeitresten desselben feststellen läßt, aus 20 Individuen einer Primatenart, aus ebensoviel Individuen einer Beutelrattenart und (mehr als) 12 Individuen einer Multituberkulatenart bestanden hat.

Jedenfalls ist das Raubtier, das seinen Bau im Erdboden angelegt hatte, kein Bauntier gewesen. Bauntiere legen ihre Baue niemals auf dem Erdboden an, sondern hausen auf Bäumen oder in Stammlöchern und Stammspalten.

Somit wäre zunächst die Frage zu untersuchen, ob sich vielleicht unter den elf Säugetierarten des Mason-Pocket eine findet, deren Vertreter man als den Eigentümer des Baues ansprechen dürfte und ob die zahlreichen Kleinsäuger aus dem Mason-Pocket, die der Räuber dorthin gebracht hat, wirklich, wie SIMPSON angenommen hat, arborikol gewesen sind. Dann müßte das Raubtier, das seinen Bau in der Erde ausgegraben hat, nicht auf dem Erdboden, sondern auf den Bäumen gejagt haben.

Unter den elf Säugetierarten des Mason-Pocket ist eine Raubtierart, *Thryptacodon australis*, die der Creodontierfamilie *Arctocyonidae* angehört, durch ein Individuum vertreten.

Dieses Individuum aus dem Mason-Pocket ist durch die sehr gut

Ähnliche fossile Raubtierbaue mögen schon früher dann und wann gefunden, aber nicht beachtet und nicht richtig gedeutet worden sein. So möchte ich es für sehr wahrscheinlich halten, daß der Schieferblock, den O. A. PETERSON 1895 in den obereozänen Uinta Beds am White River in Utah entdeckte und der eine große Zahl Nager und andere Kleinsäuger nebst Reptilienknochen enthielt, ein solcher fossiler Bau eines Raubtieres war. Unter den Resten von Kleinsäufern aus diesem Schieferblock ist besonders der Schädel und Unterkiefer der merkwürdigen *Stehlinella uintensis* bemerkenswert, die MATTHEW zuerst (1921) unter dem Namen *Stehlinius uintensis* beschrieben hatte, den er selbst später (1929) in *Stehlinella uintensis* abänderte. Der Schädel und Unterkiefer dieses kleinen, aller Wahrscheinlichkeit terrestrischen Primaten wurde später von JEPSEN neuerlich untersucht und beschrieben (1934), wobei verschiedene Ungenauigkeiten der ersten Beschreibung berichtigt werden konnten. Vor kurzem habe ich über die wahrscheinliche Lebensweise und die Funktion der eigenartig gestalteten, vergrößerten Unterkieferprämolaren von *Stehlinella* Untersuchungen angestellt (Studien über vergrößerte Einzelzähne des Vordergebisses der Wirbeltiere und deren Funktion. — Diese Zeitschrift, VIII., 1944, S. 35—37).

erhaltenen beiden Unterkieferäste und mehrere weitere Skelettreste belegt. Es war ein junges Tier, etwa von der Größe eines Fischotters. Das Lebensalter ist dadurch bezeichnet, daß der letzte Molar zwar bereits durchgebrochen war, keiner der Zähne aber Abnutzungsspuren aufweist.

Das gleiche Lebensalter aller zu *Thryptacodon australis* gehörenden Knochen macht es nahezu sicher, daß alle im Mason-Pocket gefundenen Reste dieser Art einem einzigen Individuum angehören.

Das erhöht die Wahrscheinlichkeit, daß dieses junge Raubtier der Bewohner des unterirdischen Baues war, in den es 69 Beutetiere hineingeschleppt hatte, um sie zu verzehren. Nach seiner letzten Jagd ist aber allem Anschein nach der Eigentümer des Baues von einem plötzlichen Tode ereilt worden.

Die 70 Säugetiere des Mason-Pocket waren in einem feinen grauen Schiefer eingebettet, der eine Einlagerung in einem fleckigen, purpurfarbigen bis braunen Ton bildete. Das erklärt das ganze Vorkommen und den Fossilisationsvorgang sehr einfach.

Der Bewohner des Baues, wahrscheinlich ein nächtlicher und daher bei Tage schlafender Räuber, wurde von einem das Gelände plötzlich überschwemmenden Hochwasser überrascht, ertränkt und verschüttet. So ist der ganze Bau mitsamt seinem Eigentümer und den ganzen Resten seiner letzten und der früheren Jagdbeute von einer Schlammschicht ausgefüllt worden, die später zu dem Schiefertone des „Mason-Pocket“ erhärtete.

Wenn *Thryptacodon australis*, wie es für ein im Erdboden seinen Bau anlegendes Raubtier wahrscheinlich ist, in der Nacht auf Raub auszog, dann sind auch seine Beutetiere aller Wahrscheinlichkeit nach nächtliche Tiere gewesen.

Und wenn *Thryptacodon* ein Raubtier war, das in der Erde wohnte und nachts auf Raub ausging, dann ist es kaum wahrscheinlich, daß die von ihm gejagten Tiere Baumtiere gewesen sind.

Nun finden wir aber in der Liste der Beutetiere aus dem Mason-Pocket eine Beutelrattenart, *Peradectes elegans*, mit 20 Individuen vertreten.

Die arborikolen Arten der Didelphyiden streifen nächtlicherweile umher und bewegen sich durchaus nicht ausschließlich im Gebüsch oder im Geäst der Bäume, sondern gehen auch auf dem Boden ihrer Nahrung nach, wo sie eifrig jagen. Diese Lebensgewohnheiten der Beutelratten würden es leicht erklären, daß ein erdbewohnendes Raubtier bei seinen Raubzügen solchen nächtlich jagenden Beutelratten begegnete und ihnen, trotz der Bissigkeit der Überfallenen, den Garaus machen konnte, wozu schon der Größenunterschied zwischen einem *Peradectes* und einem wenn auch noch jungen *Thryptacodon australis*, dem letzteren eine zweifellos bessere Aussicht bei einem Kampf geben mußte.

Für die Beurteilung des Falles scheint mir jedoch nicht ohne Bedeutung zu sein, daß nach der von SIMPSON selbst gemachten ausdrücklichen Angabe die Beutelrattengattung *Peradectes* „als ein geradezu idealer struktureller Vorläufer“ der rezenten Gattung *Marmosa* zu betrachten sei.

Nun wird aber über die Lebensweise der Arten dieser südamerikanischen Beutelrattengattung übereinstimmend angegeben, daß sie geradezu als erdbewohnende und keinesfalls als baumbewohnende Tiere anzusprechen sind.

Somit werden wir, bei der so nahen Verwandtschaft der rezenten *Marmosa* mit dem paleozänen *Peradectes*, zu der Vermutung berechtigt sein, daß der Räuber, der die 20 Individuen von *Peradectes elegans* in seinen Bau geschleppt hat, nicht notwendig auf Bäume hätte klettern müssen, um eine erfolgreiche Jagd zu machen, da diese Beutelrattenart mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit als eine erdbewohnende und nicht als eine arborikole Tierform angesprochen werden darf.

Stellt sich uns somit *Peradectes elegans* mit seinen 20 Individuen aus dem „Mason-Pocket“ als das eine der beiden häufigsten Kleinsäugetiere dieses Fundes dar, so reiht sich ihm *Plesiadapis gidleyi* mit gleicher Häufigkeitsziffer zur Seite. Da wir gesehen haben, daß sich *Peradectes elegans* mit Rücksicht auf seine nahe Verwandtschaft mit *Marmosa* als ein erdbewohnendes Säugetier erwiesen hat, so haben wir nunmehr zu prüfen, ob der Primate *Plesiadapis* ein arborikoles Kleinsäugetier gewesen ist oder nicht.

Plesiadapis hatte ein Gebiß, das uns jetzt genau bekannt ist und eine sichere Beurteilung seiner Funktion zuläßt. Schon W. D. MATTHEW hatte (1917) auf den ausgesprochenen Spitzmauscharakter des Vordergebisses von *Plesiadapis* (= *Nothodectes*) hingewiesen; die Ähnlichkeit der so eigenartig gestalteten Vorderzähne der *Soricidae* (*Sorex*, *Neomys*, *Pachyura*, *Crocidura*) mit jenen der Gattung *Plesiadapis* ist in der Tat außerordentlich weitgehend. Die Backenzähne von *Plesiadapis* haben dagegen viel mehr Ähnlichkeit mit jener der *Lemuroidea*. Immerhin ist der Spitzmauscharakter des Vordergebisses von *Plesiadapis* so ausgesprochen, daß wir durchaus zu dem Schluß berechtigt sind, daß *Plesiadapis* eine insektivore Lebensweise geführt hat.

Daraus darf nun aber keineswegs der Schluß abgeleitet werden, daß *Plesiadapis* etwa arborikol gewesen ist.

Schaltet man, wie dies SIMPSON vorgeschlagen hat, die *Tupaïidae* mit den rezenten Gattungen *Tupaia* und *Ptilocercus*, die eine Lebensweise wie unser Baumeichhörnchen führen, aus dem Kreise der *Insectivora* aus, so bleiben außer den wenigen aquatischen und halbaquatischen Gattungen (*Potamogale*, *Neomys*, *Nectogale*, *Limnogale*, *Myogale*) nur die zahlreichen

rein terrestrischen Insektenfresser übrig, unter denen es auch verschiedene unterirdische Grabtiere gibt (*Centetes*, *Solenodon*, *Urotrichus*, *Talpa*, *Chrysochloris*, *Chalcochloris*). Die meisten Insectivoren sind ausgesprochene Trockenlandbewohner, aber jedenfalls keine Baumkletterer. Dies hängt zweifellos damit zusammen, daß der Erdboden ein reiches Insektenleben trägt und daß daher die von Insekten lebenden Tiere auf dem Erdboden einen reicher gedeckten Tisch finden als dies im Gesträuch und auf Bäumen der Fall ist.

Daher werden wir annehmen dürfen, daß auch *Plesiadapis* und seine engeren Verwandten, die gleichfalls ein spitzmausartiges Vordergebiß besaßen und daher als insektenfressende Tiere anzusprechen sind, so wie die überwiegende Mehrzahl der *Insectivora* keine arborikole, sondern eine terrestrische Lebensweise geführt haben.

Daher kann auch das Auftreten von 20 Individuen des *Plesiadapis gidleyi* im Mason-Pocket ebensowenig wie jenes der 20 Beutelratten im gleichen Fundkomplex als ein Beweis für ein Baumleben des Jägers angesehen werden, der die 69 Kleinsäugetiere in seinen Bau geschleppt hat, sondern erklärt sich daraus, daß *Thryptacodon*, der ja wahrscheinlich der Eigentümer des „Mason-Pockets“ war, als terrestrisches Raubtier lebte und so die terrestrische Beutelratte (*Peradectes elegans*) und den terrestrischen Primaten (*Plesiadapis gidleyi*) fing.

Gehen wir zu der dritthäufigsten Kleinsäugerart aus dem „Mason-Pocket“ über, so tritt uns der Multituberkulate *Ectypodus musculus* aus der Familie der *Ptilodontidae* mit (+) zwölf Individuen entgegen. Das Backenzahngebiß von *Ectypodus* entspricht durchaus dem *Plagiaulax*-typus; ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß dieser Gebißtypus dafür geeignet gewesen sein muß, weichfleischige Früchte mit harter Schale zu durchschneiden. Da solche Früchte durchaus nicht Waldfrüchte zu sein brauchen, sondern im Gegenteil gerade bei jenen Pflanzen häufig anzutreffen sind, die in trockenen Gebieten, also in Wüsten und Halbwüsten leben, so entspricht auch das Vorhandensein dieses Multituberkulaten in den Paleozänschichten Südwestcolorados durchaus dem Bilde, das wir uns aus dem Vorkommen der bisher besprochenen Kleinsäugetierarten machen müssen. Es liegt nicht der geringste Grund dafür vor, in *Ectypodus musculus* eine arborikole Form zu erblicken, ebensowenig als für alle anderen nach dem *Plagiaulax*typus gestalteten Multituberkulaten des Mesozoikums und der Alttertiärzeit.

So kommen wir also auch für das dritthäufigste Kleinsäugetier aus dem „Mason-Pocket“ dazu, eine terrestrische, aber keine arborikole Lebensweise zu erschließen.

Die gleiche Lebensweise scheint aber auch *Phenacolemur frugivorus* geführt zu haben, der durch sieben Individuen im „Mason-Pocket“ ver-

treten war. Für diesen Primaten ist die Vergrößerung des vordersten unteren Prämolaren sehr bezeichnend; das ist derselbe Weg, der im weiteren Verlaufe und in weiterer Steigerung zu dem Gebißtypus geführt hat, den wir bei den Gattungen *Carpolestes* und *Carpodaptes* antreffen, die ich gleichfalls als Vertreter des „Plagiaulaxtypus“ angesprochen habe. *Phenacolemur*, *Carpolestes* und *Carpodaptes* haben aller Wahrscheinlichkeit nach dieselbe Nahrungsweise geführt und sich von hartschaligen Früchten mit weichem Fleisch genährt. Wie für die übrigen Vertreter des Plagiaulaxtypus ist auch für *Phenacolemur* eine terrestrische Lebensweise anzunehmen.

Von echten Insektenfressern liegen aus dem „Mason-Pocket“ zwei Vertreter vor: *Leptacodon tener* und *Xenacodon mutilatus*. Beide gehören der Familie der *Leptictidae* an. Da, wie wir schon früher erörtert haben, die Insektenfresser vorwiegend Bodentiere sind, so haben wir keinen zwingenden Grund, für diese beiden Leptictiden eine arborikole Lebensweise anzunehmen. Das gleiche gilt wohl auch für den in morphologischer Hinsicht allerdings noch nicht vollständig bekannten *Labidolemur soricoides*, der zur Familie der *Apatemyidae* gestellt wird. Wie schon der Speciesname ausdrückt, bestehen im Gebiß des Unterkiefers weitgehende Ähnlichkeiten mit den Spitzmäusen. Daher ist es wahrscheinlich, daß auch dieser insektivore Primate eine Lebensweise wie die meisten Insektenfresser führte, also eine bodenbewohnende und nicht eine baumbewohnende.

Sehen wir von der in ihrer systematischen Stellung noch unsicheren merkwürdigen *Zanicteris paleocena* ab, die vielleicht zu den Fledermäusen gehört und daher vielleicht arborikol war, so bleibt von den Kleinsäugetieren des „Mason-Pocket“ nur mehr der zu den *Tarsioidea* gehörige *Navajovius kohlhaasae* übrig. Wie wir später noch zu erörtern haben werden, beweist die morphologische Zugehörigkeit von *Navajovius* zu den *Tarsioidea* noch nicht, daß dieser paleozäne Primate die gleiche Lebensweise wie der lebende *Tarsius* geführt hat. Wir werden auch in diesem Falle unser Urteil über die Lebensweise von *Navajovius* von einer kritischen Erwägung aller Anpassungsmerkmale abhängig machen müssen.

Der Versuch, die Frage nach der Nahrungsweise der Kleinsäugetiere aus dem „Mason-Pocket“ und den Lebensraum derselben zu beantworten, hat somit zu einem ganz anderen Ergebnis geführt, als es das Untersuchungsergebnis von G. G. SIMPSON gewesen ist, der in seiner zusammenfassenden Übersicht der Tiffanyfauna aus dem „Mason-Pocket“ zu dem Schluß gekommen war, daß „it seems clear that the majority of the Mason Pocket animals, and perhaps all of them, were arboreal“.

Der Lebensraum der Mason-Pocket-Fauna ist allem Anschein nach ein trockenes, sandiges, bebuschtes Hochland gewesen, das durchaus nicht den Charakter eines tropischen, feuchten Waldes oder

Waldsumpfes besessen haben kann, den man sich so gerne als die eigentliche Urheimat und den ursprünglichen Lebensraum der verschiedenen großen Säugetierstämme vorstellt. Und ganz besonders scheint man sich die Primaten der Gegenwart und Vergangenheit nur in einem tropischen Regenwald vorstellen zu können. Wenn man von den Halbaffen Madagaskars spricht, so meint man fast immer, daß diese merkwürdigen und in so vielen Hinsichten trotz zahlreicher hoher Spezialisierungen primitiven Primaten in tropischen, feuchten, dicht verfilzten Regenwäldern leben.

Genauere Kenntnisse von den verschiedenen Lebensformen und Lebensbedingungen Madagaskars belehren uns jedoch darüber, daß solche Vorstellungen, obwohl sie herrschend sind, keineswegs der Wirklichkeit entsprechen. Vor zwölf Jahren hat HANS BLUNTSCHLI eine Sammelreise nach Madagaskar unternommen, um dort Material zur Entscheidung bestimmter Fragen zu beschaffen, welche sich auf die Entwicklungsgeschichte madagassischer Insektenfresser und Halbaffen beziehen.

Nach BLUNTSCHLI besteht allerdings ein großer Teil der bewaldeten Gebiete Madagaskars in den schwer zugänglichen Hängen der steilen und schluchtenreichen Gebirge der Insel aus Urwäldern, aber an anderen Stellen werden diese lianenreichen, dicht verfilzten Dickichte von großen Steppen und von Trockenwäldern abgelöst, die stellenweise sogar in Halbwüsten übergehen. Gerade in diesen dünnen, in der Trockenzeit geradezu lebensfeindlich erscheinenden Gebieten leben sehr merkwürdige Halbaffen, wie der kleinste aller lebenden Primaten, der Mausmaki (*Microcebus*), den man sich im allgemeinen nicht als einen Bewohner von dünnen Buschgebieten vorzustellen pflegt. Mit dieser Lebensweise und dem Aufenthalt in derartigen Trockengebieten hängen ja auch die eigenartigen Einrichtungen zusammen, die uns in Gestalt von Fettaufspeicherungen entgegnetreten, die sich bei einigen madagassischen Lemuren finden. Beim Fettschwanzlemur (*Opolemur*), beim Katzenmaki (*Chirogale*) und beim Mausmaki (*Microcebus*) wird in der Zeit reicherer Ernährung in der Schwanzwurzelgegend ein Fettvorrat aufgespeichert, der von den Tieren in der Zeit des Trockenzeitschlafes wieder aufgebraucht wird, so wie bei manchen Säugetieren vor dem Winterschlaf Fett aufgespeichert wird, von dem die Tiere in der Zeit des Winterschlafes zehren. Ebenso ist ja auch beim Mammut ein starker Fettt buckel ausgebildet gewesen, der als Kräfte-reservoir für die Winterszeit gedient hat und der in seiner Lage und Form aus vielen Zeichnungen, Gemälden und plastischen Darstellungen des Eiszeitmenschen bekannt wurde. Die Fettsammlungen beim Fettschwanzschaf oder bei den Kamelen gehören zu denselben Erscheinungen.

Es wird also auch aus diesen Gründen notwendig sein, bei der Rekonstruktion der vorzeitlichen Lebensräume, die wir mit den verschiedenen uns bisher bekannt gewordenen vorzeitlichen Vertretern des Primaten-

stammes in Gedanken zu bevölkern pflegen, sich nicht an das landläufige Vorstellungsschema des tropischen Regenwaldes zu halten.

Das gilt zunächst für das Paleozän Nordamerikas, aber es gilt auch für die darauffolgende untereozyäne Wasatchformation. Wo diese Schichten genauer untersucht worden sind, zeigt sich aus dem Gesamtcharakter der Lagerungsverhältnisse und aus der Beschaffenheit der Sedimente, daß sich die geologischen Verhältnisse von der oberen Paleozänzeit bis in die Untereozänzeit Nordamerikas nicht durchgreifend verändert zu haben scheinen. Wildbäche haben in kleinere und größere, meist flache Wannen und Becken Schotter und Sand aufgeschüttet; gelegentlich haben sich für längere Zeiten Wasseransammlungen in Gestalt kleinerer und größerer Seen gebildet; im ganzen und großen war es aber allem Anschein nach ein trockenes Buschland und kein dichter Tropenwald, der die Vegetation dieser Gebiete bildete.

Bei dem Überhandnehmen der Grassteppenlandschaft in Gestalt der Open Plains, wie sie für die späteren Stufen der Tertiärformation Nordamerikas kennzeichnend gewesen sind, mußten freilich die Lebensmöglichkeiten für die Primaten in der nördlichen Hälfte der Neuen Welt immer geringer werden, so daß sie allmählich aus Nordamerika verschwunden sind, obwohl sie selbst heute noch in manchen Gebieten der Vereinigten Staaten wie in Louisiana und Florida leben könnten. Es scheinen aber doch bei dem Erlöschen der in Nordamerika nur mehr aus dem oberen Mitteleozän bekannten Primatenstämme neben den Änderungen des Vegetationscharakters auch noch andere Faktoren mitgewirkt zu haben, worüber wir aber derzeit noch kein abschließendes Urteil fällen können.

Freilich waren nicht nur im Mitteleozän, sondern sicher auch noch im Obereozän und später in Nordamerika Wälder vorhanden, die arborikolen Primaten in reichem Maße die erforderlichen Existenzbedingungen geboten haben würden, wie sie die aus Nordamerika nach Südamerika ausgewanderten Stammformen der Breitenasaffen in ihrer neuen Heimat vorfanden. Aber seit dem oberen Mitteleozän ist aus Nordamerika kein Primate mehr bekannt, denn der vermeintliche Anthropomorphe *Hesperopithecus haroldcooki* aus dem Unterpliozän von Nebraska hat sich als ein fossiles Pekari erwiesen, das durch die allerdings sehr große Ähnlichkeit der Form seiner Backenzähne das Vorhandensein von Menschenaffen in dieser späten Zeit des Neogens auf dem Boden Nordamerikas eine Zeitlang vorgetäuscht hat.

Fehlen der *Anthropoidea* in Nordamerika.

Wenn wir es versuchen, der Frage näherzutreten, ob wir heute schon etwas über das Ursprungsgebiet der Primatenstämme auszusagen vermögen, so werden wir feststellen müssen, daß die Gruppe der *Anthropoidea* vor der Besiedlung Nordamerikas durch den Menschen dort

niemals heimisch gewesen ist. Die Platyrrhinen stammen, soweit wir heute erkennen können, von Primaten ab, die in die Nähe der Lemuroidengattung *Notharctus* gehören, die aus dem Mitteleozän Wyomings bekannt ist und von deren Skelettbau wir eine gute und sehr vollständige Kenntnis besitzen. Von anderen Angehörigen der Gruppe der *Lemuroidea* sind aller Wahrscheinlichkeit nach die Katarrhinen abzuleiten, aber da niemals auch nur die geringste Spur eines Katarrhinen aus dem Tertiär Nordamerikas nachgewiesen werden konnte und Südamerika als Ursprungsgebiet der Katarrhinen überhaupt nicht in Betracht kommen kann, ist das Entstehungszentrum dieses Primatenstammes unbedingt in die Alte Welt zu verlegen.

Hier lassen uns allerdings bis jetzt die geologischen Urkunden über das Auftreten von Katarrhinen im Paleozän und Eozän im Stich. Erst im Unteroligozän Ägyptens treten uns die ersten Katarrhinen in Gestalt des zu den Gibbons gehörenden *Propliopithecus* und in dem merkwürdigen *Parapithecus* entgegen, so daß wir aus dem Vorhandensein dieser beiden Anthropomorphen zu der Vermutung kommen dürfen, daß die Entstehung der Menschenaffen vielleicht auf dem Boden Afrikas, jedenfalls aber in der Alten Welt erfolgt ist.

Geschichte und ursprünglicher Lebensraum der *Tarsioidea*.

Die Geschichte der *Tarsioidea* zeigt, daß im oberen Paleozän die *Tarsioidea* nur aus Nordamerika bekannt sind, während bis jetzt keine Spuren dieses Primatenstammes aus gleichalterigen Bildungen Europas vorliegen. Die *Tarsioidea* scheinen sich aber bald darauf auch in Eurasien ausgebreitet zu haben, denn schon aus dem Untereozän von Orsmael in Belgien liegt eine Art (*Omomys belgicus* TEILHARD) vor; in Nordamerika sind fünf verschiedene Arten derselben Gattung entdeckt worden. In Europa lebten *Tarsioidea* im unteren und oberen Mitteleozän, ebenso auch in Nordamerika, aber sie lebten in Europa auch noch im Obereozän weiter, während sie in Nordamerika mit dem oberen Ende des Mitteleozäns ausgestorben sind.

Dann haben wir aus späterer Zeit bis in die Gegenwart keine Kenntnis von dem Vorkommen und der Verbreitung der *Tarsioidea*, die heute mit zwei Arten als den letzten, dem Aussterben nahen Vertretern dieses einst so weit verbreitet gewesenen Primatenstammes, der durch zahlreiche Gattungen aus dem Alttertiär Nordamerikas und Europas bekannt ist, in Insulinde leben.

Die *Tarsioidea* sind hochspezialisierte Primaten, die sich schon frühzeitig von den anderen Primatenstämmen getrennt haben und ihre eigenen Wege gegangen sind. Die verschiedenen Versuche, zwischen ihnen und den Anthropomorphen engere verwandtschaftliche Beziehungen aufzudecken, sind als gänzlich fehlgeschlagen zu betrachten.

Wenn wir der Frage nachgehen, welche Lebensweise der Koboldmaki oder das „Gespensttier“ heute führt, um daraus vielleicht einen Schluß auf die Lebensweise seiner Vorfahren ziehen zu können, soweit diese in analoger Weise gebaut und gestaltet gewesen sind, so erfahren wir aus den übereinstimmenden Berichten aller Beobachter, daß *Tarsius* nicht im Geäst, sondern im Gewurzel der Bäume wohnt und ausschließlich auf die dichten Waldungen beschränkt ist. Seine Hauptnahrung sind Insekten, aber daneben verzehrt *Tarsius* auch gelegentlich Eidechsen und soll sogar (nach CUMMING) diese aller anderen Nahrung vorziehen; andere Beobachter geben an, daß *Tarsius* neben Insekten auch Früchte frißt. JAGOR berichtet davon, daß sein gefangener *Tarsius* mit großem Behagen Heuschrecken verzehrte.

Die auffallendsten unter den verschiedenen morphologischen Eigentümlichkeiten des Koboldmakis sind neben den enorm vergrößerten Augen die hochspezialisierten Hintergliedmaßen. Die großen Augen beweisen die nächtliche Lebensweise des Tieres; der Bau und die Gestalt der hinteren Gliedmaßen sprechen für eine weit vorgeschrittene Anpassung an eine springende und hüpfende Bewegungsart. Das auf den langen und kräftigen Hinterbeinen sitzende Tier stützt sich dabei bei aufrechter Rumpfhaltung auf den langen, kräftigen, gekrümmten, am Ende mit einem Haarbüschel versehenen Schwanz, der nach meinen eigenen Beobachtungen (1931, S. 146) in weitgehender Weise in Form und Funktion an den der ägyptischen Springmaus (*Dipus aegyptiacus*), oder an den des asiatischen Pferdespringers (*Alactaga saliens*) oder an den der nordamerikanischen Taschenspringmaus (*Dipodomys phillipsii*) erinnert und beim Absprung in allen diesen Fällen die gleiche Funktion zu erfüllen hat. Die Verschiedenheiten im Baue des Hinterfußes und der Zehen bei *Tarsius* gegenüber den Springmäusen hängen, worauf ich schon vor längerer Zeit aufmerksam gemacht habe, damit zusammen, daß der Aufsprung bei *Tarsius* nicht wie bei den Springmäusen mit den Zehenspitzen, sondern mit der ganzen Fußfläche der gespreizten Zehen erfolgt, so daß in dieser Hinsicht der Koboldmaki weit mehr an einen Springfrosch als an eine Springmaus erinnert. Immerhin gibt die Gestaltung der hinteren Gliedmaßen von *Tarsius* und deren Ähnlichkeit mit jenen der Springfrösche zu denken. Beobachter, die gefangene Tarsier einige Zeit zu beobachten Gelegenheit hatten, geben übereinstimmend an, daß die Bewegungsart dieses merkwürdigen Primaten weit mehr an einen Springfrosch als an irgendein anderes Springtier erinnert.

Ist es unbedingt notwendig, den ursprünglichen Lebensraum der *Tarsioidea* im Geäst der Bäume zu erblicken oder ist auch eine andere Möglichkeit vorhanden, die Entstehung dieser sonderbaren Gliedmaßen-gestalt zu erklären?

In der Tat muß man sich fragen, warum es denn als völlig aus-

geschlossen zu betrachten sein soll, daß der ursprüngliche Lebensraum der *Tarsioidea* nicht das Geäst der Bäume, sondern vielmehr der Erdboden gewesen ist, auf dem die bipeden Springmäuse die Umgestaltung ihrer Hinterbeine in Verbindung mit der buschigen Schwanzquaste und der allgemeinen Körperhaltung erfahren haben. Auch sie sind durchaus nächtliche Tiere, wie die stark vergrößerten Augen der ägyptischen Springmaus und der anderen analog angepaßten Formen zeigen, die in unterirdischen Bauen wohnen und erst bei Anbruch der Dunkelheit ausgehen, ihre Nahrung zu suchen, die bei den Springmäusen ausschließlich aus Pflanzen besteht, im Gegensatz zu der fast reinen Insektennahrung des *Tarsius*.

Unser Baumeichhörnchen erscheint uns heute als ein so ausgesprochenes Baumtier, daß wir zunächst bei der Frage nach dem ursprünglichen Lebensraum der Sciuriden daran denken, daß ihre ursprüngliche Bewegungsart, Aufenthaltsort und Wohnort im Geäst der Bäume zu suchen sein werden. Dennoch wäre eine solche Annahme unrichtig. Wir wissen seit langem, daß die Vorfahren der Baumeichhörnchen bodenbewohnende Steppentiere gewesen sind und daß die Eichhörnchen erst sekundär zu der arborikolen Lebensweise übergegangen sind. Ebenso dürfen wir auch nicht nur aus dem Grunde, weil der rezente Koboldmaki in dichten Waldungen lebt, wo er allerdings nicht im Geäst, sondern im Gewurzel der Bäume haust, daran denken, daß sein ursprünglicher Lebensraum der Wald gewesen ist. Ich möchte ausdrücklich die Vermutung aussprechen, daß der ursprüngliche Lebensraum der *Tarsioidea* nicht der Wald, sondern das offene, trockene Buschgelände gewesen ist und daß sich bei dieser Lebensweise, die jener der lebenden Wüstenspringmäuse und Steppenspringmäuse sehr ähnlich gewesen zu sein scheint, die für die *Tarsioidea* bezeichnenden Umgestaltungen der hinteren Gliedmaßen und des Schwanzes sowie die übrigen damit zusammenhängenden Umbildungen vollzogen haben.

Nun erscheint aber auch das Auftreten des kleinen insektivoren Tarsioiden *Navajovius kohlhaasae* in der Fauna des Mason-Pocket in einem anderen Licht. *Navajovius* braucht deswegen, weil er ein Mitglied der *Tarsioidea* ist (SIMPSON hat ihn 1921 in die Familie der *Anaptomorphidae* eingereiht), kein Baumtier gewesen zu sein. Im Gegenteil, unsere Schlußfolgerung, daß die *Tarsioidea* ehemals Steppentiere gewesen sind, stimmt durchaus mit den Ergebnissen der paläobiologischen Analyse der anderen Faunenelemente aus dem Mason-Pocket überein. So brauchen wir nicht zu der Annahme zu greifen, daß der Räuber, der die 69 Kleinsäugetiere in seinen Bau zusammenschleppte, wo ihn der Tod ereilte, auf Bäume klettern mußte, um die drei Stücke des *Navajovius kohlhaasae* zu erbeuten, die sich in seinem Bau gefunden haben. Er hat sie aller Wahrscheinlichkeit nach auf seinem nächtlichen Raubzug im offenen Gelände

ebenso wie die anderen erdbewohnenden Kleinsäuger gefangen, die er in seinen Bau trug.

Ursprüngliche Lebensformen und Lebensräume der *Chiromyoidea*.

Wie in so vielen anderen Fällen hat man auch im Falle der Beurteilung der Lebensweise der ältesten bis jetzt bekannten Vertreter des Stammes der *Chiromyoidea* daran gedacht, daß diese kleinen Primaten ungefähr die gleiche Lebensweise wie der rezente *Chiromys* geführt haben. Das ist durchaus unwahrscheinlich, ebenso wie es für die Vorfahren der rezenten *Tarsioidea* gilt.

Schon 1931 habe ich (S. 292) darauf hingewiesen, daß die Lebensformen der Plesiadapiden weit eher mit denen der Nagetiere als mit denen der Halbaffen oder Affen zu vergleichen sind. Die Lebensweise des madagassischen Fingertiers ist, wie schon der höchst eigenartige Bau des dritten Fingers zeigt, der heute zum Auskultieren von hohlen Ästen und Stämmen sowie zum Herausholen von Insektenlarven aus dem Inneren derselben benutzt wird, eine hochspezialisierte. Daß die fossilen Vertreter der *Chiromyoidea*, soweit ihr Vordergebiss einen engeren Vergleich mit *Chiromys* zuläßt, ihre Vorderzähne schon im Alttertiär zum Durchbeißen von Pflanzenteilen verwendet haben dürften, ist sehr wahrscheinlich. Von einem „Nagen“ im Sinne der Rodentier kann dabei freilich nicht die Rede sein.

Wenn wir uns die Frage vorlegen, ob irgendwelche zwingende Gründe für eine arborikole Lebensweise der paleozänen und eozänen Plesiadapiden und der anderen Vertreter der *Chiromyoidea* aus dieser Zeit sprechen, so müssen wir sagen, daß solche Gründe zwingender Art keineswegs bestehen. Da für *Plesiadapis* und die sich anschließenden Gattungen aus dem Charakter des Vordergebisses wie des Backengebisses mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit eine insektivore Lebensweise zu erschließen ist, so ist es weit wahrscheinlicher, daß diese eigenartigen Primaten Erdbewohner, aber keine Baumbewohner waren, da ja die Mehrzahl der heute lebenden Insektivoren eine terrestrische Lebensweise führt.

Herkunft und ursprünglicher Lebensraum der *Tupaiioidea*.

Wenn wir erwägen, daß die Vorfahren unserer Baumeichhörnchen Steppentiere gewesen sind, die wahrscheinlich auf Gattungen wie *Paramys* aus dem nordamerikanischen Untereozän sowie auf Formen zurückgehen, wie sie durch zwei Gattungen (*Baënomys* und *Eurymylus*) aus den paleozänen Gashato Beds der Mongolei repräsentiert werden, und daß also das arborikole Leben der Baumeichhörnchen eine sekundäre Anpassung darstellt, so wird auch der Gedanke nicht mehr so abenteuerlich erscheinen, daß möglicherweise auch die insektivoren Spitzhörnchen oder

Tupaioidea ebenso wie der Koboldmaki von erdbewohnenden Vorfahren abstammen, die wie die meisten anderen Insektenfresser im trockenen Gelände lebten. Da die habituelle Ähnlichkeit zwischen einem Baumeichhörnchen und einem Spitzhörnchen in die Augen fällt, und wenn wir bedenken, daß das Baumeichhörnchen seine strukturellen Merkmale nicht erst während des Baumlebens, sondern beim Leben auf dem Erdboden erworben hat, so ist die hier ausgesprochene Vermutung eines terrestrischen Lebens der Vorfahren der rezenten *Tupaioidea* kaum von der Hand zu weisen.

Herkunft und Ursprungsraum der *Anthropoidea*.

Wenden wir uns dem letzten großen Stamm der Primaten, den *Anthropoidea* zu, so haben wir bereits über die vermutliche Abstammung der *Platyrrhina* von einer Vorfahrengruppe gesprochen, die in der Nähe der aus dem oberen Paleozän und unteren Eozän Nordamerikas bekannten *Notharctinae* zu suchen ist. Die *Notharctinae* werden durch die Gattungen *Pelycodus*, *Notharctus*, *Protoadapis* und *Aphanolemur* vertreten und bilden mit der Unterfamilie der *Adapinae* (*Adapis* im Mitteleozän und Ober-eozän Europas) die Familie der *Adapidae*. Wenn wir also auch beiläufig wissen, wo und wann die Platyrrhinen entsprungen sind, so kennen wir doch bis heute keine fossilen Primaten, die wir als die Vorfahren oder als nahe Verwandte einer Vorfahrengruppe der Katarrhinen ansprechen dürften.

Damit ergibt sich auch, daß wir über den ursprünglichen Lebensraum der Katarrhinen einstweilen so gut wie nichts auszusagen vermögen. Das einzige, was uns einen sicheren Boden für Überlegungen über Ursprung und Herkunft der Katarrhinen darzubieten vermag, ist die Summe von Übereinstimmungen im morphologischen Bau der Breitnasenaffen und der Schmalnasenaffen, wie sie von MAX WEBER zusammenfassend dargestellt worden ist. Die Trennung der beiden Hauptstämme der *Anthropoidea*, der *Platyrrhina* und der *Catarrhina*, muß schon in sehr früher Zeit erfolgt sein, und wir dürfen vermuten, daß sich dieses Ereignis noch in paleozäner Zeit vollzogen hat.

Da die Katarrhinen auf die Alte Welt beschränkt geblieben sind und erst als Vertreter der Hominiden den Boden der beiden amerikanischen Kontinente betreten haben, so ist es wohl wahrscheinlich, daß die Entstehung der *Catarrhina* nicht auf dem Boden Nordamerikas, sondern auf eurasiatischem Boden erfolgt ist. Mehr läßt sich darüber nicht sagen.

Hingegen werden wir annehmen dürfen, daß das arborikole Leben in der Geschichte der Katarrhinen schon sehr frühzeitig erworben worden sein muß, ohne daß es in dieser frühen Zeit zu weitgehenden Anpassungen an die Bewegungsart im Geäst und an den Aufenthalt auf Bäumen gekommen ist. Erst später sind sowohl im Stamm der Platyrrhinen wie im

Stamm der Katarrhinen Spezialisierungen aufgetreten, wie sie in extremer Form einerseits durch die Gattung *Ateles* in Südamerika, andererseits durch die altweltlichen Gibbons repräsentiert werden. Das sind aber Anpassungswege an eine Lebensweise, die weitab von der Spezialisierungsrichtung der Gliedmaßen der Hominiden liegen. Von solchen extremen Hängekletterformen wie *Ateles* und *Hylobates* führt keine Brücke zu den *Anthropi*.

Auch die heute lebenden Großmenschenaffen, die sich um den Gorilla und den Schimpansen gruppieren, sind weit mehr an das Kletterleben angepaßt als es die Hominiden und deren unmittelbare Ahnen jemals gewesen sind. Leider kennen wir noch immer so wenig Gliedmaßenreste der neogenen Menschenaffen, unter denen besonders *Dryopithecus darwini* und *Dryopithecus germanicus* der Abzweigungsstelle der Hominiden nahe stehen, daß wir über den Lebensraum der unter dem Begriff der „Gattung“ *Dryopithecus* vereinigten neogenen Menschenaffen nicht sehr viel auszusagen vermögen.

Dennoch ist es keineswegs aussichtslos, eine Antwort auf die Frage nach dem Lebensraum der Vorfahren des Menschen aus der morphologischen Analyse der Gliedmaßen des lebenden Menschen finden zu wollen. Aus dem Skelett des menschlichen Hinterfußes ergibt sich eine Fülle von Anhaltspunkten, die uns helfen, eine Antwort auf die Frage zu finden, wie der Mensch seinen bipeden Gang erworben hat und wie die Gliedmaßen seiner Vorfahren beschaffen gewesen sein müssen, bevor er den heutigen Spezialisationszustand seiner Gliedmaßen erreicht hat.

Schon bei früheren Gelegenheiten habe ich versucht, darzulegen, daß der Mensch kaum jemals in seiner Vorgeschichte ein so ausgesprochenes Baumleben wie die Mehrzahl seiner weiteren Verwandten aus dem Stamme der *Catarrhina* geführt hat. Niemals haben die Vorfahren des Menschen eine Bewegungsart wie die heute lebenden Menschenaffen besessen und niemals in seiner Vorgeschichte hat der Mensch, trotz seiner verwandtschaftlichen Beziehungen zu Gorilla und Schimpanse, ein Kletterleben auf Bäumen geführt wie diese Großmenschenaffen, von denen übrigens der Berggorilla einen entschiedenen Schritt zum Bodenleben gemacht hat. Der Menschenfuß ist durch einen Bau gekennzeichnet, der beweist, daß zwar in einer weit zurückliegenden Zeit seine Vorfahren arborikol waren, daß sie aber niemals in ihrer Vorgeschichte so weitgehende und durchgreifende Umgestaltungen ihrer Gliedmaßen bei dieser Bewegungsart erworben haben wie der Gorilla oder der Schimpanse. Dadurch unterscheiden sich ja die *Anthropi* durchgreifend von den ihnen nächstverwandten Großmenschenaffen.

Der Menschenfuß ist in hohem Grade geeignet, in felsigem Gelände als Standfuß und Kletterfuß Dienste zu leisten. Das spricht, wie ich schon bei früheren Gelegenheiten darzulegen versucht habe, entschieden

dafür, daß die menschlichen Vorfahren schon sehr frühzeitig in ihrer Geschichte vom Baumleben zu einem Leben in felsigem Berggelände übergegangen sind. Der Mensch ist nicht ein Kind der Wälder und er ist auch kein Kind der ebenen Steppe, sondern er ist ein Kind der Berge, und weder das Klettern im Geäst der Bäume noch das Gehen und Laufen in der Ebene, sondern das Klettern, Steigen und Springen im Gefels muß die ursprüngliche Bewegungsart der Menschenaffen gewesen sein.

Darum sind auch, aller Wahrscheinlichkeit nach, seine ursprünglichen Zufluchtsorte die Verstecke in Felsenspalten und in Berghöhlen gewesen und erst spät in seiner Geschichte konnte er es wagen, sich auch auf offener Steppe den Nachstellungen seiner Feinde zu entziehen.

So vermögen wir auch, trotz der sehr dürftigen Anhaltspunkte in Gestalt fossiler Überreste, aus der Analyse des Gliedmaßenskeletts und, wie ich hinzufügen will, selbstverständlich auch aus der Analyse der Muskulatur sowie in Zusammenhang damit auch aus der Analyse aller übrigen Körperteile wie der Wirbelsäule usw. ein Bild über die Körperhaltung und Bewegungsart und somit, auf diesem Umwege, auch über den ursprünglichen Lebensraum der Angehörigen dieses Primatenstammes zu gewinnen.

Faunenaustausch zwischen Nordostasien und Nordamerika in der Alttertiärzeit.

Diese Überlegungen lassen uns jetzt auch die Frage nach den Möglichkeiten eines Faunenaustausches und von Faunenwanderungen zwischen Nordamerika und Eurasien in einem anderen Licht als früher erscheinen. Wenn der Lebensraum der alttertiären *Tarsiioidea* wie der der Plesiadapiden nicht in dichten, tropischen, feuchtwarmen Sumpfwäldern, sondern in trockenen, offenen Buschwäldern, ja in einem Gelände von einem ähnlichen Charakter wie der ostafrikanischen Pori zu erblicken ist, dann ist es auch nicht mehr notwendig, während der Wanderungen der Primatenstämme für das Verbindungsgebiet zwischen Eurasien und Nordamerika das Vorhandensein von dichten Tropenwäldern anzunehmen. Freilich muß das Klima dieses Verbindungsgebietes weit wärmer gewesen sein als heute; es wird wahrscheinlich sogar einen subtropischen Charakter besessen haben. Das Wesentliche für die rekonstruktive Beurteilung des Landschaftscharakters dieser Gebiete bleibt jedoch, daß wir dabei an trockene, offene Gelände mit lockerer Buschvegetation und nicht an geschlossene, dichte Tropenschungel zu denken haben werden.

Landschaftscharakter der Ursprungsräume der Primatenstämme.

Wenn ich es versuche, abschließend ein Bild über die Ergebnisse dieses Versuches einer Analyse des Problems von den ursprünglichen Lebensräumen der verschiedenen Primatenstämme zu zeichnen, so sieht dieses

Bild in vielen Teilen ganz verschieden von jenem aus, das wir uns bisher meist zu machen gewohnt waren. Mußten wir leider auch eine Anzahl von Fragen unbeantwortet lassen, so konnten wir doch auf einige eine bestimmte Antwort zu geben versuchen, die sich von den bisherigen wesentlich unterscheidet.

So haben wir es versucht, die Frage aufzurollen, welche Lebensräume die alttertiären Primaten Nordamerikas bewohnt haben und konnten durch die Analyse der Fauna des Mason-Pocket in Südwestcolorado zeigen, daß es sich hier um den unterirdischen Bau eines paleozänen Raubtiers handelt, das nicht weniger als 69 Kleinsäuger als Beute in seinen Bau zusammengeschleppt hatte, wo es der Tod durch ein plötzlich einbrechendes Hochwasser ereilte. Die Analyse der verschiedenen Arten dieser Kleinsäugerfauna setzte uns in die Lage, die Frage nach dem Lebensraum dieser verschiedenen Arten von Kleinsäugetieren zu beantworten.

Dieser Lebensraum ist bisher als ein tropischer, feuchtwarmer Wald angesehen worden. Er kann jedoch diesen Charakter nicht gehabt haben. Mag auch an diesen Lebensraum der Paleozänfauna des Mason-Pocket ein feuchtwarmer Wald begrenzt haben, etwa in derselben Weise, wie heute die trockene Schirmakaziensteppe der afrikanischen Pori an die Streifen der feuchten Sumpfwälder an den Ufern des Zambesi grenzt, so war er doch zweifellos ein trockenes, sandiges Gelände, wahrscheinlich mit verstreuter Buschvegetation, wie sie heute noch in Madagaskar den Lebensraum vieler Halbaffen bildet, die wir uns meist als Bewohner des feuchtwarmen, dichten, lianenverfilzten Regenwaldes vorzustellen pflegen.

Immer wieder kommen wir bei Versuchen einer Beantwortung der Frage nach dem Wesen und dem Zustande der vorzeitlichen Lebensräume, welche die Geburtsräume der aufstrebenden, großen Stämme des Tierreiches im Bereiche der Festländer gewesen sind, zu der zunächst unerwarteten Antwort, daß feuchte Tropenwälder und Tropensümpfe als solche Ursprungsräume nicht in Betracht kommen und daß sich somit alle Bemühungen, diese Räume als die Geburtsstätten eines aufstrebenden Landwirbeltierlebens zu betrachten, nur als mehr oder weniger grobe Verzerrungen der tatsächlichen Vorgänge darstellen.

Immer klarer tritt in Erscheinung, daß die feuchtwarmen Tropenwälder und Tropensümpfe nicht Geburtsstätten aufblühender und sich zu reicher Formenfülle entwickelnder Stämme sind und gewesen sind, sondern daß sie sich als die letzten Zufluchtsräume der letzten Ausläufer verschiedener Stämme erweisen, die sich vom stärkeren Kampf ums Dasein in den bergenden Schutz dieser Räume zurückgezogen haben. Freilich dürfen wir uns nicht andererseits zu der Vorstellung verführen lassen, daß der Tropenwald ein Lebensraum ist, in dem es keinen Existenzkampf gibt. Auch der Tropenwald ist kein Eldorado ohne Feinde und

Gefahren, aber für viele Tiere ist er doch eine Stätte, die ihnen das Optimum der Lebensbedingungen unter weitreichendem Schutz vermittelt.

Wir stehen noch immer unter dem Einfluß der seinerzeit von den führenden Paläontologen begründeten Theorie, daß alle Säugetiere ursprünglich arborikol gewesen seien. Man hat dies bei der Beantwortung der Frage nach der Urheimat des Menschengeschlechtes und der Primaten überhaupt als eine Selbstverständlichkeit angesehen. Heute betrachten wir diese Frage in einem anderen Licht. Selbst wenn wir meinen, daß der „als lebendes Fossil“ seit dem Alttertiär überlebende Koboldmaki noch heute in seinem ursprünglichen Lebensraum und Entstehungsraum lebe, so werden wir dies dahin zu berichtigen haben, daß *Tarsius* durchaus nicht seit jeher ein Baumtier gewesen ist, weil er heute, zwar nicht im Geäst der Bäume, vielmehr im Gewurzel derselben wohnt, sondern daß er in dieser Gewohnheit noch ein Erbteil aus der Zeit seiner terrestrischen Lebensweise mit sich führt, als er sich noch seine Schlupfwinkel zwischen dem Wurzelgestrüpp des freien Buschgeländes suchte. Viele bisher rätselhafte Merkwürdigkeiten des Koboldmakis erklären sich daraus, daß seine Ahnen im Alttertiär eine Lebensweise geführt zu haben scheinen, wie sie die bipeden Wüstenmäuse führen und daß die heutige Lebensweise des *Tarsius* eine sekundäre ist. Der Aufenthaltsort der alttertiären *Tarsioidea*, die zweifellos Insektenfresser waren, ist wahrscheinlich eine offene Buschsteppe von ähnlichem Charakter gewesen, wie sie heute beispielsweise die trockene, sandige Steppe mit Buschvegetation ist, die in Madagaskar mehrere Vertreter der *Lemuroidea* beherbergt, bei denen sich Einrichtungen zum Schutze gegen den Nahrungsmangel in der Trockenzeit, in Gestalt von Fettaufspeicherungen an verschiedenen Körperstellen, ausgebildet haben.

Daß unsere nächsten Verwandten aus dem Kreise der Primaten nicht mehr in ihrem ursprünglichen Lebensraum leben, den wir auch als den der Hominiden ahnen betrachten müssen, sondern daß sie heute in Asylen wohnen, aus denen niemals, zu keiner Zeit der Lebensgeschichte, neue, erfolgreiche Stämme hervorgegangen sind, wissen wir schon seit längerer Zeit. Die Entstehung des Menschengeschlechtes kann nicht in dichten, tropischen Wäldern zwischen den Wendekreisen erfolgt sein, aus denen heraus die Eroberung der Welt hätte erfolgen müssen, sondern sie ist, wie ich schon früher (1931) auseinanderzusetzen versucht habe, in Lebensräumen vor sich gegangen, die wir als ein felsiges Berggelände kennzeichnen, ein Lebensraum, der in seinen harten Lebensformen und Lebensbedingungen den menschlichen Vorfahren zwang, den Kampf ums Dasein in anderer Form als seine entfernteren, verweichlichten Verwandten in den Tropenwäldern, aufzunehmen und sich im Kampf ums Dasein fortschreitend zu bewähren.

Zusammenfassung.

1. Bisher galt es als feststehend, daß alle Primaten, somit auch die ältesten bis jetzt bekannten Primaten aus dem mittleren und oberen Paleozän, eine arborikole Lebensweise geführt haben.

2. Der allgemeine Charakter der dem Paleozän angehörenden Fundschichten fossiler Primaten auf dem Boden Nordamerikas spricht dafür, daß diese Schichten in einer sandigen, trockenen Gegend gebildet worden sind. Schon seit dem Beginn der Ablagerung der Puercoschichten hat dieser Landschaftscharakter geherrscht, wie u. a. aus dem Vorhandensein zahlreicher Larvenlöcher von Grabwespen (*Bembex?*) an der Basis des Puercosandsteins am Südrande des Polecat Basins in Wyoming hervorgeht.

3. Im Jahre 1916 entdeckte WALTER GRANGER in Südwestcolorado unweit der Grenze gegen Neumexiko in der Nähe von Ignacio, beim Mason-Schoolhouse, in einer Einsenkung des bunten Paleozäntons eine von einem feinen, grauen schieferigen Ton erfüllte Tasche, die seither als „Mason-Pocket“ in der paläontologischen Literatur bekannt ist. Die Bedeutung dieses Fundes besteht darin, daß der kaum einen Quadratmeter bedeckende Schieferblock nicht weniger als 70 Individuen verschiedener Kleinsäugetiere enthielt, die elf Arten angehörten.

4. Aus der im Jahre 1935 von G. G. SIMPSON veröffentlichten Beschreibung der Kleinsäugetierfauna des „Mason-Pocket“ geht hervor, daß sich die 70 Individuen des Tonblockes derart verteilen, daß 20 einem Beuteltier (*Peradectes elegans*, eine mit der südamerikanischen Didelphyidengattung *Marmosa* nahe verwandte Form), weitere 20 einem Primaten (*Plesiadapis gidleyi*) und 12 (+) einem Multituberkulaten aus der Familie der *Ptilodontidae* angehören (*Ectypodus musculus*). Ein anderer kleiner Primate (*Phenacolemur frugivorus*) ist mit 7, ein weiterer kleiner Primate (*Navajovius kohlhaasae*) mit 3 Individuen vertreten.

5. Dieses Vorkommen trägt den ausgesprochenen Charakter der Ausfüllung eines unterirdischen Raubtierbaues, der bei einer Überschwemmung mit feinem grauen Schlamm gefüllt wurde, der später zu dem schieferigen Ton des „Mason-Pocket“ erhärtete. Die Reste der in diesen Bau eingeschleppten Beutetiere sind infolge dieser Zuschwemmung an Ort und Stelle erhalten geblieben.

6. Der ehemalige Besitzer dieses unterirdischen Baues liegt allem Anschein nach in dem einzigen jugendlichen Individuum des Creodontiers *Thryptacodon australis* (Familie: *Arctocyonidae*) vor, das neben den anderen 69 Kleinsäugetieren des „Mason-Pocket“ gefunden wurde. Erhalten sind: Beide Unterkieferäste mit noch nicht angekauften Zähnen, sowie verschiedene weitere, dem gleichen Lebensalter entsprechende Skeletteile, höchstwahrscheinlich einem einzigen Individuum angehörend.

7. SIMPSON hatte (1935) gemeint: „It seems clear that the majority

of the Mason Pocket animals, and perhaps all of them, are arboreal. Die paläobiologische Analyse der Kleinsäugetafauna aus dem Mason-Pocket führt jedoch zu einem anderen Ergebnis.

8. Das durch 20 Individuen vertretene Beuteltier, eine Didelphyidenart, ist, wie SIMPSON selbst hervorhob, „an ideal ancestor“ der Gattung *Marmosa*. Die Arten dieser südamerikanischen Didelphyidengattung sind nach übereinstimmenden Angaben verschiedener Beobachter geradezu als erdbewohnende und keinesfalls als arborikole Tiere zu bezeichnen. Bei der nahen Verwandtschaft von *Peradectes* mit *Marmosa* werden wir das gleiche auch für *Peradectes elegans* annehmen müssen.

9. *Plesiadapis gidleyi*, der im Mason-Pocket gleichfalls mit 20 Individuen vertreten ist, hat ein ausgesprochen spitzmausartiges Gebiß und ist zweifellos ein Insektenfresser gewesen, wie aus der Gestalt des Vordergebisses ebenso wie aus dem Baue der Backenzähne hervorgeht. Da die rezenten Insektenfresser in ihrer überwiegenden Mehrzahl Erdbewohner, aber keine Baumbewohner sind, werden wir das gleiche auch für *Plesiadapis* annehmen dürfen. Dieses Ergebnis stimmt gut mit dem allgemeinen Charakter der Sande und Sandsteine überein, welche die Hauptmasse der paleozänen Ablagerungen bilden, in denen die Reste der Tiffanyfauna begraben liegen.

10. Die dritthäufigste Säugetierart aus dem „Mason-Pocket“ ist *Ectypodus musculus*, ein multituberkulater Ptilodontide mit einem nach dem Plagiaulaxtypus gestalteten Backengebiß. Bei diesem Gebißtypus wirken die vergrößerten Prämolaren jeder Unterkieferhälfte als Halbkreis sägen, die aller Wahrscheinlichkeit nach zum Zerschneiden hartschaliger Früchte mit weichem Fleisch gedient haben. In Wüsten und Halbwüsten wie in trockenen, sandigen Buschlandschaften gibt es heute verschiedene Pflanzen mit hartschaligen und weichfleischigen Früchten, die zum Teil auf dem Erdboden liegen oder nicht hoch über ihm stehen, so daß es für Tiere, die sich von solchen Früchten ernähren, nicht erforderlich ist, eine arborikole Lebensweise zu führen.

11. Der wahrscheinlich zu den *Tarsioidea* gehörende kleine Primate *Navajovius kohllaasae* aus dem „Mason-Pocket“ ist, wie überhaupt die Mehrzahl aller bisher aus dem Alttertiär Nordamerikas und Europas bekannt gewordenen *Tarsioidea*, gleichfalls ein erdbewohnendes, insektenfressendes Kleinsäugetier gewesen. Wenn auch der rezente *Tarsius* kein ausgesprochenes Erdtier genannt werden kann, so hat er seine Wohnung doch nicht im Geäst, sondern im Gewurzel der Bäume. Sein Gliedmaßenbau ist bedingt durch die Spring- und Hüpfbewegung, die in Verbindung mit Form, Stärke und Funktion des Schwanzes steht, der beim Sitzen wie beim Absprung dieselbe Rolle spielt wie bei den Springmäusen (*Dipus*, *Dipodomys*, *Alactaga* usw.). Der Unterschied besteht nur darin, daß bei *Tarsius* (und wahrscheinlich ebenso bei den fossilen *Tarsioidea*) der Auf-

sprung nicht wie bei den Springmäusen auf die Zehenspitzen, sondern auf die gesamte Fußfläche mit gespreizten Zehen, ähnlich wie bei den Fröschen, erfolgt. Es ist kein Grund dafür vorhanden, in den fossilen *Tarsioides* arborikole Tiere zu erblicken. Sie sind wahrscheinlich Erdbewohner gewesen.

12. Obzwar heute die *Tupaioidea*, abgesehen von ihrer Nahrungsweise, eine Lebensweise wie die Baumeichhörnchen führen, ist es doch keineswegs wahrscheinlich, daß ihre Vorfahren seit jeher arborikol waren. Im Gegenteil ist es wahrscheinlich, daß die *Tupaioidea* ursprünglich ebenso wie die Vorfahren der Baumeichhörnchen Bodentiere gewesen sind.

Schrifttum.

- ¹ ABEL, O.: Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere. Jena, G. Fischer, 1931. — ² BARRELL, J.: Probable Relations of Climatic Change to the Origin of the Tertiary Ape-Man. *Sci. Monthly*, January, 1917. — ³ BLUNTSCHLI, H.: Morphologisch-embryologische Studien- und Sammelreise nach Madagaskar. *Forsch. u. Fortschr.* 8, 10. Mai 1932. — ⁴ CARLSSON, A.: Über die Tupaiidae und ihre Beziehungen zu den Insectivora und den Prosimiae. *Acta Zoologica (Schwed.)* 3, 227—270. (1922). — ⁵ GRANGER, W.: Notes on Paleocene and Lower Eocene Mammal Horizons of Northern New Mexico and Southern Colorado. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 37, 821—830 (1917). — ⁶ JEPSEN, GL. L.: New Vertebrate Fossils from the Lower Eocene of the Bighorn Basin, Wyoming. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 69, Nr. 4, 117—131 (1930). — ⁷ JEPSEN, GL. L.: Stratigraphy and Paleontology of the Paleocene of Northeastern Park County, Wyoming. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 69, Nr. 7, 463—528 (1930). — ⁸ JEPSEN, GL. L.: A Revision of the American Apatemyidae and the Description of a New Genus, *Sinclairiella*, from the White River Oligocene of South Dakota. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 74, 287—305 (1934). — ⁹ MATTHEW, W. D.: On the Osteology and Relationships of *Paramys*, and the Affinities of the *Ischyromyidae*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 28, Art. 6, 43—71 (1910). — ¹⁰ MATTHEW, W. D.: Evidence of the Paleocene Vertebrate Fauna on the Cretaceous-Tertiary Problem. *Bull. Geol. Soc. America* 25, 381—402 (1914). — ¹¹ MATTHEW, W. D.: Climate and Evolution. *Annals N. Y. Acad. Sci.* 24, 171—318 (1915). — ¹² MATTHEW, W. D.: The Dentition of *Nothodectes*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 37, 831—839 (1917). — ¹³ MATTHEW, W. D. and W. GRANGER: New Genera of Paleocene Mammals. *Amer. Mus. Novitates* 1921, Nr. 13. — ¹⁴ SIMPSON, G. G.: Mammalian Fauna and Correlation of the Paskapoo Formation of Alberta. *Amer. Mus. Novitates* 1927, Nr. 268. — ¹⁵ SIMPSON, G. G.: A New Mammalian Fauna from the Fort Union of Southern Montana. *Amer. Mus. Novitates* 1928, Nr. 297. — ¹⁶ SIMPSON, G. G. and H. O. ELFTMAN: Hind Limb Musculature and Habits of a Paleocene Multituberculate. *Amer. Mus. Novitates* 1928, Nr. 333. — ¹⁷ SIMPSON, G. G.: Third Contribution to the Fort Union Fauna at Bear Creek, Montana. *Amer. Mus. Novitates* 1929, Nr. 345. — ¹⁸ SIMPSON, G. G.: Paleocene and Lower Eocene Mammals of Europe. *Amer. Mus. Novitates* 1929, Nr. 354. — ¹⁹ SIMPSON, G. G.: A New Classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 59, Art. 5, 259—293 (1931). — ²⁰ SIMPSON, G. G.: Glossary and Correlation Charts of North American Tertiary Mammal-Bearing Formations. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 67, 79—121 (1933). — ²¹ SIMPSON, G. G.: New Paleocene Mammals from the Fort Union of Montana. *Proc. U. S. Nat. Mus.*,

Washington 83, Nr. 2981, 221—244 (1935). — ²² SIMPSON, G. G.: The Tiffany Fauna, Upper Paleocene. I.: Amer. Mus. Novitates 1935, Nr. 795; II.: Ibidem 1935, Nr. 816; III.: Ibidem 1935, Nr. 817. — ²³ SIMPSON, G. G.: Third Scarritt Expedition of the American Museum of Natural History. Science 83, Nr. 2140, 13—14 (1936). — ²⁴ SIMPSON, G. G.: Additions to the Puerco Fauna, Lower Paleocene. Amer. Mus. Novitates 1936, Nr. 849. — ²⁵ SIMPSON, G. G.: A New Fauna from the Fort Union of Montana. Amer. Mus. Novitates 1936, Nr. 873. — ²⁶ SIMPSON, G. G.: The Beginning of the Age of Mammals. Biological Reviews 12, 1—47 (1937). — ²⁷ SIMPSON, G. G.: Additions to the Upper Paleocene Fauna of the Crazy Mountain Field. Amer. Mus. Novitates 1937, Nr. 940. — ²⁸ SIMPSON, G. G.: Notes on the Clark Fork, Upper Paleocene Fauna. Amer. Mus. Novitates 1937, Nr. 954. — ²⁹ SINCLAIR, W. J.: Notes on the Tertiary Deposits of the Bighorn Basin. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 31, Art. 5, 57—67 (1912). — ³⁰ SINCLAIR, W. J. and W. GRANGER: Eocene and Oligocene of the Wind River and Bighorn Basin. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 30, 83—117 (1911). — ³¹ SINCLAIR, W. J. and W. GRANGER: Paleocene Deposits of the San Juan Basin, New Mexiko. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 33, 297—316 (1914). — ³² TATE REGAN, C.: The Evolution of the Primates. Ann. Mag. Nat. Hist., London (10) 6, 383—392 (1930). — ³³ TEILHARD DE CHARDIN, P.: Les mammifères de l'Éocène inférieur français et leurs gisements. Ann. Paléontologie, Paris 10, 171—176 (1921); 11, 1—108 (1921). — ³⁴ YOUNG, C. C.: Die stratigraphische und paläontologische Bedeutung der fossilen Nagetiere Chinas. Bull. Geol. Soc. China 10, 159—164 (1931).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1944

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Abel Othenio

Artikel/Article: [Die ursprünglichen Lebensräume der Primatenstämme 195-230](#)