© Zool.-Bot. Ges. Österreich; download unter www.biologiezentrum.at
Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 144 (2007): 61–82

Ergebnisse der Molekularbiologie zur Klassifikation der Säugetiere (Mammalia) und zu den verwandtschaftlichen Beziehungen der Säugetiere untereinander. Ein Wissenschaftsbericht

Erich THENIUS

Dieser Beitrag gibt einen Überblick über die neuesten molekularbiologischen Befunde über Proto-, Meta- und Eutheria mit den einzelnen Hauptstämmen, besonders der molekularen Befunde für Ameridelphia und Australidelphia innerhalb des Marsupialia und von vier Großgruppen von Plazenta-Säugetieren: Xenarthra, Laurasiatheria, Euarchonta + Glires und Afrotheria. Die molekularen Befunde unterstützen stark die Monophylie der nördlichen Hemisphärengruppe (Boreoeutheria mit Laurasiatheria und Euarchonta + Glires). In der südlichen Hemisphärengruppe (Afrotheria und Xenarthra) sind die Afrotheria monophyletisch. Innerhalb der Afrotheria werden die Stämme Tethytheria (Proboscidea + Sirenia) und Paenungulata (Proboscidea + Sirenia + Hyracoidea) von den molekularen Befunden bestätigt. Der Name für die neuen (Sub)stämme Afrosoricida für Chrysochloroidea und Tenrecoidea (WADDEL & al. 1999) ist vorbelegt von den Zalambdodonta (GILL 1884). Die Xenarthra sind ein früher monophyletischer Zweig von Plazenta-Säugetieren. Dies stimmt mit dem Epitheria-Konzept überein (MCKENNA 1975). Die molekularen Befunde für die Überordnung Cetartiodactyla (Cetacea + Artiodactyla) bestätigen die vorgeschlagenen Beziehungen der neuesten paläontologischen Befunde für die nahe Verwandtschaft zwischen Walen und Artiodactyla, aber nicht die engen Beziehungen zwischen Hippopotamidae und Walen.

THENIUS E., 2007: Results of molecular biology for the classification mammals (Mammalia) and for family relations within the mammals. A scientific report. This contribution reviews the newest molecularbiological data for the Proto-, Meta- and Eutheria with several supertrees, particularly the molecular evidence for Ameridelphia and Australidelphia within the Marsupialia and four major clades of placental mammals: Xenarthra, Laurasiatheria, Euarchonta + Glires and Afrotheria. Molecular evidence strongly supports a monophyly of the northern hemisphere group (Boreoeutheria with Laurasiatheria and Euarchonta + Glires). In the southern hemisphere group (Afrotheria and Xenarthra) the Afrotheria are monophyletic. Within the Afrotheria the clades Tethytheria (Proboscidea + Sirenia) and Paenungulata (Proboscidea + Sirenia + Hyracoidea) are confirmed by molecular evidence. The name for the new (sub-)clade Afrosoricida for Chrysochloroidea and Tenrecoidea (WADDELL & al. 1999) is preoccupied by the Zalambdodonta GILL (1884). The Xenarthra are an early monophyletic branch of placental mammals. This is consistent with the Epitheria-Conception (MCKENNA 1975). The molecular evidence for the superorder Cetartiodactyla (Cetacea + Artiodactyla) confirms the suggested relationships from the newest palaeontological evidence for close affinities between whales and artiodactyls, but not the close relationships between Hippopotamidae and cetaceans.

Key words: Mammals, classification, molecular and morphological evolution.

Einleitung

Die in den letzten Jahren durch Molekularbiologen an Hand molekularer Daten (mitochondriale und nukleare DNA- und RNA-Sequenzen etc.) gewonnenen Erkenntnisse und ihre Bedeutung für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Säugetiere sollen hier in kurz gefasster Form für einen weiteren Leserkreis dargestellt werden. Diese selbstverständlich nur an rezenten Arten gewonnenen Daten sind als Befunde von Interpretationen im Zusammenhang mit nur fossil nachgewiesenen Formen

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

zu unterscheiden. Dies betrifft auch die Schätzung des jeweiligen Zeitpunktes der Trennung von zwei Arten und damit letztlich von zwei sogenannten Schwestergruppen („sister taxa"). Letzterer, nämlich der Zeitpunkt ist erst auf Grund altersdatierter Fossilfunde als einzigen realhistorischen Belegen für die Evolution und unter der Voraussetzung einer konstanten Evolutionsgeschwindigkeit mit Hilfe einer molekularen Uhr („molecular clock") möglich. Dies sind in der Regel Interpretationen, die mit entsprechender Vorsicht zu verwerten sind.

Dies gilt auch für die in jüngster Zeit an Hand fast aller rezenten Säugetierarten (4.510 von 4.545) gewonnenen Daten über den jeweiligen Zeitpunkt der Trennung der rezenten Großgruppen der Säugetiere durch BININDA-EMONDS & al. (2007). Demnach hat das Aussterbeereignis an der Kreide-Tertiärgrenze keinen Einfluss auf die Evolution bzw. auf Radiationen der Säugetiere. Die Abspaltung der Monotremata wird mit 166 Millionen Jahren angenommen, die Trennung von Marsupialia und Placentalia mit 148 Millionen Jahren datiert. Weiters wären fast alle rezenten Placentalia-Ordnungen bereits vor 85 Millionen Jahren entstanden. Eine Aufspaltung von Micro- und Megachiroptera sei bereits zur Oberkreidezeit vor ca. 70 Millionen Jahren erfolgt.

Zur Großgliederung der Säugetiere

Innerhalb der rezenten Säugetiere werden nach morphologisch-anatomischen Kriterien drei Großgruppen (Monotremata, Marsupialia und Placentalia) unterschieden, die ursprünglich als aufeinanderfolgende Entwicklungsstufen angesehen wurden, was auch in der Namensgebung Prototheria (für die Monotremata), Metatheria (für die Beuteltiere) und Eutheria (für die Placentalia) zum Ausdruck kommt. Eutheria und Placentalia werden hier mit MCKENNA & BELL (1997) als synonym angesehen.

Die Prototheria (Monotremata)

Die Monotremata oder Eierleger bilden auch nach molekularbiologischen Daten die Schwestergruppe der Theria (Marsupialia und Placentalia). Letztere sind ihrerseits Schwestergruppen und zugleich die Kronengruppen der Säugetiere. Die stammesgeschichtliche Herkunft der Eierleger (Schnabeltier und Schnabel- oder Ameisenigel der australischen Region) ist bis heute ungeklärt, ihre Entstehung erfolgte jedoch längst vor jener der Theria. Wie Fossilfunde belegen, waren Angehörige der Prototheria zur Kreidezeit bzw. ältesten Tertiärzeit auf der Südhemisphäre (Südamerika, Madagaskar und Australien) weitverbreitet. Der Erwerb der drei Gehörknöchelchen erfolgte unabhängig von jenen bei den Theria (MARTIN & LUO 2005).

Einzelne molekularbiologische Daten lassen Eierleger und Beuteltiere als Schwestergruppen erscheinen, was die von W. K. GREGORY (1947) vertretene Palimpsesttheorie mit der Großeinheit Marsupionta bestätigen würde, andererseits die Monotremata genetisch völlig von den Theria getrennt sind (MUSSER & ARCHER 1998), worauf bereits oben hingewiesen wurde. Manche Paläontologen verbinden die Eierleger mit den nur fossil bekannten und im Alttertiär ausgestorbenen Multituberculaten (WIBLE & HOPSON 1993), andere wiederum sehen in den Monotrematen Angehörige der Australosphenida, die unabhängig von den Boreosphenida (Marsupialia und Placentalia) der nördlichen Hemisphäre tribosphenische Molaren erworben haben (LUO, CIFELLI & KIELAN-JAWOROWSKA 2001). Damit

©Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ist aufgezeigt, dass die stammesgeschichtliche Herkunft der Eierleger – wie bereits oben erwähnt – auch gegenwärtig unterschiedlich beurteilt wird.

Die Metatheria (Marsupialia)

Nun zu den Beuteltieren (Marsupialia). Sie bilden nach molekularbiologischen Daten die Schwestergruppe der Placentalia und bestätigen damit insofern die Fossildokumentation, indem die jeweils ältesten Angehörigen beider Gruppen aus der älteren Kreidezeit (Barreme, vor 123–130 Millionen Jahren nachgewiesen werden konnten: *Sinodelphys* als Beuteltier mit der Zahnformel 4144/4143, *Eomaia* als Placentalier mit der Zahnformel 5153/4153 (Luo & al. 2003, Kemp 2005). Einzelne Autoren, wie etwa Luo & al. (2003), trennen die Begriffe Metatheria und Marsupialia, indem letzterer nur für die rezenten Vertreter verwendet wird.

Sowohl die Beutel- als auch die Placentatiere lassen sich auf Eupantotheria aus der jüngeren Jurazeit zurückführen. Mit dem Nachweis von Beuteltieren aus der älteren Kreidezeit von Asien vor etwa 130 Millionen Jahren ist zugleich der verbreitungsgeschichtliche Aspekt angesprochen, der von molekularbiologischer Seite her überhaupt nicht beurteilt werden kann, andererseits wiederum in Zusammenhang mit der jeweiligen paläogeographischen Situation zu sehen ist.

Wesentlich ist, dass molekularbiologische Befunde die vom US-Paläontologen F.S. Szalay (1982) durch morphologische Kriterien begründete Trennung der Beuteltiere in zwei Großgruppen, nämlich die Ameridelphia und die Australidelphia, bestätigten (Springer & al. 1997). Bemerkenswert ist, dass letztere nicht nur die Beuteltiere der australischen Region umfasst, sondern auch die südamerikanischen Microbiotheriiden mit der rezenten Chiloe-Beutelratte (*Dromiciops gliroides* = *„australis"*) Chiles als einzig überlebende Art. Die Chiloe-Beutelratte ist das Schwestertaxon der (australischen) Diprotodontia (Abb. 1) und gilt zugleich als „lebendes Fossil" (Thenius 2000).

Die heutige disjunkte, also nicht zusammenhängende Verbreitung der Australidelphia erklärt sich aus der einstigen paläogeographischen Situation. Südamerika war noch zur Kreide- und zur älteren Tertiärzeit über die damals noch nicht vereiste Antarktis, landfest mit Australien verbunden, was indirekt durch Fossilfunde von Beuteltieren (*Antarctodolops* und *Eurydolops*) aus dem Eozän der West-Antarktis bestätigt wird.

Als Ameridelphia werden die neuweltlichen Beutelratten (Didelphidae), die Spitzmausopossums (Caenolestidae) und die nur fossil aus Südamerika bekannten Borhyaenomorpha (= Sparassodonta) zusammengefasst.

In Asien entstanden, verbreiteten sich beutelrattenartige Formen über Nordamerika nach Südamerika bzw. die australische Region, um erst in erdgeschichtlich jüngster Zeit durch die Beutelratte *Didelphis virginiana* wieder nach Nordamerika über die nunmehrige Panamabrücke einzuwandern. In Europa sind die Beutelratten im Mittelmiozän ausgestorben.

Zu den Australidelphia ist zu sagen, dass nach molekularbiologischen Daten den Nasenbeutlern (Peramelemorphia) eine Sonderstellung zukommt, indem sie als „outgroup" den restlichen australischen Beutlern (einschließlich *Dromiciops*) gegenübergestellt werden. Eine zweite Gruppe unter den Australidelphia bilden die Dasyuromorpha mit den Raubbeutlern (Dasyuridae), dem Beutelwolf (*Thylacinus*), dem Ameisenbeutler (*Myrmecobius*) und dem Beutelmull (*Notoryctes*), die durch Konvergenzerscheinungen zu

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

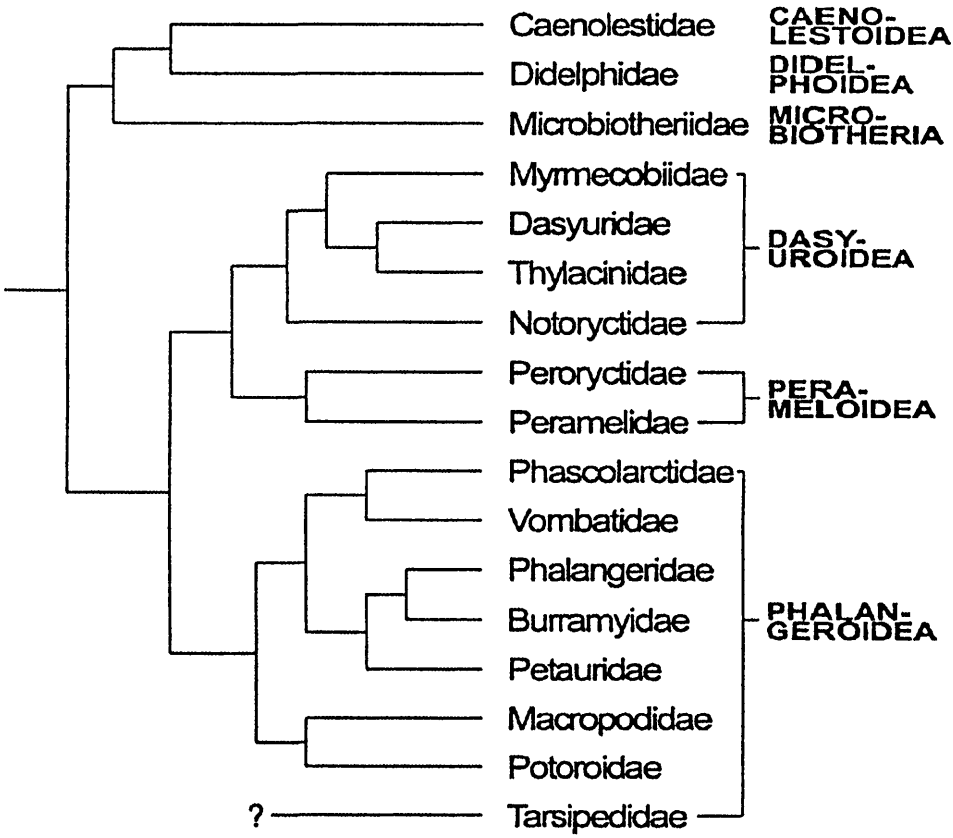

Abb. 1a. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Beuteltiere (Marsupialia) untereinander – nach morphologischen Kriterien, Diagramm zum besseren Vergleich umgezeichnet nach THENIUS (1988). – The phylogenetic relationships within the Marsupialia – based on morphological criteria, diagram redrawn for greater clarity after THENIUS (1988).

placentalen Säugetieren gekennzeichnet sind. Der ausgerottete Beutelwolf (*Thylacinus cynocephalus*) wurde einst von Paläontologen als Angehöriger der südamerikanischen Borhyaeniden (z. B. *Prothylacinus*) angesehen.

Die übrigen als Diprotodontia zusammengefassten australischen Beuteltiere erlebten zur Tertiärzeit in der Isolation Australiens eine Radiation mit einer Formenfülle, die gegenwärtig von Kletterbeutlern (Phalangeridae) über Bilchbeutler (Burramyidae), Gleitbeutler (Acrobatidae und Petauridae), Honig-(Tarsipedidae) und Ringbeutlern (Pseudocheiridae) bis zu den Koalas und Wombats und zu den Känguruhartigen (Macropodidae und Hypsiprymnodontidae reicht (vgl. MACDONALD 2004). Die aufgrund einzelner Synapomorphien angenommene nähere Verwandtschaft zwischen Beutelbär (*Phascolarctos cinereus*) als Angehöriger der Phascolarctidae und den Wombats (Gattungen *Vombatus* und *Lasiorhinus*) als Vertreter der Vombatidae erscheint durch molekularbeiologische Daten gesichert (SPRINGER & al. 1997). Von den ausgestorbenen Australidelphia seien hier nur die Palorchestiden mit *Palorchestes*, Diprotodontiden mit *Diprotodon* und *Euowenia* sowie die Thylacoleoniden mit *Thylacoleo* als Großformen genannt.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

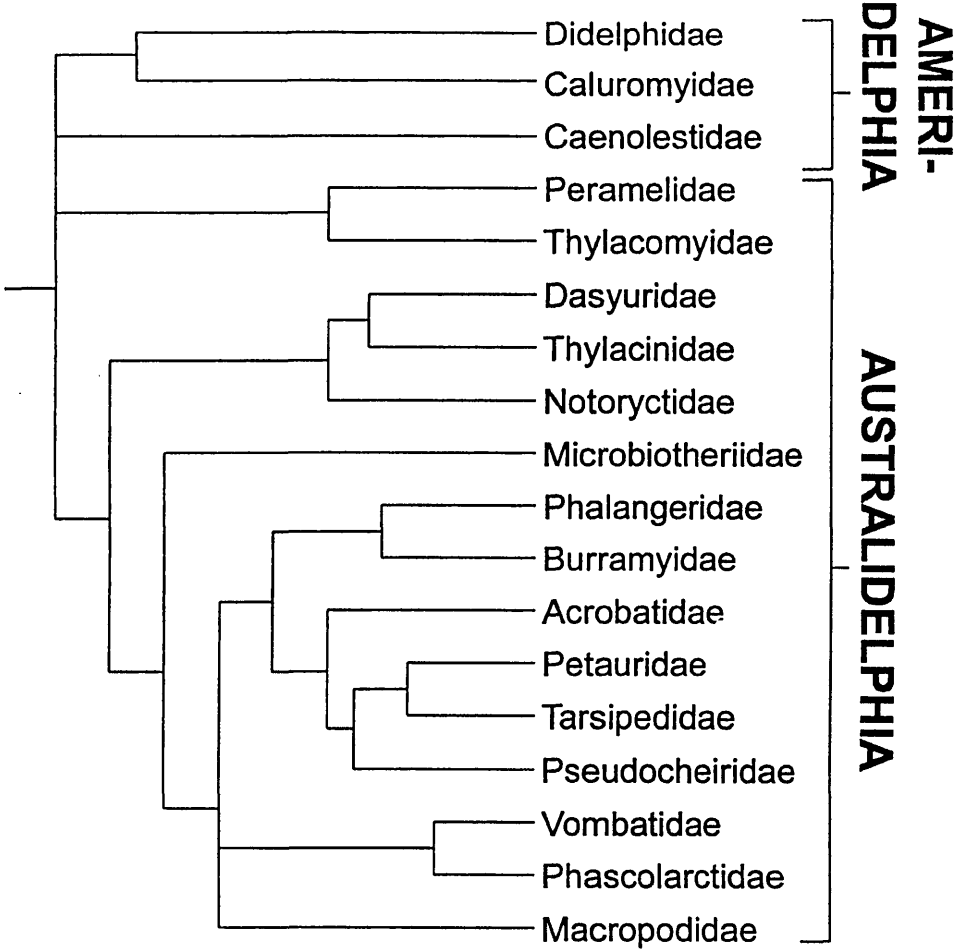

Abb. 1b. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Beuteltiere (Marsupialia) untereinander – auf Grund molekularbiologischer Befunde nach SPRINGER & al. (1997) vereinfacht umgezeichnet. Beachte unterschiedliche Stellung der Microbiotheriidae (Microbioheria) und der Perameloidea (= Peramelemorphia). – The phylogenetic relationships within the Marsupialia – redrawn and simplified based on molecular biological evidence simplified after SPRINGER & AL. (1977). Note the differing positions of the Microbiotheriidae (Microbioheria) and Perameloidea (= Peramelemorphia).

Durch molekularbiologische Daten wurden zwei für den Systematiker wesentliche morphologische Probleme gelöst. So haben sich die Diprotodontie (im Unterkiefergebiss) und die Syndactylie (der 2. und 3. Zehe) als zwei Mal unabhängig voneinander erworbene Merkmale erwiesen. Die Diprotodontie entstand sowohl bei den südamerikanischen Paucituberculata (= Caenolestidae) als auch bei den australischen Diprotodontia. Die Syndactylie der Nasenbeutler und der Diprotodontia ist gleichfalls unabhängig voneinander erworben worden. Bemerkenswert erscheint, dass eine Anlage zu einer derartigen Syndactylie auch bei südamerikanischen Beutelratten (z. B. *Caluromys*) zu beobachten ist, sodass bei Beuteltieren bei diesem Merkmal anscheinend von einer Art Prädisposition gesprochen werden kann.

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Eutheria (Placentalia)

Damit wollen wir uns den Placentalia (= Eutheria) zuwenden. Wie bereits vorweggenommen, entstanden Beutel- und Placentatiere als Schwestergruppen vermutlich zur ältesten Kreidezeit. Für die Großgliederung der Eutheria hat die Molekularbiologie wesentlich zu neuen Erkenntnissen beigetragen. Sie hat einerseits althergebrachte Vorstellungen in Frage gestellt, andererseits aber auch einige bestätigt.

Nach molekularbiologischen Daten lassen sich die rezenten Placentalia in vier Hauptgruppen gliedern (MURPHY & al. 2001, SCALLY & al. 2002, SPRINGER & al. 2004) (Abb. 2):

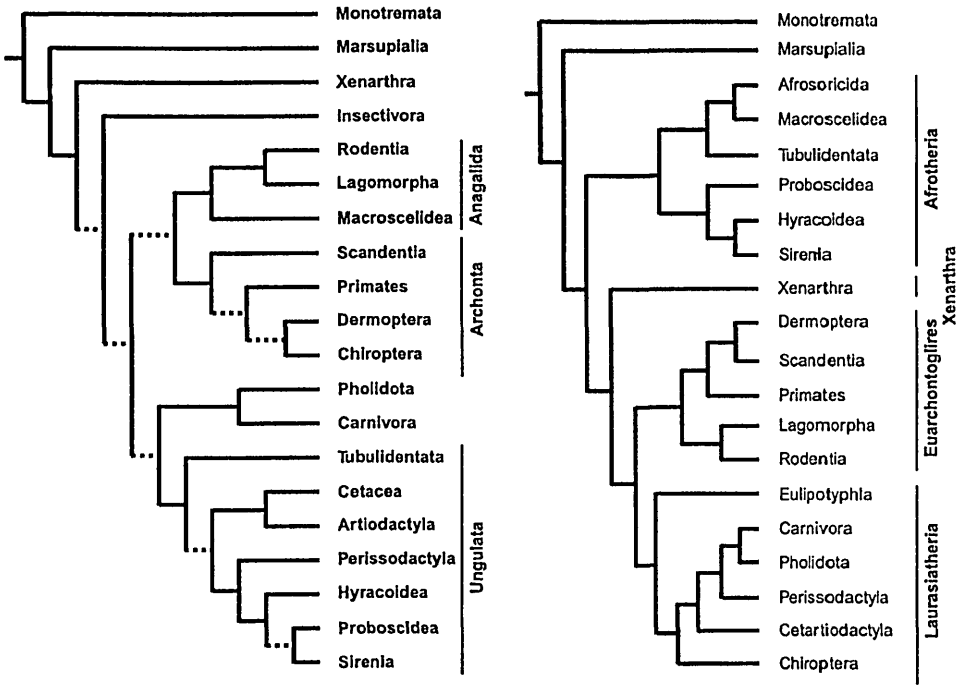

Abb. 2. Die systematische Großgliederung der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung der Eutheria (= Placentalia). Links nach morphologischen Befunden, rechts auf Grund molekularbiologischer Daten nach SPRINGER & al. (2004). Aus FEJFAR & MAJOR (2005). – The systematic classification of mammals with special consideration of the Eutheria (= Placentalia). Left based on morphological data, right based on molecular biological data after SPRINGER & al. (2004). From FEJFAR & MAJOR (2005).

1. **Xenarthra** (Gürteltiere, Faultiere und Ameisenfresser)
2. **Afrotheria** (Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Tubulidentata, Macroscelidea und Afrosoricida)
3. **Laurasiatheria** (Eulipotyphla, Chiroptera, Carnivora, Pholidota, Cetartiodactyla und Perissodactyla) und
4. **Euarchonta** (Dermoptera, Primates und Scandentia) und **Glires** (Lagomorpha und Rodentia)

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Laurasiatheria und Euarchonta werden als monophyletische Einheit Boreoeutheria zusammengefaßt. Den Xenarthra kommt durch ihre frühe Abspaltung eine gewisse Sonderstellung innerhalb der Placentalia zu, was bereits McKenna (1975) zum Ausdruck brachte, indem er ihnen die restlichen Eutheria als Epitheria gegenüberstellte. Allerdings wird die frühe, bereits vor der Abspaltung der Afrotheria erfolgte Trennung nicht allgemein anerkannt (Murphy & al. 2001, Springer & al. 2004). Die Monophylie der rezenten Xenarthra wird somit auch von der Molekularbiologie bestätigt (vgl. Van Dijk & al. 1999), was auf Grund der unterschiedlichen Lebensformen unter den Xenarthren (als Fremdgelenker) nicht selbstverständlich erscheint. Es sind heute fast durchwegs Bewohner der Neotropis. Für *Eurotamandua* aus dem Mittel-Eozän von Messel (BRD) lässt sich die von G. Storch (1981) ausgesprochene Deutung als Angehöriger der Ameisenfresser (Myrmecophagidae) nicht mehr aufrecht erhalten.

Gürtel- und (Boden-)Faultiere haben im Känozoikum Großformen entwickelt, von denen etliche (z. B. *Paramylodon* als Gürteltier, *Glyptotherium* als Faultier) im jüngsten Känozoikum auch nach Nordamerika gelangten, wo sie noch im Jung-Pleistozän existierten. Bemerkenswert ist, dass die rezenten (Baum-) Faultiere sich unabhängig voneinander aus zwei Gruppen entwickelt haben (*Bradypus* = Bradypodidae, *Choloepus* = Megalonychidae), was durch molekularbiologische Daten bestätigt wurde.

Als Afrotheria werden von den Molekularbiologen einige Säugetiergruppen zusammengefasst, die als Ergebnis einer frühen Radiation in Afrika anzusehen sind. Damit ist die Zugehörigkeit von verschiedenen, ursprünglich als Insektenfresser (Insectivora) klassifizierten Säugetieren zu dieser heute als Eulipotyphla (s.u.) bezeichneten Säugetiergruppe ausgeschlossen. Es sind einerseits die von den Molekularbiologen (s. Stanhope & al. 1998) als Afrosoricida bezeichneten Tenreks (Tenrecidae) und Goldmulle (Chrysochloridae). Beide hat bereits Th. Gill (1884) aufgrund der Backenzahnmorphologie (V-Muster) als Zalambdodonta bezeichnet, so dass dadurch der Begriff Afrosoricida präokkupiert ist und demgemäß nach den Regeln der zoologischen Nomenklatur einzuziehen ist. Für die eigentlichen Insektenfresser (Eulipotyphla) ist hingegen die Dilambdodontie (W-Muster) der Backenzähne charakteristisch. Beim Schlitzrüßler (*Solenodon*) aus Haiti ist das zalambdodonte Zahnmuster allerdings durch Vereinfachung aus dem ursprünglich dilambdodonten hervorgegangen. *Solenodon paradoxus* ist ein Angehöriger der Soricomorphen unter den Eulipotyphla.

Die Rüsselspringer, eine kleine Gruppe afrikanischer Kleinsäuger, wurden einst gleichfalls als Angehörige der Insektenfresser klassifiziert, doch trennte sie E. Haeckel 1866 – zusammen mit den Spitzhörnchen (Scandentia) – als Menotyphla von den übrigen Insektenfressern (= Lipotyphla) ab, was wiederum nicht nur wegen der geographischen Verbreitung von Rüsselspringern und Spitzhörnchen problematisch erschien. Mit der Abtrennung als eigene Ordnung Macroscelidea wurde zwar ihrer Eigenständigkeit Rechnung getragen, doch waren damit die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den übrigen Säugetieren nicht geklärt. Die Macrosceliden waren im Jungtertiär Afrikas artenreich vertreten und entwickelten mit den Myohyraciden richtige Pflanzenfresser (z. B. *Myohyrax, Mylomygale*), die ursprünglich als Angehörige der Schliefer (Hyracoidea) angesehen wurden.

Die Schliefer selbst sind nach molekularbiologischen Befunden Verwandte der Seekühe (Sirenia) und Rüsseltiere (Proboscidea), die ihrerseits von McKenna (1975) als Tethytheria bezeichnet wurden. Damit hat sich die von G.G. Simpson (1945) als Paenungulata (als notwendiger Ersatz für den Begriff Subungulata, der sich auf Nagetiere bezogen

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

hatte) zusammengefasste Säugetiergruppe als natürliche Einheit bestätigt. Allerdings haben MCKENNA & BELL (1997) dafür den Namen Uranotheria eingeführt, da G.G. SIMPSON auch noch die ausgestorbenen Desmostylia und Embrithopoda mit einbezogen hatte. Die in jüngerer Zeit von M.S. FISCHER (1986) wieder vertretene Ansicht, die nächsten Verwandten der Schliefer seien die Unpaarhufer (Perissodactyla) hat sich demnach nicht bestätigt. Die gegenwärtig nur durch wenige Arten, die drei Gattungen zugeordnet werden, vertretenen Hyracoidea waren im Jungtertiär nicht nur in Afrika, sondern auch in weiten Teilen Eurasiens, verschiedentlich sogar mit Großformen, heimisch. Im Alttertiär Afrikas waren Schliefer mangels echter Huftiere neben den Rüsseltieren die dominanten mittelgroßen Pflanzenfresser, die verschiedene Lebensräume bewohnten. Aus dem Jung-Eozän ist mit *Antilohyrax* ein antilopenhafter „browser" (Blattfresser) mit selenodonten Backenzähnen nachgewiesen worden.

Mit den Rüsseltieren (Proboscidea) ist eine zur Tertiärzeit artenreich verbreitete Säugetiergruppe genannt, die mit den Mastodonten (z. B. *Gomphotherium, Anancus*) und Elefanten (z. B. *Primelephas, Loxodonta*) sowie den Dinotherien (z. B. *Dinotherium*) und den Stegodonten (z. B. *Stegodon*) nicht nur in Eurasien und Afrika, sondern mit der erstgenannten Gruppe auch in Nordamerika heimisch war. Mit den Mammuten haben sie auf der Nordhemisphäre zunächst Warmsteppen (*Mammuthus* [*Archidiskodon*] *meridionalis*), dann kühlere Steppen (*M. trogontherii* und *M. columbi*) und schließlich mit dem Wollhaarmammut (*M. primigenius*) im Jung-Pleistozän auch die kalte Mammutsteppe – zusammen mit dem Wollnashorn, Rentieren und Moschusochsen – erfolgreich besiedelt. Neueste molekularbiologische Befunde bestätigen das Schwestergruppenverhältnis zwischen *Mammuthus* und *Elephas* (KRAUSE& al. 2006).

Die als Schwestergruppe der Proboscidea geltenden Seekühe (Sirenia) waren bereits zur Tertiärzeit als Warmwasserformen im Indischen Ozean und in der Karibik verbreitet. Bereits BLAINVILLE erkannte 1816 die nähere Verwandtschaft mit den Rüsseltieren. Interessant ist, dass durch DOMNING (2001) mit *Pezosiren* eine Seekuh aus dem Mittel-Eozän Jamaikas mit quadrupeden Gliedmaßen beschrieben wurde, der noch eine Fortbewegung an Land möglich war. Mit *Hydrodamalis gigas*, der Steller'schen Seekuh der Beringsee ist eine Kaltwasserform genannt, die bereits in historischer Zeit (1768), nur wenige Jahrzehnte nach ihrer Entdeckung, ausgerottet wurde. Sie wird von jungtertiären Metaxytherien der Tethys abgeleitet.

Mit dem Erdferkel (*Orycteropus afer*) Afrikas ist der einzige lebende Vertreter der Tubulidentata (Röhrenzähner) genannt, der meist als Abkömmling von Urhuftieren (Condylarthra) angesehen wurde, auch wenn anatomische Befunde eher für eine Herkunft von altertümlichen placentalen Säugetieren sprachen (THEWISSEN 1985). Letzteres wurde nun durch molekularbiologische Daten bestätigt und womit auch der Zusammenhang mit einer alten Radiation afrikanischer Säugetiere gegeben erscheint.

Damit wollen wir uns den Euarchonta zuwenden. Als Archonta fasste der US-Paläontologe W. K. GREGORY (1910) die Ordnungen Menotyphla (s. o.), Dermoptera, Chiroptera und Primates zusammen, ein Begriff, der letztlich auf den von C. LINNÉ (1758) eingeführten Namen Primates (für Affen, Riesengleiter und Fledertiere) zurückgeht. Die Bezeichnung Euarchonta ist notwendig geworden, da die Fledertiere (Chiroptera) ausgeklammert wurden. D. h., die Euarchonta umfassen die Scandentia, Primates und Dermoptera, womit Übereinstimmung zwischen Morphologen und Molekularbiologen besteht.

Allerdings war die systematische Stellung der Spitzhörnchen oder „tree shrews" (Scandentia) lange Zeit umstritten. Zunächst als Insektenfresser (Menotyphla innerhalb der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Insectivora), dann als Subprimaten und damit als Angehörige der Primaten klassifiziert, werden sie heute als Vertreter einer eigenen Ordnung klassifiziert. Sie sind keine näheren Verwandten der Rüsselspringer, die bereits als Angehörige der Afrotheria erwähnt wurden. Die äußerlich an Eichhörnchen (Nagetiere) erinnernden Bewohner tropischer Regenwälder Asiens sind gegenwärtig mit insgesamt sechs Gattungen (z. B. *Tupaia, Ptilocercus*) vertreten. Mit *Eodendrogale* sind Spitzhörnchen bereits aus dem Mittel-Eozän Ost-Asiens nachgewiesen.

Demgegenüber sind die Primaten (Halbaffen, Affen und Menschen) auch gegenwärtig artenreich vertreten. Sie zählen zusammen mit dem Spitzhörnchen und Riesengleitern (Dermoptera) zu einer frühen Radiation der placentalen Säugetiere auf der Nordhemisphäre. Mit *Purgatorius* aus dem Alt-Paleozän Nordamerikas sind Primaten erstmalig fossil dokumentiert, auch wenn *Purgatorius* verschiedentlich den Plesiadapiformes zugeordnet wird, die als Schwestergruppe der übrigen (Eu-)Primaten gilt. Die rezenten Primaten werden meist in Halbaffen und Affen gegliedert, was nicht den tatsächlichen verwandtschaftlichen Beziehungen entspricht, da die als Halbaffen bezeichneten Koboldmakis (Gattung *Tarsius*) Südostasiens als Tarsiiformes nicht den eigentlichen Halbaffen (Strepsirhini mit den Lemuren, Galagos und Loris), sondern als Angehörige der Haplorhini (Tarsier und Affen) den Affen näher stehen. Dies wird auch durch molekularbiologische Daten bestätigt (Purvis 1995).

Unter den Halbaffen haben die Lemuriformes auf Madagaskar in der langen Isolation durch eine Radiation eine Arten- und Formenfülle erreicht, die von den Mausmakis (*Microcebus*) bis zu den Indris (*Indri*) reicht. Im Quartär lebten noch etliche Großformen (z. B. *Megaladapis*) die praktisch erst im Holozän ausgerottet wurden. Problematisch bleibt allerdings der Zeitpunkt der Besiedlung Madagaskars als Insel durch die Lemuren. Besonders interessant ist das Fingertier oder Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*), das morphologisch völlig aus dem Rahmen der Lemuren fällt und daher ursprünglich auch als Nagetier klassifiziert wurde. Diese Art wird von manchen Taxonomen als Vertreter einer eigenen Unterordnung (Daubentoniiformes) angesehen, während es nach molekularbiologischen Befunden „lediglich" die Schwestergruppe der Familie der Indriiden (*Avahi, Propithecus* und *Indri*) bildet (Purvis 1995). Das Fingertier besitzt ein richtiges Nagegebiss aus gliriformen Schneidezähnen, mit denen es Hölzer aufbeißt, um mit dem dünnen, stark verlängerten Mittelfinger Insektenlarven aus dem Holz herauszuangeln. Das Fingertier nimmt damit ökologisch die Rolle der in Madagaskar nicht existierenden Spechte ein.

Galagos und Loris haben sich nach Fossilfunden bereits im Jung-Eozän getrennt. Sie sind heute in der Paläotropis (Afrika und Südasien) verbreitet.

Unter den Haplorhini sind die mit nur fünf Arten der Gattung (*Tarsius*) in Südasien (einschließlich der Philippinen) heimischen Koboldmakis (Tarsiiformes) und die artenreiche Gruppe der Affen (Anthropoidea) mit den Neuwelt- oder Breitnasenaffen (Platyrrhini) und den Altwelt- oder Schmalnasenaffen (Catarrhini) zu unterscheiden. Nach morphologischen Kriterien bilden letztere Schwestergruppen, was auch molekularbiologische Daten bestätigen (Purvis 1995).

Unter den Breitnasenaffen nimmt der Springtamarin (*Callimico goeldii*) molekularbiologisch eine gewisse Sonderstellung unter den Krallenäffchen (Callitrichidae mit *Callithrix, Saguinus* und anderen Gattungen) ein, ähnlich den Nachtaffen (Gattung *Aotus*) innerhalb der Kapuzineraffen (Cebidae), die im Miozän Südamerikas eine Radiation erlebten, die nicht nur zur Entstehung der Kapuzineraffen (Gattung *Cebus*), sondern auch

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

der Brüllaffen (*Alouatta*) und der hochspezialisierten Klammerschwanzaffen (*Ateles, Lagothrix* und *Brachyteles*) führte. Als erdgeschichtlich ältester Cebide gilt *Chilecebus* aus dem Alt-Miozän von Chile.

Branisella aus dem Jung-Oligozän Argentiniens ist der älteste Angehörige der Platyrrhinen. Er zeigt im Gebiss Ähnlichkeiten mit *Proteopithecus* aus dem Alttertiär Afrikas. Damit ist das Problem der Herkunft der Breitnasenaffen aufgezeigt. Sind es Nachkommen eozäner Primaten aus Nordamerika oder gehen Breit- und Schmalnasenaffen auf eine gemeinsame Wurzel im Eozän Afrikas zurück? Fossile Platyrrhini sind aus Afrika unbekannt, die oben erwähnten morphologischen Ähnlichkeiten deuten auf gemeinsame Vorfahren in Afrika hin, was auch durch das molekularbiologische Schwestergruppenverhältnis bestätigt wird. Im Eozän war der Südatlantik noch wesentlich schmäler, sodass die Möglichkeit einer Immigration der Vorfahren der Breitnasenaffen (per Drift auf Bauminseln für Kleintiere) direkt aus Afrika nicht auszuschließen ist, was übrigens auch für die Caviomorpha als Nagetiere anzunehmen ist (s. u.).

Unter den Schmalnasenaffen sind im Alttertiär Afrika neben primitiven Formen (z. B. *Parapithecus, Oligopithecus, Proteopithecus*) zunächst Angehörige ursprünglicher Hominoidea (z. B. *Aegyptopithecus, Propliopithecus*) vertreten. Aus ihnen haben sich im Miozän aus Formen aus der Verwandtschaft von *Limnopithecus, Proconsul, Dryopithecus* und *Graecopithecus* einerseits die echten Menschenaffen (Pongidae mit *Pongo*) und die Hominidae (mit *Gorilla, Pan* und den Menschen) entwickelt. andrerseits sind aber auch die Gibbons (Hylobatidae mit *Hylobates*) aus ihnen hervorgegangen, was z.T. mit der Ausbreitung nach Eurasien erfolgte.

Die Hundsaffen (Cercopithecoidea) waren im Miozän noch sehr selten (z. B. *Victoriapithecus, Prohylobates*). Ihre heutige Artenfülle entstand erst im jüngeren Miozän – gleichfalls in Zusammenhang mit der Ausbreitung nach Eurasien – zunächst mit Formen wie *Mesopithecus* und *Dolichopithecus*. Unter den heutigen Pavianen kommt dem Dschelada (*Theropithecus gelada*) Äthiopiens morphologisch eine Sonderstellung zu, die molekularbiologisch als „sister group" zu den übrigen Pavianen bewertet wird. Verwandte von *Theropithecus* („*Simopithecus*", „*Omopithecus*")waren im Plio-Pleistozän in ganz Afrika und Südasien verbreitet. Mit der Zunahme der Cercopitheciden wie etwa *Cercopithecus, Macaca, Papio* und *Cercocebus* und der Colobidae mit *Colobus, Pygathrix, Presbytis* und *Nasalis* wurden Menschenaffen seltener.

Was den Zeitpunkt der Trennung von Menschenaffen (*Pan*-Gruppe) und Vormenschen (z. B. *Australopithecus*) und damit den Zeitpunkt ihrer Aufspaltung betrifft, so standen ursprünglich die Vorstellungen der Paläontologen mit etwa 15 Millionen Jahren jenen der Molekularbiologen mit 2–3 Millionen Jahren gegenüber. Heute rechnet man hingegen mit etwa 6–7 Millionen Jahren (vgl. *Sahelanthropus, Ardipithecus, Orrorin*).

Die Riesengleiter (Dermoptera) sind gegenwärtig mit nur zwei Arten der Gattung *Cynocephalus* (= „*Galeopithecus*") auf die tropischen Regenwälder Südostasiens (einschließlich Philippinen) beschränkt. Mit einzelnen Merkmalen an Primaten erinnernd, was auch in der Bezeichnung Flattermakis bzw. „flying lemurs" zum Ausdruck kommt, besitzen sie neben einer Reihe altertümlicher Merkmale auch äußerst hochspezialisierte Eigenheiten (z. B. Flughäute, Molarisierung des P^4, Kammgebiss im Unterkiefer), die einerseits ihre Eigenständigkeit bestätigen, andrerseits aber auch zeigen, dass sie nicht als Vorläufermodell der Fledertiere in Betracht kommen. Fossilfunde aus dem ältesten Tertiär Nordamerikas (z. B. *Plagiomene, Planetetherium*) belegen nicht nur ihr hohes erdgeschichtliches Alter, sondern auch ihre einstige weitere Verbreitung.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Als Glires hat C. LINNÉ (1758) die Nagetiere und die Hasenartigen zusammengefasst. Angehörige beider Gruppen besitzen gliriforme, d. h. wurzellose, ständig nachwachsende Schneidezähne. Allerdings sind es bei den Nagetieren nur jeweils zwei Incisiven im Ober- und Unterkiefer, bei den Hasenartigen hingegen vier im Ober- und zwei im Unterkiefer. Den auch sonst vorhandenen Unterschieden wurde durch die Bezeichnung Simplicidentata und Duplicidentata innerhalb der Glires Rechnung getragen. Aber erst mit der Aufwertung der Hasenartigen als eigene Ordnung Lagomorpha durch J. W. GIDLEY (1912) (neben den Rodentia) wurde ihre Eigenständigkeit betont. Einzelne morphologische Gemeinsamkeiten von Rodentia und Lagomorpha (z. B. Rhinarium, nasopalatinaler Ductus) sind nicht zwingend Hinweise auf nähere verwandtschaftliche Beziehungen, sondern könnten auch funktionell durch die gliriformen Schneidezähne bedingt sein. Etliche molekularbiologische Daten sprechen für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Lagomorpha und Rodentia, manche dagegen (ARCHIBALD & al. 2001, ASHER & al. 2005).

Nach den Fossilfunden sind Lagomorpha und Rodentia sehr alte Gruppen, die einerseits mit *Mimotona* und *Gomphos*, andrerseits mit *Sinomylus* und *Trilophomys* bereits im jüngeren Paleozän Asiens deutlich voneinander getrennt waren (ASHER & al. 2005). Dies wird auch durch Unterschiede im postcranialen Skelett bestätigt. Gliriforme Schneidezähne sind übrigens mehrfach unabhängig voneinander unter den Säugetieren entstanden (z. B. *Daubentonia* als Primate, *Sinclairella* als Apatotheria, *Catopsalis* und *Taeniolabis* als Multituberculata, *Stylinodon* als Taeniodonta).

Unter den Nagetieren wird die stammesgeschichtliche Herkunft der Caviomorpha Südamerikas seit langem diskutiert, wovon bereits oben in Zusammenhang mit den Breitnasenaffen die Rede war. Die ältesten Angehörigen der Caviomorpha sind aus dem ältesten Oligozän (Tinguirirican) Südamerikas bekannt geworden (WYSS & al. 1993). Etliche Synapomorphien (z. B. Fetalmembranen, Darmtrakt, Sacculus urethralis des Penis, Arterienverlauf im Schädel; vgl. THENIUS 1979) bei neu- und altweltlichen Hystricomorphen bestätigen die gemeinsame Wurzelgruppe. D.h., dass die Herkunft der südamerikanischen Caviomorphen (als Angehörige der Hystricognatha) von afrikanischen Nagetieren gesichert ist, was übrigens auch durch gemeinsame Endoparasiten bestätigt wird. Allerdings ist nicht eindeutig geklärt, ob lediglich eine einmalige Immigration (durch Baumflöße über den Südatlantik von Afrika her) erfolgte. Die von manchen Molekularbiologen für das Meerschweinchen (*Cavia porcellus*) vertretene Sonderstellung beruht auf der frühen Trennung von hystricomorphen und myomorphen Nagetieren und der mangelnden Berücksichtigung anderer Rodentia. Jedenfalls erlebten die Caviomorphen zur Tertiärzeit in Südamerika eine Radiation, die u.a. zu richtigen Riesenformen (z. B. *Eumegamys, Phoberomys*) führte, als Angehörige einer Gruppe, von der bis heute nur das Pakarana (*Dinomys branickii*) überlebte.

Weitere Großgruppen unter den Nagetieren bilden die Hörnchenartigen (Sciuromorpha), die praktisch mit den Protrogomorpha (z. B. *Paramys*) bereits aus dem Jung-Paleozän aus Nordamerika und Europa nachgewiesen sind, und die Mäuseartigen (Myomorpha). Letztere bilden gegenwärtig mit den Muroidea die artenreichste Gruppe unter den Nagetieren überhaupt.

Damit wollen wir uns der letzten Großgruppe unter den Placentalia, den Laurasiatheria, zuwenden. Wie bereits oben erwähnt, werden unter diesem Begriff von Molekularbiologen die Eulipotyphla, Chiroptera, Pholidota, Carnivora, Cetartiodactyla und die Perissodactyla zusammengefasst.

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Zunächst zu den von Molekularbiologen als Eulipotyphla bezeichneten Säugetieren. Es sind durchwegs Angehörige der Insektenfresser („Insectivora"), einer, wie sich gezeigt hat, heterogenen Gruppe. Bereits E. HAECKEL (1866) trennte die Spitzhörnchen (Scandentia) und die Rüsselspringer (Macroscelidea) als Menotyphla ab. Da seither auch die Tenreks und die Goldmulle als „Afrosoricida" (= Zalambdodonta) abgetrennt wurden, war ein neuer Name (= Eulipotyphla WADDELL & al. 1999) notwendig geworden. Damit ist der Kern der Insektenfresser, nämlich die Igelartigen (Erinaceomorpha) sowie die Spitzmausartigen und die Maulwürfe (Soricomorpha einschließlich *Solenodon*) gemeint, wodurch die nach morphologisch-anatomischen Befunden gewonnenen Erkenntnisse durch die Molekularbiologie bestätigt wurden.

Die ältesten Angehörigen der Erinaceomorpha sind aus dem Paleozän Nordamerikas (*Litolestes*) bekannt. Die altertümlichen Haar- oder Rattenigel waren im Jungtertiär Eurasiens und Nordamerikas (z. B. *Galerix, Lanthanotherium, Deinogalerix*) weit verbreitet. Gegenwärtig sind sie lediglich mit drei Gattungen (*Echinosorex, Hylomys* und *Podogymnura*) auf ein Schrumpfareal, nämlich Südostasien (samt Philippinen) beschränkt. Angehörige der Stacheligel treten mit *Amphechinus* erstmalig im jüngeren Alttertiär auf der nördlichen Hemisphäre auf.

Die Soricomorpha waren bereits im Mittel-Eozän mit *Domnina* (= „*Protosorex*") in Nordamerika heimisch, Maulwurfsverwandte kennt man seit dem Jung-Eozän (*Eotalpa*). Die Schlitzrüßler (*Solenodon*) der großen Antillen sind nach molekularbiologischen Befunden Angehörige der Soricomorphen, obwohl sie einst wegen ihres (sekundär) zalambdodonten Backenzahngebisses verschiedentlich als Vertreter der Zalambdodonta klassifiziert worden waren. Unter den Maulwurfsartigen (Talpidae) sind die Ohrenspitzmausmaulwürfe (Uropsilinae) mit *Uropsilus soricipes* die ursprünglichsten Formen. Gegenwärtig auf Südchina und Burma (Myanmar) beschränkt, waren sie im Jungtertiär auch in Nordamerika (*Mystipterus*) heimisch. Sie werden nach molekularbiologischen Daten den übrigen Talpiden als Schwestergruppe gegenübergestellt (SHINOHARA & al. 2003).

Als Vorfahren der Eulipotyphla gelten die Proteutheria (= Leptictida) der Ober-Kreidezeit (z. B. *Kennalestes*), die vereinzelt „Beuteltiermerkmale" (z. B. Beutelknochen) aufweisen.

Sind die Fledertiere (Chiroptera) mit den Fledermäusen (Microchiroptera) und den Flughunden (Megachiroptera) eine monophyletische Gruppe oder haben sich die Flughunde unabhängig von den Fledermäusen entwickelt? (s. JONES & GENOWAY 1970, PETTIGREW & al. 1989). Nach molekularbiologischen Daten bilden die Flughunde eine monophyletische Gruppe, die sich aus Microchiropteren entwickelt hat (JONES & al. 2002). Als erdgeschichtlich älteste Fossilform gilt *Archaeopteropus* aus dem Oligozän Italiens. Demgegenüber sind fossile Fledermäuse mit *Archaeonycteris* und *Icaronycteris* bereits aus dem Alt-Eozän von Europa bzw. von Nordamerika nachgewiesen. Als voll flugfähige Fledermäuse waren sie bereits damals weitgehend spezialisiert und sie orientierten sich auch schon nach dem Echolotprinzip, allerdings gibt es keine morphologischen Hinweise auf Nutzung von hochfrequenten Ultraschall (HABERSETZER 1998). Intermediäre Stadien von Vorläufern der Chiropteren fehlen nach wie vor, so dass die stammesgeschichtliche Herkunft und die Entstehung der Fledertiere ungeklärt ist. Jedenfalls sind es nach molekularbiologischen Daten keine Angehörige der Euarchonta.

Die Schuppentiere (Pholidota: Gattung *Manis*) bilden gegenwärtig eine artenarme Gruppe hochspezialisierter Säugetiere der Paläotropis, die zugleich etliche primitive Merk-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich Austria; download unter www.biologiezentrum.at

mals besitzen, die sie als Angehörige einer alten placentalen Säugetiergruppe ausweisen. Dies wird bestätigt durch die erdgeschichtlich ältesten Angehörigen (*Eomanis*) aus dem Mittel-Eozän Europas. Sie unterscheiden sich kaum von den heutigen Schuppentieren. Einst wurden die Pholidota mit den Xenarthra und dem Erdferkel (Tubulidentata) als „Edentata" (= Zahnarme) zusammengefasst. Die gemeinsamen Merkmale der „Edentaten" stehen mit der gleichen Ernährungs- und Lebensweise in Zusammenhang und wurden unabhängig voneinander erworben. Nach molekularbiologischen Befunden bilden die Schuppentiere die Schwestergruppe der Raubtiere und werden mit diesen als Ferae zusammengefasst, eine Bezeichnung die bereits C. LINNÉ (1758) für Raubtiere verwendete.

Für die Raubtiere (Carnivora) erscheint eine Monophylie gesichert, auch wenn eine frühe Trennung in zumindest zwei Hauptgruppen erfolgte: Die Caniformia und die Feliformia. Die Caniformia werden auf Angehörige der Miacidae des Jung-Paleozäns, die Feliformia auf Viverravidae des Alt-Paleozäns zurückgeführt, sodass die Trennung bereits innerhalb der Creodonta (Urraubtiere) erfolgte (KEMP 2005), sofern man nicht Viverravidae und Miacidae von den Creodonta trennt und mit den Carnivora als Carnivoramorpha zusammenfasst (FEJFAR & MAJOR 2005, ROSE & ARCHIBALD 2005).

Die Caniformia umfassen die Marderartigen (Mustelidae), Waschbärenartige oder Kleinbären (Procyonidae einschließlich Ailuridae), Großbären (Ursidae), die Robben (Pinnipedia) und die Hundeartigen (Canidae). Erstere werden als Arctoidea den Caniden gegenübergestellt. Als Feliformia oder Ailuroidea werden die Schleichkatzen (Viverridae und Herpestidae), die Katzenartigen (Felidae) und die Hyänen (Hyaenidae) klassifiziert.

Die Robben (Pinnipedia) sind Abkömmlinge der Arctoidea. Ihre stammesgeschichtliche Herkunft war ebenso wie ihre Monophylie lange Zeit umstritten. Innerhalb der Arctoidea bilden die bärenartigen Raubtiere die Ahnenformen der Robben mit den Otarioidea (Ohrenrobben) und den Phocoidea (Hundsrobben), wobei die Zugehörigkeit der Walrosse (Odobenidae) diskutiert wird (vgl. WYSS & FLYNN 1993). Mit *Enaliarctos* aus dem Alt-Miozän Kaliforniens sind die ältesten Robben und zugleich Übergangsformen zwischen jungoligozänen Ursiden (z. B. *Cephalogale, Pachycynodon*) und Otariiden nachgewiesen. Damit ist auch die einstige Vorstellung der Zoologen von der Abstammung der Robben von Hundeartigen nicht mehr aktuell. Radiationen führten zur Entstehung der Ohrenrobben und der Walrosse im nordpazifischen Raum.

Die Herkunft der Hundsrobben ist nicht so eindeutig durch Fossilfunde belegt. Verschiedentlich wurden und werden Musteliden (z. B. *Potamotherium* und *Semantor* aus dem Miozän Eurasiens) als primitive Phociden angesehen. Angehörige beider Gattungen sind als hochspezialisierte Fischotter zu klassifizieren, deren Ähnlichkeiten mit Hundsrobben als Konvergenz- bzw. Parallelerscheinungen zu werten sind. Die ältesten Hundsrobben sind aus dem Mittelmiozän des (Para-) Tethysbereichs bekannt (z. B. *Monotherium, Miophoca, Phocanella*), die "bereits" als Angehörige der Mönchsrobben (Monachinae) zu klassifizieren sind. Radiationen führten zur Entstehung der Seehunde (Phocinae), der Südrobben (Lobodontinae) bzw. See-Elefanten (*Mirounga*).

Innerhalb der Feliformia ist es mehrfach unabhängig voneinander zur Entstehung von Säbelzahnkatzen (z. B. Nimravidae mit *Eusmilus* und *Hoplophoneus* im Eo-Oligozän, *Sansanosmilus* und *Barbourofelis* im Miozän; Felidae mit *Machairodus*, *Homotherium* und *Smilodon* im Miozän bzw. Plio-Pleistozän) gekommen. Neuerdings werden *Sansanosmilus* und *Barbourofelis* als eigene Familie (Barbourofelidae) abgetrennt (MORLO & al. 2004). Die „echten" Katzen (Felidae) erscheinen mit *Proailurus* erst im Oligozän. Unter

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

den rezenten Feliden nimmt der Gepard (*Acinonyx jubatus*) eine Sonderstellung ein, was durch molekularbiologische Daten bestätigt wird (BININDA-EMONDS & al. 1999).

Die Hyänen (Hyaenidae) bilden nach Ansicht von Molekularbiologen die Schwestergruppe der Katzenartigen, während Paläontologen sie als Abkömmlinge von Schleichkatzen (Herpestiden) betrachten mit *Herpestides* bzw. *Plioviverrops* aus dem Miozän Afrikas und Europas als Stammformen.

Die Schleichkatzen sind mit *Stenoplesictis* seit dem Alt-Oligozän (? Jung-Eozän) nachgewiesen. Eine Radiation in Madagaskar führte zur Entstehung zahlreicher Gattungen, von denen die Frettkatze (*Cryptoprocta ferox*) durch katzenähnliche Eigenschaften eine Sonderstellung einnimmt, was insofern durch molekularbiologische Daten bestätigt wird, indem *Cryptoprocta*, zusammen mit *Eupleres* und *Fossa*, den übrigen madagassischen Schleichkatzen als „sister group" gegenübergestellt wird (BININDA-EMONDS & al. 1999). Aber auch in Afrika und Asien entwickelten die Schleichkatzen eine große Arten- und Formenfülle. *Nandinia binotata*, der afrikanische Pardelroller, zählt morphologisch zu den ursprünglichsten rezenten Schleichkatzen und wird den übrigen Feliformia als „sister group" (Nandiniidae) gegenübergestellt (BARYCKA 2007). Auch *Prionodon* gilt als primitiver Angehöriger der Feliformia.

Unter den Arctoidea sind die Marderartigen (Mustelidae) und die Waschbärartigen oder Kleinbären (Procyonidae) untereinander näher verwandt, wobei dem Katzenbär oder kleinen Panda (*Ailurus fulgens*) nicht nur wegen seiner altweltlichen Verbreitung eine Sonderstellung zukommt, die verschiedentlich zur Abtrennung als eigene Familie (Ailuridae) geführt hat, was auch molekularbiologisch untermauert werden kann. Mit Formen wie *Pseudobassaris* aus dem Jung-Eozän und mit *Amphictis* und *Bavarictis* aus dem Oligozän Europas sind Procyoniden bereits im Alt-Tertiär der Alten Welt nachgewiesen. Unter den rezenten Kleinbären zählen die Katzenfretts (Gattung *Bassariscus*) zu den ursprünglichsten Angehörigen. Sie haben sich seit dem Mittel-Miozän kaum verändert. Ihre Vorläufer (*Probassariscus*) sind – wie bereits erwähnt - aus dem Jung-Eozän Nordamerikas bekannt.

Die Marderartigen (Mustelidae) treten mit den ältesten Formen (z. B. *Plesictis*) im Alt-Oligozän auf. Sie haben sich im Miozän in mehrere Stämme aufgespalten und sind auch gegenwärtig noch artenreich vertreten. Bemerkenswert erscheint, dass Honigdachse (*Eomellivora*) und Stinktiere (z. B. *Miomephitis* und *Promephitis*) im Miozän auch in Europa heimisch waren.

Nach den Serologen und Molekularbiologen ist der Bambusbär oder große Panda (*Ailuropoda melanoleuca*) zweifellos ein Angehöriger der Großbären (Ursidae). Durch seinen frühen Eigenweg weicht er in vielen Merkmalen und im Verhalten von den übrigen Großbären ab, weshalb er verschiedentlich als Angehöriger einer eigenen Familie (Ailuropodidae) klassifiziert wird (vgl. KITCHENER 2000). Die übrigen Großbären lassen sich in zwei Gruppen (Ursinae mit *Ursus* und Tremarctinae mit *Tremarctos*) gliedern. Der Eisbär (*Ursus* [*Thalarctos*] *maritimus*) ist nach molekularbiologischen Daten ein erdgeschichtlich junger Abkömmling der Braunbärengruppe (TALBOT & SCHIELDS 1996), womit die Auffassung von THENIUS (1953) bestätigt wurde. Der jungeiszeitliche Höhlenbär wird neuerdings molekularbiologisch in mehrere Arten gegliedert (RABEDER & al. 2004).

Der frühe Eigenweg der Hundeartigen (Canidae) und ihre Entstehung in Nordamerika ist druch *Procynodictis* und *Prohesperocyon* aus dem Eozän sowie *Hesperocyon* und *Cynodesmus* aus dem Oligozän belegt. Unter den rezenten Caniden kommt dem afrikanischen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Löffelhund (*Otocyon megalotis*) eine Sonderstellung zu. *Urocyon* unter den Fuchsartigen und *Nyctereutes* unter den Wolfsartigen bilden die urspünglichsten rezenten Gattungen. Die südamerikanischen Pampasfüchse sind keine echten Füchse, sondern Angehörige der Wolfsartigen.

Als nächste Gruppe ist die von den Molekularbiologen als Cetartiodactyla bezeichnete Gruppe zu besprechen. Der Begriff stützt sich auf molekularbiologische Daten, wonach Wale (Cetacea) und Paarhufer (Artiodactyla) eine monophyletische Gruppe bilden, was auf den ersten Blick überraschend erscheint. Allerdings haben Anatomen und Morphologen schon frühzeitig auf gewisse Gemeinsamkeiten zwischen Walen und altertümlichen Paarhufern hingewiesen (vgl. THENIUS 1969). Nun haben Fossilfunde aus dem älteren und mittleren Eozän von Pakistan in jüngster Zeit gezeigt, dass die ältesten Wale (z. B. *Pakicetus, Ambulocetus, Rodhocetus*) quadrupede, wohl amphibisch lebende Küstenbewohner waren, die im Bau der Hintergliedmaßen (v. a. Tarsalgelenk) primitiven Paarhufern, wie sie mit *Diacodexis* bzw. *Gujaratia* aus dem Alt-Eozän längst bekannt waren, weitgehend entsprechen (THEWISSEN & FISH 1997, GINGERICH & al. 2001, THEWISSEN & al. 2001). Schädel und Gebiss entsprechen jedoch jenen der übrigen eozänen Urwale (Archaeoceti), weshalb die Übereinstimmung im Gliedmaßenskelett auch als funktionell bedingt nicht auszuschließen wäre und die stammesgeschichtliche Herkunft von Mesonychia (= „Condylarthra") nicht ganz von der Hand zu weisen wäre. In diese Richtung ginge auch die von THEWISSEN & al. (2007) vorgeschlagene Lösung, wonach Angehörige der ausgestorbenen Raoellidae (z. B. *Indohyus*) aus dem Eozän Indiens als Schwestergruppe der Cetacea und beide zusammen mit den Artiodactyla als solche der Mesonychidae (Mesonychia) angesehen werden können.

Im Übrigen stehen unter den rezenten Paarhufern die Flusspferde (Hippopotamidae) den Walen molekularbiologisch am nächsten, was nicht nur morphologisch problematisch erscheint. Die Hippopotamiden sind eine erdgeschichtlich junge Gruppe, deren älteste Formen mit *Kenyapotamus* aus den Mittel-Miozän Afrikas nachgewiesen sind. Ihre stammesgeschichtliche Herkunft wird diskutiert, indem die Flusspferde einerseits von Tayassuiden, also Schweineartigen (Suina), andererseits von jungtertiären Anthracotheriiden (z. B. *Merycopotamus*) abgeleitet werden. Anthracotherien sind mit *Haplobunodon* erstmalig im Mittel-Eozän nachgewiesen, sind jedoch nach der Molarenstruktur von jenen der Suina verschieden, weshalb sie als Anthracotherioidea bzw. Ancodonta von diesen abgetrennt werden.

Ein weiteres Problem ergibt sich durch die molekularbiologischen Affinitäten zwischen dem Pottwal (*Physeter catodon*: Physeteridae) und den übrigen „sperm whales" (Kogiidae) als Angehörige der Zahnwale (Odontoceti) und den Bartenwalen (z. B. *Balaenoptera*) als Vertreter der Mysticeti (MILINKOVITCH, ORTI & MEYER 1993). Mit der Konsequenz, dass die Zahnwale keine monophyletische, sondern eine paraphyletische Gruppe wären.

Die Paarhufer (Artiodactyla) sind gegenwärtig die artenreichste Gruppe unter den Huftieren. Die ältesten Vertreter sind aus dem Alt-Eozän (z. B. *Diacodexis* als Dichobunide) nachgewiesen. Die Backenzähne dieser Paarhufer sind bunodont und niedrigkronig und damit von jenen der Urwale völlig verschieden.

Unter den rezenten Paarhufern lassen sich drei Hauptgruppen unterscheiden. Die Suiformes mit den Schweinen (Suidae), Nabelschweinen (Tayassuidae) und den Flusspferden (Hippopotamidae), die Schwielensohler (Tylopoda) mit den Kamelen und Lamas (Camelidae) und die eigentlichen Wiederkäuer (Ruminantia).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Der Ursprung der Tayassuiden wird diskutiert. *Perchoerus* ist aus dem Jung-Eozän Nordamerikas, *Egatochoerus* aus dem Jung-Eozän Asiens bekannt. Tayassuiden waren im Tertiär auch in Europa und Afrika heimisch. Sie verschwinden in der Alten Welt im Mio-Pliozän und sind heute auf die Neotropis beschränkt, nachdem sie im Jungtertiär in Nordamerika artenreich vertreten waren.

Die Suiden erscheinen mit *Palaeochoerus* im Oligozän Europas. Mit *Hyotherium* und *Chleuastochoerus* waren sie im Miozän Eurasiens verbreitet. Die Gattung *Sus* ist seit dem Pliozän nachgewiesen. In Afrika haben die Suiden im Jung-Tertiär und im Pleistozän mit Formen aus der Verwandtschaft von Warzenschwein (*Phacochoerus*) und Riesenwaldschwein (*Hylochoerus*) eine große Artenfülle mit etlichen Gattungen (z. B. *Kolpochoerus, Potamochoeroides, Metridiochoerus, Stylochoerus*) entwickelt.

Die in Nordamerika entstandenen Tylopoden sind in ihrem Ursprungsland ausgestorben. *Protylopus* aus dem Jung-Eozän Nordamerikas ist der älteste Camelide. Die Nachkommen der im Jungtertiär Nordamerikas häufigen Lamas sind heute auf Südamerika (*Lama, Vicugna*) beschränkt. Im späten Jungtertiär (Turolium) erreichten die Tylopoden mit Kamelen („*Paracamelus*") über die damalige Beringbrücke Asien, um sich bis nach Europa und Afrika auszubreiten. Die Kamele haben sich unabhängig von den eigentlichen Wiederkäuern (Ruminantia) zu solchen entwickelt.

Die Ruminantia (Tragulina und Pecora) sind die erfolgreichste Paarhufergruppe. Ihre Entstehung im jüngeren Alttertiär hängt mit der Ausbreitung von Savannen und Grasländern, und damit der Gräser (Poaceen = „Gramineen") zusammen. Zunächst dominierten im Jungtertiär zwar noch die Tragulina mit den Zwerghirschen (Tragulidae, z. B. *Dorcatherium*), sowie die Moschustiere (Moschidae: *Dremotherium, Amphitragulus*) und die Hirsche (Cervidae) unter den Pecora. Letztere waren im Jungtertiär mit den Muntjakhirschen (Muntiacinae mit *Procervulus, Dicroceros* und *Euprox*) häufig. Mit dem Rothirsch (*Cervus elaphus*), den ausgestorbenen Riesenhirschen (z. B. *Megaloceros*) und den Elchen (*Cervalces, Alces*) erreichten die Cerviden im Plio-Pleistozän ihren stammesgeschichtlichen Höhepunkt.

Giraffenartige (Giraffoidea) waren im Jungtertiär Eurasiens und Afrikas mit den Palaeomeryciden (z. B. *Palaeomeryx*) und den Giraffiden (z. B. *Palaeotragus, Samotherium, Bramatherium*) artenreich vertreten. Während die Griraffiden in Afrika mit *Giraffa* und *Okapia* überlebten, starben sie in Eurasien im Plio-Pleistozän aus. Die Neue Welt haben Giraffen nie erreicht.

Dafür entwickelten sich in Nordamerika Verwandte des heutigen Gabelbockes (*Antilocapra americana*) in Ermangelung echter Antilopen die „Merycodontiden" mit zahlreichen Arten und Gattungen (z. B. *Merycodus, Ramoceras, Cosoryx*). Sie starben im frühen Pliozän aus. Von den Antilocapriden hat nur *Antilocapra* überlebt.

Die gegenwärtig artenreichste Gruppe von Wiederkäuern ist jedoch jene der Hornträger (Bovidae), die heute in Afrika und in weiten Teilen Eurasiens und Nordamerikas mit über 120 Arten, die 45 Gattungen angehören, heimisch sind. *Eotragus* aus dem Miozän Europas und Afrikas gilt als älteste Gattung der Hornträger. Im Jungtertiär und Quartär haben sich die heutigen Ducker, Gazellen und Antilopen sowie die Ziegenartigen (Caprinae) und Rinderartigen (Bovinae) entwickelt. Unter den Bovinae bildet die Nilgauantilope (*Boselaphus tragocamelus*) die ursprünglichste rezente Art. Mit dem Moschusochsen (*Ovibos moschatus*) sind die Hornträger auch gegenwärtig weit im Norden verbreitet.

© Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Mit den Unpaarhufern (Perissodactyla) ist die letzte Gruppe der Laurasiatheria genannt. Gegenwärtig sind sie mit den Tapiren (Tapiridae), den Nashörnern (Rhinocerotidae) und den Einhufern (Equidae) mit nur wenigen Arten und Gattungen vertreten. Die Perissodactyla haben ihre stammesgeschichtliche Blütezeit längst hinter sich. Während des Alttertiärs waren sie mit zahlreichen Familien, zu denen auch die völlig ausgestorbenen Brontotherioidea (z. B. *Brontops, Brontotherium*) und die Ancylopoda (z. B. *Schizotherium*) zählen, in Nordamerika und Eurasien verbreitet. Unter den rezenten Unpaarhufern sind zwei Hauptgruppen zu unterscheiden: Die Ceratomorpha oder Tapiromorpha mit den Nashörnern und Tapiren als Schwestergruppen und die Hippomorpha mit den Einhufern.

Die ältesten Perissodactylen sind mit *Hyracotherium* (= „*Eohippus*") als Vertreter der Hippomorpha und *Heptodon* als Angehöriger der Ceratomorpha aus dem Alt-Eozän Nordamerikas nachgewiesen. Sie lassen sich auf Urhuftiere (Condylarthra) des ältesten Tertiärs (z. B. *Phenacodus*, *Hyopsodus*) zurückführen. Durch Fossilfunde konnte die Herkunft und die Verbreitungsgeschichte der Equiden gut dokumentiert werden. Sie ist als sogenannte „Pferdereihe" von *Hyracotherium* über *Orohippus* (Mittel-Eozän) *Epihippus* (Jung-Eozän), *Mesohippus* (Oligozän), *Merychippus* (Miozän) und *Pliohippus* (Mio-Pliozän) bis zu *Equus* (Pliozän-Quartär) in Nordamerika belegt. Damit ist die Umwandlung von vierfingrigen zu einhufigen Arten aufgezeigt sowie die Evolution von niedrigkronigen (brachyodonten) Backenzähnen zu hochkronigen (hypsodonten) lophoselenodonten Molaren belegt. Die ursprünglichen Blatt- und Zweigfresser („browser") der einstigen Urwälder wurden während der Tertiärzeit zu Grasfressern („grazer") der Savannen. Demnach sind die Equiden in ihrem Ursprungsland ausgestorben. Allerdings kam es drei Mal zu einer Einwanderung in Eurasien über die Beringbrücke (mit *Anchitherium, Hipparion* und *Equus*).

Die gegenwärtig in der Neotropis und Südostasien heimischen Tapire sind die in vieler Hinsicht altertümlichsten Ceratomorpha. Die ältesten Tapiriden erscheinen mit *Eotapirus* und *Protapirus* erst im Oligozän. *Tapirus* ist seit dem Jung-Miozän bekannt. Über die gattungsmäßige Abtrennung des asiatischen Schabrackentapires („*Tapirus*" *indicus*) als *Acrocodia* wird diskutiert (Groves 2006).

Die fünf rezenten Nashornarten sind Überlebende einer zur Teritärzeit in Nordamerika, Eurasien und Afrika artenreich verbreiteten Gruppe von Unpaarhufern (Rhinocerotidae), die mit dem Wollnashorn (*Coelodonta antiquitatis*) im Jung-Pleistozän einen Bewohner der „arktischen" Mammutsteppe hervorgebracht hat. Das vom Aussterben besonders bedrohte Sumatranashorn (*Dicerorhinus* [= „*Didermocerus*"] *sumatrensis*) ist ein Angehöriger einer seit dem Jung-Oligozän bekannten Gattung. Die übrigen Gattungen (*Rhinoceros, Diceros* und *Ceratotherium*) sind erstmalig im Jung-Miozän nachgewiesen. Mit dem Aufstieg der Wiederkäuer unter den Paarhufern setzte der Rückgang der Rhinocerotiden ein.

Zusammenfassung

Für die Prototheria (Monotremata) bestätigen molekularbiologische Daten das Schwestergruppenverhältnis zu den Theria (= Meta- und Eutheria), die ihrerseits „sister groups" bilden.

Die Großgliederung der Beuteltiere (Marsupialia oder Metatheria) in Ameridelphia und Australidelphia, die auf morphologischen Kriterien beruht, wird durch molekularbiolo-

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

gische Befunde bestätigt, indem die südamerikanische Chiloe-Beutelratte (*Dromiciops gliroides*) als einzige lebende Vertreterin der Microbiotheria, ein Angehöriger der Australidelphia ist. Weiters wird den Nasenbeutlern (Peramelemorphia) eine Sonderstellung innerhalb der australischen Beuteltiere zuerkannt, die zugleich die zweimalige Entstehung der Syndactylie (Verwachsung von 2. und 3. Zehe) bei den Beuteltieren bedeutet. Dies gilt auch für den unabhängigen Erwerb der Diprotodontie im Unterkiefergebiss bei neotropischen (Paucituberculata) und australischen Beuteltieren (Diprotodontia).

Nach molekularbiologischen Daten lassen sich die rezenten Eutheria (Placentalia) in vier Hauptgruppen gliedern: Xenarthra, Afrotheria, Laurasiatheria und Euarchonta-Glires. Ob die Xenarthra (Gürteltiere, Faultiere und Ameisenfresser) oder die Afrotheria als erste ihren stammesgeschichtlichen Eigenweg genommen haben wird von Molekularbiologen unterschiedlich beurteilt. Als Afrotheria gelten die Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Tubulidentata, Macroscelidea und „Afrosoricida" (= Zalambdodonta). Proboscidea (Rüsseltiere) und Sirenia (Seekühe) bilden „sister groups" (=Tethytheria McKenna's), denen die Hyracoidea (Schliefer) nahe stehen. Tubulidentata (Röhrenzähner mit dem Erdferkel), Macroscelidea (Rüsselspringer) und „Afrosoricida" (Tenreks und Goldmulle) sind Angehörige einer frühen Radiation placentaler Säugetiere in Afrika. Die „Afrosoricida" sind mit den (übrigen) Insektenfressern (Eulipotyphla) nicht näher verwandt. Die Laurasiatheria (mit den Eulipotyphla, Chiroptera, Carnivora, Pholidota, Cetartiodactyla und Perissodactyla) sind auf der Nordhemisphäre entstanden. Als Cetartiodactyla werden die Wale (Cetacea) und die Paarhufer (Artiodactyla) auf Grund molekularbiologischer Daten als monophyletische Gruppe bewertet, was durch die jüngsten, erdgeschichtlich ältesten Fossilfunde von Urwalen in gewisser Hinsicht bestätigt wird. Allerdings sind die Flusspferde (Hippopotamidae) von paläontologischer Seite nicht als nächste Verwandte von Walen anzusehen. Gleiches gilt auch für die molekularbiologischen Affinitäten von Pottwal (*Physeter catodon*) als Angehöriger der Zahnwale (Odontoceti) zu den Bartenwalen (Mysticeti).

Als Eulipotyphla wird der „Kern" der Insektenfresser („Insectivora") bezeichnet. Unter den Fledertieren (Chiroptera) bilden die Flughunde (Megachiroptera) eine monophyletische Gruppe, die sich aus Fledermäusen (Microchiroptera) entwickelt hat. Raubtiere (Carnivora) und Schuppentiere (Pholidota) werden als Schwestergruppen unter dem Namen Ferae zusammengefaßt. Unter den Carnivoren ist der Bambusbär (*Ailuropoda melanoleuca*) ein Angehöriger der Großbären (Ursidae). Der Eisbär (*Ursus maritimus*) ist ein jungeiszeitlicher Abkömmling nordamerikanischer Braunbären. Das Walross (*Odobenus rosmarus*) bildet die Schwestergruppe der Ohrenrobben (Otariidae) und nicht der Hundsrobben (Phocidae). Unter den Katzen (Felidae) steht der Gepard (*Acinonyx jubatus*) isoliert. Felidae und Hyaenidae bilden Schwestergruppen, ebenso der Katzenbär (*Ailurus fulgens*) und die Kleinbären (Procyonidae).

Innerhalb der Unpaarhufer (Perissodactyla) werden die Einhufer (Equidae) als Schwestergruppe den übrigen Perissodactylen (Ceratomorpha mit den Tapiren und Nashörnern, die ihrerseits „sister groups" bilden) gegenübergestellt.

Mit dem Begriff Euarchonta wird die nähere Verwandtschaft von Dermoptera (Riesengleiter), Primates (Affen und Mensch) und Scandentia (Spitzhörnchen) durch molekularbiologische Daten bestätigt. Das morphologisch völlig isoliert stehende madagassische Fingertier (*Daubentonia madagascariensis*) bildet molekularbiologisch die Schwestergruppe der Indris (Indriidae).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich; Abstract - Download unter www.biologiezentrum.at

Als Glires wurden bereits von C. LINNÉ (1758) die Nagetiere (Rodentia) und die Hasenartigen (Lagomorpha) zusammengefasst. Nach manchen molekularbiologischen Befunden besteht ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Nagetieren und Hasenartigen, andere molekularbiologische Daten sprechen dagegen. Unter den Nagetieren zeigen neotropische Caviomorpha und altweltliche Hystricomorpha molekularbiologische Affinitäten.

Abgesehen von den neuen Erkenntnissen der Molekularbiologen hinsichtlich der Großgliederung der Placentalia sei hervorgehoben, dass die verwandtschaftlichen Beziehungen adaptiv stark veränderter Arten mit Hilfe molekularbiologischer Daten geklärt werden konnte (z. B. Fingertier, Bambusbär, Eisbär, Erdferkel).

Dank

Für den Arbeitsplatz am Institut für Paläontologie der Universität Wien sei den jeweiligen Vorständen mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

Für die Umsetzung des handschriftlichen Manuskriptes auf CD danke ich Frau Karin LIPPERT (Institut für Paläontologie der Universität Wien) herzlich. Für die oft mühevolle Beschaffung von Literatur sei Herrn Ass.-Prof. Mag. Dr. Karl RAUSCHER bestens gedankt.

Mein Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. O. FEJFAR von der Universität Prag für die Überlassung der Vorlage zur Abbildung 2. Für die Anfertigung der Abbildung 1 bin ich Herrn Johannes RAUCH, OÖ Landesmuseum Linz, zu Dank verpflichtet.

Literatur

ARCHIBALD J. D. & DEUTSCHMAN D. H., 2001: Quantitative analysis of the timing of the origin and diversification of the extant placental orders. J. Mammal. Evol. 8, 107–124, New York.

ASHER R. J., MENG J., WIBLE J. R., MCKENNA M. C., ROUGIER G. W., DASHZEVEG D. & NOVACEK M. J., 2005: Stem Lagomorpha and the antiquity of Glires. Science 307, 1091–1104, Washington.

BARYCKA E., 2007: Evolution and systematics of the feliform Carnivora. Mammalian Biology (= Z.f.Säugetierkunde) 72, 257–282, Jena.

BININDA-EMONDS O. R. P., GITTLEMAN J. L. & PURVIS A., 1999: Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). Biol. Rev. 74, 143–175, Cambridge.

BININDA-EMONDS O. R. P., CARDILLO M., JONES K. E., ROSS D. E. MACPHEE, BECK R. M. D., GRENYER R., PRICE S. A., VOS R. A., GITTLEMAN J. L. & PURVIS A., 2007: The delayed rise of present-day mammals. Nature 446 (5634), 507–512, London.

DOMNING D. P., 2001: The earliest known fully quadrupedal sirenian. Nature 413, 625–627, London.

FEJFAR O. & MAJOR P., 2005: Zaniklá sláva savcu. 1–278, Praha (Academia).

FISCHER M. S., 1986: Die Stellung der Schliefer (Hyracoidea) im phylogenetischen System der Eutheria. Courier Forsch. Inst. Senckenberg 84, 1–129, Frankfurt / M.

GIDLEY J. W., 1912: The lagomorphs an independent order. Science 36 (922), 285–286, Washington.

GILL TH., 1884: Insectivora. In: KINGSLEY J. ST. (ed.), Standard natural history 5, 134–158, S. E. Cassin & Co., Boston.

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

GREGORY W. K., 1910: The order of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 27, 1–524, New York.

GREGORY W. K., 1947: The monotremes and the palimpsest theory. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 88, 1–52, New York.

GROVES C. P., 2006: Taxonomie und Phylogenie der Tapire. In: TODD, CH. & U. GANSLOSSER (Hgeb.): Die Tapire. 11–23, Filander Verlag, Fürth.

HABERSETZER, J., 1998: Echoortung im Alttertiär. — In: KOENIGSWALD, W. v. & G. STORCH (Hrsg.), Messel. Ein Pompeji der Paläontologie. Thorbecke Species 2, 134–135, Thorbecke Verlag, Sigmaringen.

HAECKEL E., 1866: Generelle Morphologie der Organismen II. 1–462, Berlin.

JONES J. K. & GENOWAYS H. H., 1970: Chiropteran Systematics. In: SLAUGHTER, B. H. & WALTON D. W. (eds.), About Bats: a chiropteran symposium, 3–21. South. Methodist Univ. Press, Dallas.

JONES K. E., PURVIS A., MACLARNON A., BININDA-EMONDS O. R. P. & SIMMONS N. B., 2002: A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). Biol. Rev. 77, 223–259, Cambridge.

KITCHENER A., 2000: Evolution, Systematik, Funktionsmorphologie, Verbreitung und Status der Bären. In: GANSLOSSER U. (Hrsg.), Die Bären, 5–28, Filander Verlag, Fürth.

KRAUSE J. & al., 2006: Multiplex amplification of the mammoth mitochondrial genome and the evolution of the Elephantidae. Nature 439, 724–727, London.

LINNÉ C., 1758: Systema naturae. vol. 1. Regnum animale. 10. Aufl., Laurentii Salvii, Stockholm.

LUO Z.-X., CIFELLI R. L. & KIELAN-JAWOROWSKA Z., 2001: Dual origin of tribosphenic mammals. Nature 409, 53–57, London.

LUO, Z.-X., WIBLE J. R. & YUAN C.-X., 2003: Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. Science 302, 1934–1940, Washington.

MACDONALD D. (Hrsg.), 2004: Die große Enzyklopädie der Säugetiere. XXXI + 930 S., Tandem Verlag, Königswinter.

MARTIN TH. & LUO Z.-X., 2005: Homoplasy in the mammalian ear. Science 307, 861. Washington.

MCKENNA M. C., 1975: Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In: LUCKETT W. P. & SZALAY F. S. (eds.), Phylogeny of Primates, 21–46, Plenum Publ. Corp., New York.

MCKENNA M. C. & BELL S. K., 1997: Classification of mammals above the species level. XII + 631, Columbia Univ. Press, New York.

MILINKOVITCH M. C., ORTI G. & MEYER A., 1993: Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA sequences. Nature 361, 346–348, London.

MORLO M., PEIGNÉ S. & NAGEL D., 2004: A new species of Prosansanosmilus: implications for the systematic relationships of the family Barbourofelidae new rank (Carnivora, Mammalia). Zool. J. Linn. Soc. 140, 43–61, London.

MURPHY W. J., EIZIRIK E., JOHNSON W. E., ZHANG Y. P., RYDER O. A. & O'BRIEN S. J., 2001: Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. Nature 409, 614–618, London.

MUSSER A. M. & ARCHER M., 1998: New information about the skull and dentary of the Miocene platypus Obdurodon dicksoni, and a discussion of ornithorhynchid relationships. Philos. Trans. Roy. Soc. (B) 353, 1063–1079, London.

PETTIGREW J. P. & al., 1989: Phylogenetic relations between microbats, megabats and primates. Philos. Trans. Roy. Soc. B 325, 489–554, London.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

PURVIS A., 1995: A composite estimate of primate phylogeny. Philos. Trans. Roy. Soc. B 348, 405–421, London.

RABEDER G., HOFREITER M., NAGEL D. & WITHALM G., 2004: New taxa of Alpine cave bears (Ursidae, Carnivora). Cahiers scient., Hors sér. No. 2, 49–67, Lyon.

ROSE K. D. & ARCHIBALD J. D. (eds.), 2005: The rise of placental mammals. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.

SCALLY M., MADSEN O., DOUADY C. J., DE JONG W. W., STANHOPE M. J. & SPRINGER M. S., 2002: Molecular evidence for the major clades of Placental mammals. J. Mammal. Evolution 8, 239–277, New York.

SHINOHARA A., CAMPBELL K. L. & SUZUKI H., 2003: Molecular phylogenetic relationships of moles, shrew moles, and desmans from the New and Old World. Molec. Phylogenetics & Evol. 27, 247–258, Amsterdam.

SIMPSON G. G., 1945: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 85, XVI + 530, New York.

SPRINGER M. S., KIRSCH J. A. W. & CASE J. A., 1997: The chronicle of marsupial evolution. In: GIVNISH H. J. & SYTSMA K. J. (eds.), Molecular evolution and adaptive radiation, 129–157, Univ. Press, Cambridge.

SPRINGER M. S., STANHOPE M. J., MADSEN O. & DE JONG W. W., 2004: Molecular consolidate the mammal tree. Trends in ecology and evolution 19, 430–438.

STANHOPE M. J., WADDELL V. G., MADSEN O., DEJONG W. W., HEDGES S. B., CLEVEN G. C., KAO D. & SPRINGER M. S., 1998: Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. Proc. Nation. Acad. Sci. USA 95, 9967–9972, Washington.

STORCH G., 1981: Eurotamandua joresi, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der „Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia: Xenarthra). Senckenbergiana lethaea 61, 247–289, Frankfurt /M.

SZALAY F. S., 1982: A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. In: ARCHER M. (ed.): Carnivorous marsupials. Roy. Zool. Soc. New South Wales, 624–640, Sydney.

TALBOT S. L. & SHIELDS G. F., 1996: Phylogeography of brown bears (Ursus arctos) of Alaska and the paraphyly within the Ursidae. Molec. Phylogenetics & Evol. 5, 477–494, USA.

THENIUS E., 1953: Zur Analyse des Gebisses des Eisbären. Ursus (Thalarctos) maritimus Phipps, 1774. Säugetierkdl. Mitt. 1, 1–7, Stuttgart.

THENIUS E., 1969: Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere. Handb. Zool. VIII, Teil 2, VIII + 722 S, W. de Gruyter, Berlin.

THENIUS E., 1979: Die Evolution der Säugetiere. UTB 865, X + 249, G. Fischer, Stuttgart.

THENIUS E., 2000: Lebende Fossilien. Oldtimer der Tier- und Pflanzenwelt. Zeugen der Vorzeit. 2. Aufl., 1–227, Pfeil-Verlag, München.

THEWISSEN J. G. M., 1985: Cephalic evidence for the affinities of Tubulidentata. Mammalia 49, 257–284, Paris.

THEWISSEN J. G. M. & FISH R. E., 1997: Locomotor evolution in the earliest Cetaceans: functional model, modern analogues and paleontological evidence. Paleobiology 23, 482–490, Lawrence.

THEWISSEN J. G. M., WILLIAMS E. M., ROE L. J. & HUSSAIN S. T., 2001: Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationships of whales to artiodactyls. Nature 413, 277–281, London.

THEWISSEN J. G. M., COOPER L. N., CLEMENTZ M. T., BAJPAI S. & TIWARI B. N., 2007: Whales origin from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. Nature 450 (No. 6342) 1190–1194, London.

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

VAN DYK M. A. M., PARADIS E., CATZEFLIS F. & DE JONG W. W., 1999: The virtues of gaps: Xenarthran (Edentate) monophyly supported by a unique deletion in α-A-Crystallin. System. Biol. 48, 94–106, London.

WADDELL P. J., OKADA N. & HASEGAWA N., 1999: Toward resolving the interordinal relationships of placental mammals. System. Biol. 48, 1–6, London.

WIBLE J. R. & HOPSON J. A.,1993: Basicranial evidence for early mammal phylogeny. In: SZALAY F. S., NOVACEK M. J. & MCKENNA M. C. (eds.), Mammal Phylogeny. Multituberculates, Monotremes etc., 45–62, Springer, New York.

WYSS A. R., FLYNN J. J., NORELL M. A., SWISHER C. C., CHARRIER R., NOVACEK M. J. & MCKENNA M. C., 1993: South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. Nature 365, 434–437, London.

Abbildungsnachweise

Abb. 1a: THENIUS E., 1988: Stammesgeschichte (der Beuteltiere). GRZIMEKS Enzyklopädie der Säugetiere. Band 1. Kindler, München.

Abb. 1b: SPRINGER M. S., KIRSCH J. A. W. & CASE J. A., 1997: The chronicle of marsupial evolution. In: GIVNISH H. J. & SYTSMA K. J. (eds.): Molecular evolution and adaptive radiation. Univ. Press, Cambridge.

Abb. 2.: FEJFAR O. & MAJOR P., 2005: Zaniklá Sláva Savcu. Academia, Praha. und SPRINGER M. S., STANHOPE M. J., MADSEN O. & DE JONG W. W., 2004: Trends in ecology and evolution 19.

Manuskript eingelangt: 2007 09 19

Anschrift: Univ.-Prof. Dr. Erich THENIUS, Institut für Paläontologie der Universität Wien, Geozentrum, Althanstraße 14, 1090 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: 144

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

Artikel/Article: Ergebnisse der Molekularbiologie zur Klassifikation der Säugetiere (Mammalia) und zu den verwandschaftlichen Beziehungen der Säugetiere untereinander. Ein Wissenschaftsbericht 61-82