© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Herkunft und Entwicklung der südamerikanischen Säugetierfauna[1,2]

Von Erich Thenius

Eingang des Ms. 30. 1. 1964

Einleitung

Die rezente südamerikanische Säugetierfauna hat durch ihre charakteristische Zusammensetzung seit jeher die Tiergeographen interessiert, ist doch die neotropische Region eines der kennzeichnendsten Faunengebiete überhaupt. Um die Zusammensetzung der Fauna verstehen zu können, ist die Kenntnis des geschichtlichen Werdens notwendig. Dieses Werden kann jedoch aus der gegenwärtigen Fauna bzw. der Verbreitung der einzelnen Arten allein nicht rekonstruiert werden. Dazu sind Fossilfunde erforderlich. Erst diese lassen, sofern sie stratigraphisch sicher eingestuft sind, durch ihr verschiedenzeitliches Auftreten Schlußfolgerungen über die wechselnde Zusammensetzung der Fauna im Laufe der Zeit zu. Sind überdies die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge bekannt, so können — sofern die Fossilfunde dazu ausreichen — auch Aussagen über die Geschichte der einzelnen Faunengruppen gemacht werden. Aber erst in Verbindung mit der Kenntnis des paläogeographischen Werdeganges des Kontinentes kann schließlich die Herkunft der einzelnen Faunenelemente bzw. ganzer Gruppen richtig beurteilt werden.

Wie in der folgenden Übersicht gezeigt werden soll, ist die rezente Säugetierfauna Südamerikas das Ergebnis eines langen, recht abwechslungsreichen historischen Prozesses und hat erst vor wenigen Jahrtausenden ihr gegenwärtiges Gepräge erhalten.

Fossilfunde sind aus den eiszeitlichen und tertiären Ablagerungen Südamerikas seit langem bekannt. Freilich ist der südamerikanische Kontinent paläontologisch noch lange nicht so gut durchforscht wie etwa die USA oder Europa, sind doch große Teile des Kontinentes von Urwäldern bedeckt, in denen etwaige Fossilfunde nur durch Zufall auffindbar sind, ganz abgesehen davon, daß in Urwaldgebieten keine Fossilisationsbedingungen gegeben sind und dies bei annähernd gleichen klimatischen Voraussetzungen auch für die Tertiärzeit angenommen werden kann. Dennoch liegen reichere fossile Säugetierfaunen nicht nur aus der Pampa vor, sondern auch aus Brasilien, Peru, Ekuador und Kolumbien. Um die Ausgrabung und Erforschung der südamerikanischen Fossillagerstätten bzw. die Bearbeitung des Fossilmaterials haben sich u. a. die Gebrüder C. & F. Ameghino, A. Bravard, H. Burmeister, A. Cabrera, G. Cuvier, A. Gaudry, P. Gervais, R. Hoffstetter, L. & L. J. Kraglievich, F. B. Loomis, R. Lydekker, R. Owen, B. Patterson, C. de Paula Couto, O. A. Reig, E. S. Riggs, S. Roth, C. Rovereto, C. Rusconi, W. B. Scott, J. Sefve, G. G. Simpson, J. W. Sinclair, F. Spillmann, R. A. Stirton, H. Winge und A. E. Wood verdient

[1] Dr. h. c. Erna Mohr zum 70. Geburtstag gewidmet.

[2] Erweiterte Fassung eines am 30. Oktober 1962 vor der 36. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Tübingen gehaltenen Vortrages. — Es sind nur die Landsäugetiere mit Ausnahme der Chiropteren berücksichtigt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

gemacht. Zusammenfassende Übersichten über die Abfolge der südamerikanischen Säugetierfaunen finden sich bei Scott (1937), Simpson (1950) und Paula Couto (1952e).

Bemerkungen zur Paläogeographie Südamerikas im Kaenozoikum

Bevor wir uns mit der Übersicht der Säugetierfaunen in chronologischer Reihenfolge befassen wollen, noch einige Bemerkungen zur paläogeographischen Situation im Kaenozoikum bzw. zur Kreidezeit. Die paläogeographischen Verhältnisse im Paläozoikum und im älteren Mesozoikum (Trias und Jura) sind für die Beurteilung der südamerikanischen Säugetierfauna ohne Belang, so daß sie hier unberücksichtigt bleiben können. In diesem Zusammenhang ist ferner der einstige Küstenverlauf im einzelnen und die sonstige paläogeographische Situation Südamerikas von untergeordneter Bedeutung, weshalb auch diese Einzelheiten vernachlässigt werden können. Auch auf die faunistisch nicht gänzlich bedeutungslose Hebung der Anden während des Kaenozoikums soll hier nicht eingegangen werden. Viel wichtiger sind jedoch etwaige Landverbindungen zu benachbarten Festlandsgebieten, die einen Faunenaustausch bzw. das Einwandern von Landsäugetieren ermöglichten und wie sie verschiedentlich von Tiergeographen gefordert werden.

Die rezente südamerikanische Säugetierfauna spricht jedenfalls für eine lange Isolation. Dies wird durch die geologisch-paläontologischen Befunde bestätigt, indem Meeresfaunen von der pazifischen (S-Kolumbien, Kalifornien) und atlantisch-karibischen Küste (Venezuela, Atlantikküste der USA) für eine fast die ganze Tertiärzeit hindurch andauernde direkte Meeresverbindung sprechen (Nygren, 1950; Weeks, 1948; Woodring, 1954). Diese Befunde wurden nicht zuletzt durch die mikropaläontologische Erforschung weiter Gebiete des nordwestlichen Südamerika möglich, die im Zuge der erdölgeologischen Erschließung erfolgte. Die sog. Bolivar-Synklinale, die im Zusammenhang mit intensiver gebirgsbildender Tätigkeit am Ende der Kreidezeit bzw. anfangs des Tertiärs entstand, erstreckte sich vom heutigen Golf von Guayaquil (Ekuador) im Süden bis zum Golf von Uraba (Kolumbien) in der karibischen See. Sie erreichte ihre maximale Ausdehnung im jüngeren Oligozän, um im jüngeren Miozän durch einen neuerlichen gebirgsbildenden Zyklus schließlich zu verlanden. Daß jedoch eine Faunenbarriere für Landsäugetiere zwischen Süd- und Nordamerika noch im älteren Pliozän wirksam war, zeigen Säugetierfaunen Zentral- und Südamerikas, indem erstere nur nordamerikanische Elemente enthält (Olson & Mc Grew, 1941). Erst im jüngsten Pliozän kam es wieder zur Bildung einer Landbrücke, über die ein richtiger Faunenaustausch terrestrischer Formen möglich war.

Eine derartige Landverbindung über Zentralamerika nach Nordamerika mußte auch im frühesten Tertiär bzw. im ausgehenden Mesozoikum bestanden haben. Das heißt, der südamerikanische Kontinent war fast die gesamte Tertiärzeit hindurch, also annähernd 60 Millionen Jahre, von Zentral- und Nordamerika isoliert.

Landfeste Verbindungen mit Afrika bzw. der Antarktis und Australien, wie sie auf Grund verschiedener, angeblich gemeinsamer Faunenelemente angenommen worden waren, sind für das Kaenozoikum nicht nachweisbar. Es soll damit nicht die Möglichkeit einer Kontinentaldrift ausgeschlossen werden, wie sie von A. Wegener ausgesprochen wurde. Im Kaenozoikum war jedenfalls keine Landverbindung mit Afrika vorhanden. Die von verschiedenen Autoren angenommenen faunistischen Beziehungen zu Afrika und Australien haben sich durch neuere Untersuchungen als irrig erwiesen. So sind die für Südamerika charakteristischen Pyrotheria nicht mit den Proboscidea, die Notoungulaten weder mit den Hyracoidea noch mit den Catarrhina verwandt. Die Dasypodiden haben sich parallel zu den Pholidota, die caviomorphen Nagetiere parallel zu den altweltlichen Hystricomorpha entwickelt (Wood, 1955;

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

Wood & Patterson, 1959). *Necrolestes* aus dem Miozän ist kein Chrysochloride, sondern ein spezialisierter Borhyaenide, also ein Beuteltier (Patterson, 1958), *Palaeothentoides* aus dem südwestafrikanischen Miozän kein Verwandter von *Palaeothentes* (= Marsupialia) aus Südamerika, sondern ein Insektenfresser (Macroscelidide; Butler & Hopwood, 1957).

Die tertiären Raubbeutler Südamerikas (Borhyaenidae oder Sparassodonta) sind mit den australischen Dasyuriden nicht direkt verwandt, sondern haben sich unabhängig von diesen aus beutelrattenartigen Formen entwickelt.

Mit diesen Feststellungen sind zahlreiche, aber noch nicht alle tiergeographischen Probleme gelöst. Ergänzend sei festgehalten, daß die Einhufer des südamerikanischen Miozäns (z. B. *Thoatherium)* keine Equiden sind, sondern dem ausgestorbenen Huftierstamm der Litopterna angehören. Die unter dem Namen *Notohippus* und *Stilhippus* beschriebenen Huftiere sind Notoungulaten, was auch für die Gattung *Progaleopithecus* gilt.

Kriterien zur Bestimmung der Herkunft

Die Beurteilung der Herkunft bzw. des Entstehungsgebietes einer Gruppe von Lebewesen kann nach verschiedenen Gesichtspunkten erfolgen. Man kann von der gegenwärtigen Verbreitung ausgehen und das Areal der größten taxonomischen Differenzierung als wahrscheinliches Ursprungsgebiet ansehen. Diese Möglichkeit besteht jedoch nur bei noch in Evolution befindlichen Einheiten und ist durchaus nicht zuverlässig. So können Wanderungen bzw. klimatische Änderungen zu einer Verschiebung des einstigen Verbreitungsgebietes führen, ganz abgesehen davon, daß dadurch die Beurteilung reliktartig bzw. disjunkt verbreiteter Formen schwierig bzw. unmöglich ist. Es sei hier nur auf das Beispiel der Tapire verwiesen, die gegenwärtig auf Südostasien, Zentral- und Südamerika beschränkt sind. Aber auch die Herkunft der Nabelschweine oder der Baumstachler (Erethizontidae) läßt sich auf Grund ihrer jetzigen Verbreitung nicht oder zumindest nicht eindeutig beurteilen.

Wir wollen daher auch hierfür die — freilich nicht für alle Gruppen gegebenen — Fossilbefunde auswerten, die für die Beurteilung des Entstehungsgebietes und damit der Herkunft wertvolle Dienste leisten können. Freilich sind auch hier verschiedene Fehlerquellen zu berücksichtigen, die nicht allein durch das Fehlen von Fossilresten gegeben, sondern auch in der taxonomischen bzw. phylogenetischen Beurteilung begründet sind. So kann das vermeintliche Ursprungsgebiet durch geologisch ältere Fossilfunde von Vorläufern ebenso eine Korrektur erfahren, wie es die wechselnde Beurteilung stammesgeschichtlicher Beziehungen vermag. So wurden, um nur ein Beispiel zu erwähnen, seinerzeit die altweltlichen, dreizehigen Hipparionen als Stammformen der Einhufer (Gattung *Equus)* angesehen, während diese gegenwärtig auf nordamerikanische Equiden der *Pliohippus*-Gruppe zurückgeführt werden.

Unter Berücksichtigung dieser Tatsachen müssen daher auch die folgenden Zeilen verstanden sein. Allerdings lassen die bisherigen Fossilfunde erwarten, daß grundsätzliche Änderungen der Ansichten über Herkunft und Entwicklung der Säugetierfauna Südamerikas nicht eintreten werden. Um nun zu einem Verständnis der gegenwärtigen südamerikanischen Säugetierfauna zu gelangen, sei eine kurze Übersicht der verschiedenen kaenozoischen Säugetierfaunen gegeben.

Die südamerikanischen Säugetierfaunen im Tertiär und Quartär

Die stratigraphische Einstufung der südamerikanischen Säugetierfaunen und ihre Parallelisierung mit zentral- und nordamerikanischen Faunen hat in den letzten Jahren dank neuer Untersuchungen wesentliche Fortschritte gemacht. Da an dieser Stelle nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

weiter auf Einzelheiten eingegangen werden kann, sei auf die zusammenfassende Darstellung von Thenius (1959) verwiesen, in der die tertiären Säugetierfaunen und ihre altersmäßige Einstufung bzw. Parallelisierung ausführlich diskutiert werden.

Die geologisch ältesten Säugetierfaunen Südamerikas stammen aus dem jüngeren Paleozän und sind aus Argentinien (Rio-Chico-Formation) und Brasilien (Itaborai) bekannt (Paula Couto, 1952–1954; Simpson, 1948; Thenius, 1959). Sie setzen sich aus Marsupialia (Didelphidae, Caenolestidae, Polydolopidae und Borhyaenidae *[Eobrasilia]*, Xenarthra (Dasypodidae mit *„Utaëtus"*), Condylarthra (Didolodontidae [= „Bunolitopterna"] und Hyopsodontidae), Notoungulata (Henricosbornidae, Oldfieldthomasiidae, Archaeohyracidae und Isotemnidae), Litopterna (Proterotheriidae

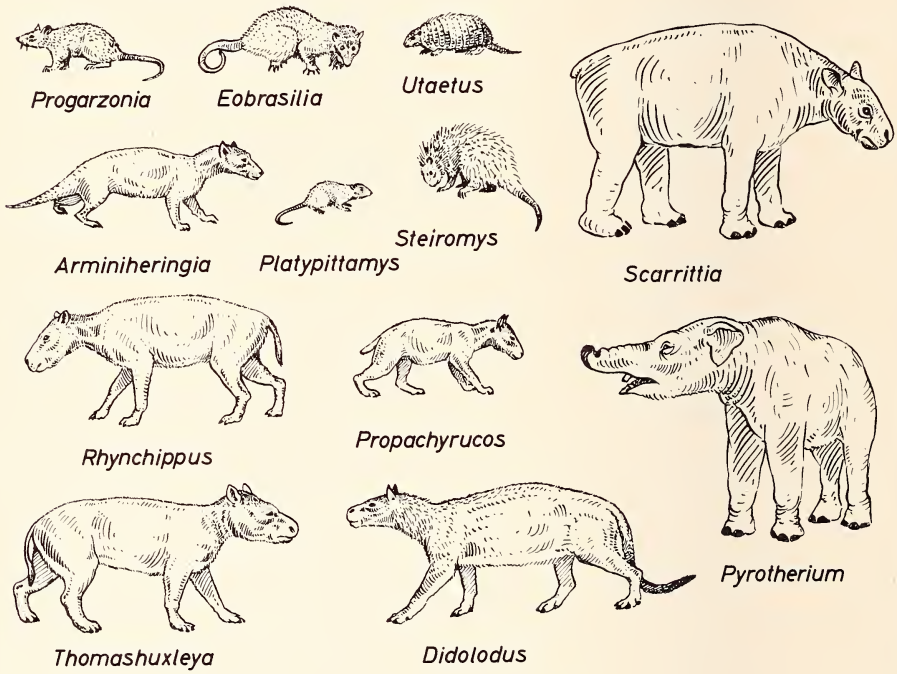


Abb. 1. Kennzeichnende Säugetiere des Alttertiärs von Südamerika. Mit Ausnahme der caviomorphen Nagetiere *(Platypittamys, Steiromys)*, die nicht aus praeoligozänen Ablagerungen nachgewiesen sind, durchwegs Vertreter von bereits im Paleozän bzw. Alteozän heimischen Stämmen: Marsupialia *(Progarzonia, Eobrasilia, Arminiheringia)*, Xenarthra *(Utaëtus)*, Notoungulata *(Scarrittia, Rhynchippus, Propachyrucos, Thomashuxleya)*, Condylarthra *(Didolodus)* und Pyrotheria *(Pyrotherium)*. Die erst im Jungoligozän nachgewiesenen Primaten sind nicht berücksichtigt. Rekonstruktionen in Anlehnung an W. B. Scott und G. G. Simpson; nur annähernd im gleichen Größenverhältnis dargestellt.

und Macraucheniidae), Astrapotheria (Trigonostylopsidae) und Xenungulata *(Carodnia)* zusammen. Es handelt sich um die erste und älteste Faunenimmigration, die nach Simpson (1950) Südamerika von Nordamerika her über Zentralamerika im ältesten Tertiär (? Altpaleozän) erreicht hat. Diese Annahme wird durch Säugetierfaunen aus dem nordamerikanischen Paleozän bestätigt, die primitive Beuteltiere (Didelphidae: *Alphadon;* s. Clemens, 1961), Palaeanodonten (als Ausgangsformen der Xenarthra), Condylarthren, Notoungulaten und Pantodonten enthalten. Letztere sind wahrscheinlich die Ausgangsformen der südamerikanischen Xenungulaten.

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Eozäne Säugetierfaunen sind nicht nur aus Argentinien (Casamayorense und Mustersense), sondern auch aus Peru und Kolumbien bekannt geworden. Es sind sämtliche der bereits aus dem Paleozän nachgewiesenen Säugetierordnungen vorhanden. Unter den Beutlern sind Didelphiden, Caroloameghiniden, Caenolestiden *(Progarzonia)*, Polydolopiden und Borhyaeniden *(Arminiheringia)* durch zahlreiche endemische Gattungen vertreten, was auch für die zum Teil mit neuen Familien nachgewiesenen Ungulaten (Condylarthra; Notoungulata mit Notohippidae und Hegetotheriidae; Litopterna) gilt. Erstmalig sind unter den Xenarthren Angehörige der Gravigraden („Riesen"faultiere: Megalonychidae und Orophodontidae = gepanzerte Gravigrada; HOFFSTETTER, 1954) und „Riesen"gürteltiere (Glyptodontidae) nachgewiesen. Astrapotheria *(Albertogaudrya)* und Pyrotheria *(Carolozittelia)* sind selten, Xenungulata nicht bekannt.

In den oligozänen Säugetierfaunen, die wiederum aus Argentinien (Deseadense mit der *Pyrotherium*-Fauna und Colhuehuapiense mit der *Colpodon*-Fauna) und Kolumbien beschrieben wurden, erscheinen erstmalig die Rodentia mit verschiedenen Familien (Octodontidae, Erethizontidae *[Steiromys]*, Chinchillidae, Echimyidae, Cephalomyidae und Eocardiidae) und die Primaten *(Dolichocebus;* KRAGLIEVICH, 1951).

Die seinerzeit auf Primaten bezogenen Säugetierreste des Colhuehuapiense (z. B. *„Homunculites" pristinus = Abderites pristinus)* sind Beuteltiere. Weiter sind durch das Auftreten von Mylodontiden (Riesenfaultiere) und Peltephiliden (gehörnte Gürteltiere) unter den Xenarthra, Homalodotheriiden, Mesotheriiden und Toxodontiden unter den Huftieren (Notoungulata), jenes der Groeberiiden unter den Beutlern sowie das Fehlen verschiedener eozäner Huftierfamilien (Notostylopidae, Henricosbornidae, Oldfieldthomasiidae, Archaeopithecidae) weitere Unterschiede gegenüber den eozänen Faunen gegeben, die nicht allein durch die Weiterentwicklung der endemischen Gruppen erklärt werden kann, sondern nach SIMPSON (1950) die Annahme einer zweiten Fauneneinwanderung in Form sog. „island-hoppers" notwendig macht.

Diese Annahme wird für die Nagetiere durch die neuesten Untersuchungen der geologisch ältesten Rodentia Südamerikas (z. B. *Platypittamys* des Deseadense) bzw. der alttertiären Paramyiden Nordamerikas gestützt (WOOD & PATTERSON, 1959), indem erstere nahe Beziehungen zu letzteren aufweisen. Unter den Paramyiden steht die Gattung *Reithroparamys* des nordamerikanischen Mitteleozäns den primitiven Caviomorphen sehr nahe, so daß deren spätere (? jungeozäne) Einwanderung über Inselketten in das schon isolierte Südamerika recht wahrscheinlich ist. Damit ist schon angedeutet, daß die Ähnlichkeit gewisser südamerikanischer Nager mit den altweltlichen Hystricomorphen (Hystricidae, Thryonomyidae und Petromyidae) auf Parallelentwicklung beruht. Weiter erscheint die Annahme einer richtigen Landbrücke, wie sie etwa für die Einwanderung von Ungulaten und Proboscidiern vorhanden sein muß, für die Nagetiere nicht erforderlich.

Nicht ganz so gesichert erscheint die spätere Einwanderung der Primaten, die erstmalig aus dem Trelewense, einem Äquivalent des Colhuehuapiense (= Jungoligozän), belegt sind. Als Waldbewohner ist es durchaus nicht ausgeschlossen, daß ihre Einwanderung bereits im Paleozän erfolgte und ihre Fossilreste bisher aus paleozänen und eozänen Ablagerungen noch nicht nachgewiesen sind. Andererseits spricht das Vorkommen von (als Stammformen in Betracht kommenden) Halbaffen (Omomyidae) im nordamerikanischen Eozän genauso gut für ein späteres Einwandern in Südamerika als im Paleozän (vgl. GAZIN, 1958). Es müssen daher weitere Fossilfunde abgewartet werden, um diese Frage endgültig beantworten zu können. Sicher ist immerhin, daß die Platyrrhina, zu denen die geologisch ältesten südamerikanischen Primaten zweifellos gehören, sich seit dem Alttertiär unabhängig von den altweltlichen Catarrhina entwickelt haben. Die geologisch ältesten Platyrrhina verhalten sich wohl in zahlrei-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

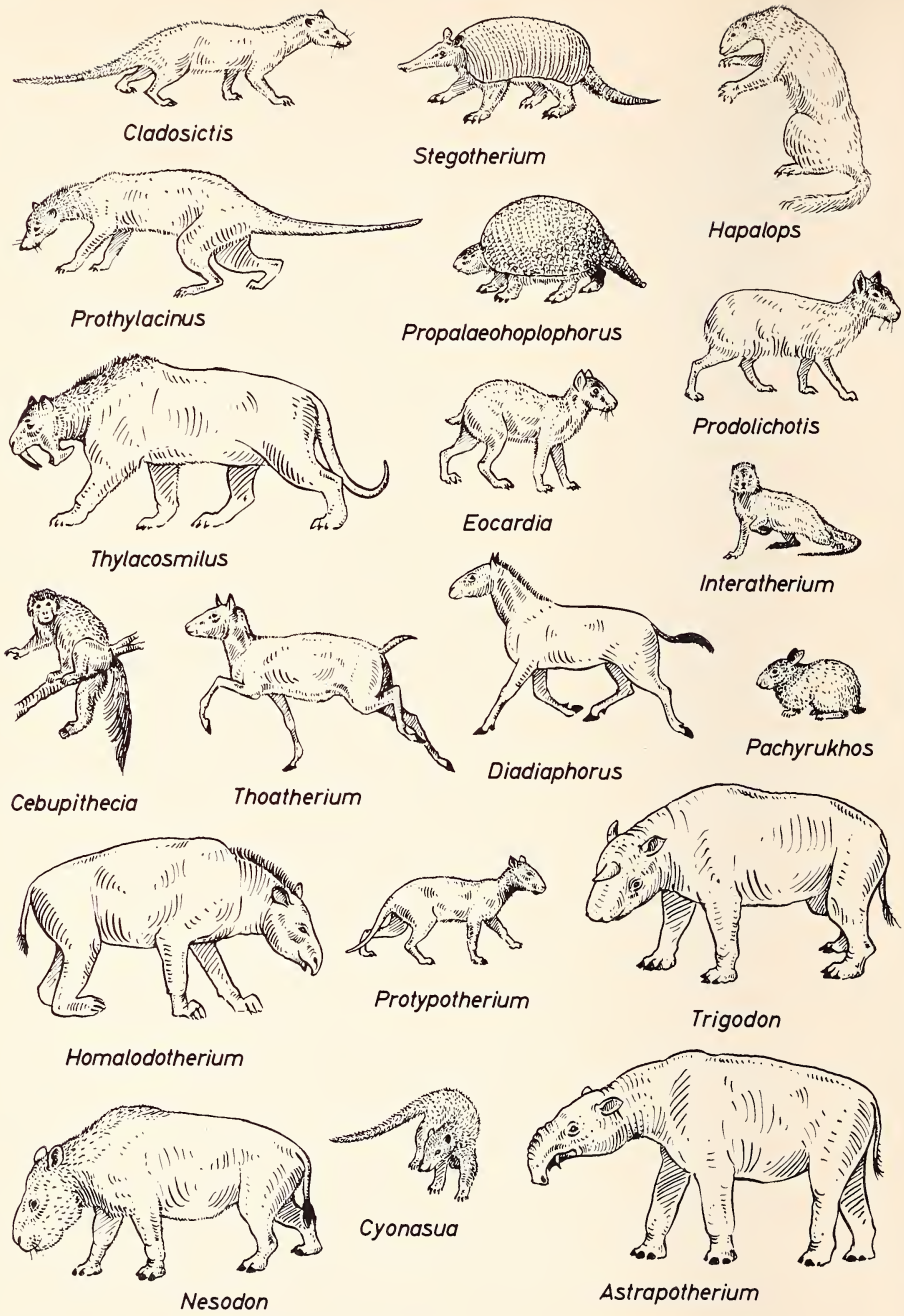


Abb. 2. Kennzeichnende Säugetiere des Jungtertiärs von Südamerika. Außer den Procyoniden *(Cyonasua)*, die als einzige Carnivoren bereits im Mio-Pliozän nachgewiesen sind, nur Angehörige von bereits im Alttertiär heimischen Stämmen umfassend: Marsupialia *(Cladosictis, Prothylacinus, Thylacosmilus)*, Xenarthra *(Stegotherium, Propalaeohoplophorus, Hapalops)*, Rodentia *(Eocardia, Prodolichotis)*, Primates *(Cebupithecia)*, Litopterna *(Thoatherium, Diadiaphorus)*, Notoungulata *(Interatherium, Pachyrukhos, Homalodotherium, Protypotherium, Trigodon, Nesodon)* und Astrapotheria *(Astrapotherium)*. Rekonstruktionen in Anlehnung an C. de Paula Couto und W. B. Scott; nur annähernd im gleichen Größenverhältnis.

chen Merkmalen primitiver als die gleichzeitig lebenden altweltlichen Primaten bzw. sind in verschiedener Hinsicht anders spezialisiert.

Jungtertiäre Säugetierfaunen sind aus Argentinien, Uruguay und Kolumbien beschrieben worden, während Einzelfunde aus verschiedenen südamerikanischen Staaten vorliegen. Die Faunen setzen sich aus Angehörigen der bereits für das Alttertiär als charakteristisch angeführten Gruppen zusammen, unterscheiden sich jedoch in der artlichen und generischen Zusammensetzung. Neu sind — wenn wir von der jüngstpliozänen Säugetierfauna absehen — lediglich Angehörige der Procyoniden, die erstmalig im älteren Pliozän (? jüngeres Miozän) durch Nasenbären *(Cyonasua)* nachgewiesen werden konnten (Kraglievich & Reig, 1954).

Besonders bemerkenswert ist das Vorkommen von Condylarthren (Didolodontidae: *Megadolodus*). Die im Paleozän und Eozän weit verbreiteten Condylarthren sind nämlich sonst überall bereits im Oligozän ausgestorben. Unter den Litopternen sind pferdeähnliche Arten als dreizehige Formen und als Einhufer (Proterotheriidae: *Diadiaphorus, Thoatherium)* sowie im Habitus an Cameliden erinnernde Typen (Macraucheniidae) vorhanden. Die sehr artenreichen Notoungulaten erreichten ihre größte Formenfülle, während die Pyrotherien verschwunden sind. Die Astrapotherien sind durch *Astrapotherium* und *Xenastrapotherium,* die Primaten durch primitive Ceboidea (z. B. *Homunculus, Cebupithecia*) nachgewiesen.

Die Xenarthren sind nunmehr auch durch Myrmecophagiden *(Promyrmecophaga)* vertreten. Die Gravigraden (z. B. *Hapalops, Planops, Nematherium)* und Glyptodonten *(Palaeohoplophorus, Cochlops)* zählen zu den kennzeichnendsten Elementen, sind jedoch (noch) nicht als Riesenformen entwickelt. Peltephiliden sind noch nachgewiesen *(Peltephilus),* die Orophodontiden hingegen verschwunden.

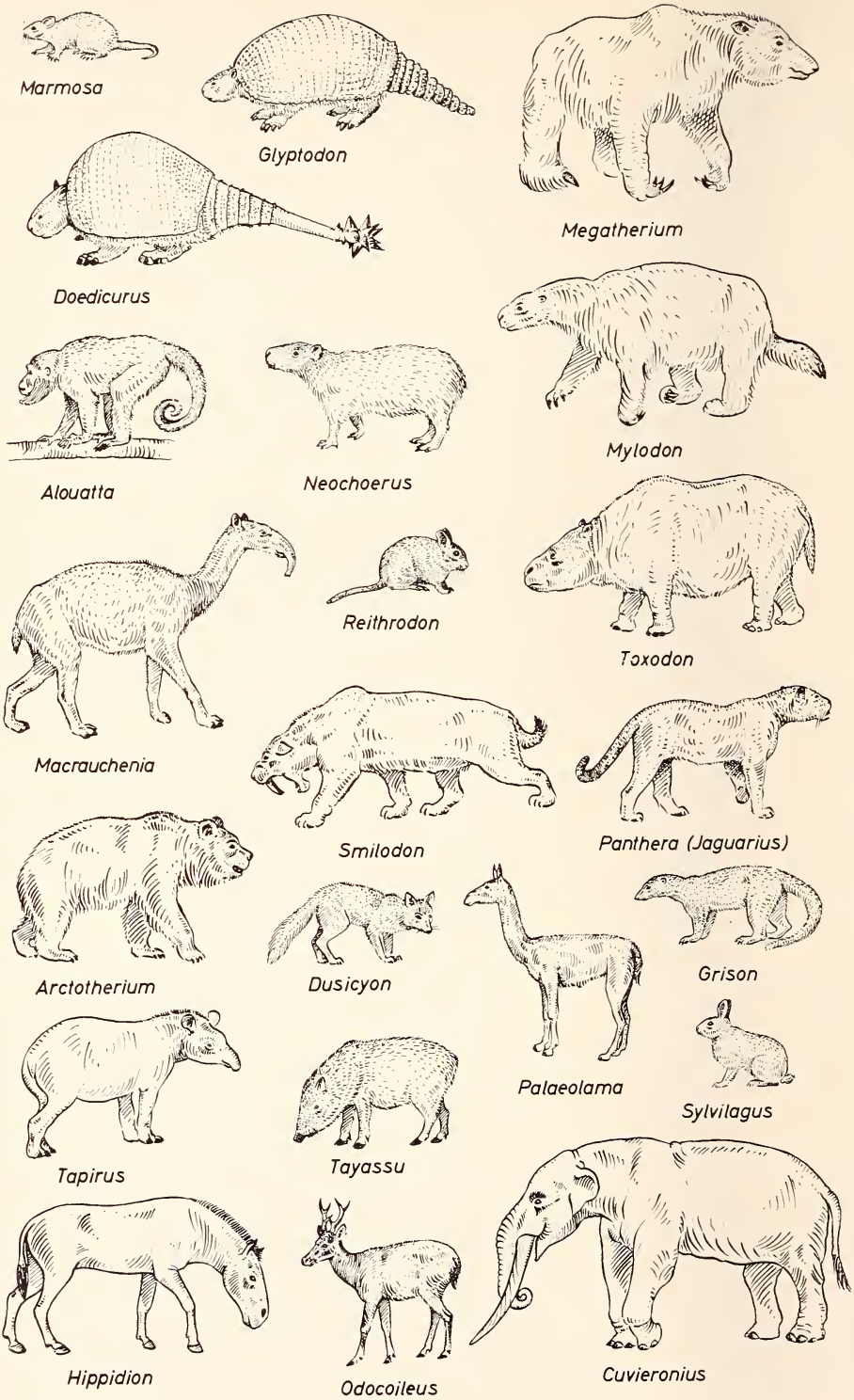
Die Rodentia sind zahlreich, besonders die Eocardiidae (z. B. *Eocardia),* Verwandte der Caviiden. Caviiden (z. B. *Prodolichotis*), Hydrochoeriden, Dinomyiden und Abrocomiden treten erstmalig auf. Von den Beutlern sind Borhyaeniden (z. B. *Cladosictis, Prothylacinus, Borhyaena, Thylacosmilus* und *Necrolestes),* Didelphiden *(Microbiotherium)* und Caenolestiden *(Garzonia, Palaeothentes, Abderites)* zu erwähnen.

So setzt sich die jungtertiäre Säugetierfauna Südamerikas mit Ausnahme der Procyoniden aus fortentwickelten autochthonen Elementen zusammen. Simpson (1950) nimmt auch für die Procyoniden eine Einwanderung über Inselketten ähnlich den Rodentiern und Primaten an (vgl. auch S. 277 über das Vorkommen von Xenarthren im nordamerikanischen Altpliozän). Procyoniden sind aus dem Miozän Nordamerikas bekannt, so daß diese Annahme durchaus wahrscheinlich ist, wenn auch die unmittelbaren Ausgangsformen der südamerikanischen Procyoniden noch unbekannt sind. Unterstützt wird diese Ansicht durch parasitologische Befunde (s. Vanzolini & Guinaraes, 1955), denen zufolge die Procyoniden im Gegensatz zu den übrigen Carnivoren zur älteren[3] Faunenschicht gehören. Voraussetzung für die Verwendbarkeit der parasitologischen Befunde ist allerdings die Annahme, daß die Anopluren erst mitteltertiären Ursprunges sind.

Die jüngstpliozänen bzw. pleistozänen Säugetierfaunen Südamerikas, die aus ganz Südamerika beschrieben wurden, sind durch einen grundsätzlichen Wandel von den älteren Faunen verschieden. Dieser ist durch das Auftreten zahlreicher allochthoner Elemente bedingt, die nur über eine Landbrücke von Nord- bzw. Zentralamerika nach Südamerika gelangt sein können. Es ist dies die zweite große Immigrationswelle, die Artiodactyla mit den Dicotyliden (= Tayassuidae), Cameliden und Cerviden, die Perissodactyla mit den Tapiriden und Equiden, die Proboscidea mit den Mastodonten, die Carnivora mit den Ursiden (Arctotherien), Caniden *(Dusi-*

[3] Vanzolini & Guinares unterscheiden unter der rezenten südamerikanischen Säugetierfauna nur zwei Faunenschichten. Die ältere umfaßt die Marsupialia, Xenarthra, Caviomorpha, Platyrrhina und Procyonidae.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

cyon), Musteliden und Feliden (einschließlich Machairodontiden: *Smilodon)*, die sciuromorphen und myomorphen Rodentia sowie die Lagomorpha nach Südamerika brachte.

Von den endemischen Säugetierordnungen sind die Marsupialia, Xenarthra, Notoungulata und Litopterna sowie die Platyrrhina und die Caviomorpha nachgewiesen. Die Condylarthra und Astrapotheria sind längst ausgestorben, die Borhyaeniden fast völlig verschwunden. Gegenüber den jungtertiären endemischen Elementen sind die pleistozänen stark verschieden bzw. wesentlich artenärmer. Unter den Xenarthren sind die Gravigraden und die Glyptodonten nunmehr durch Riesenformen *(Megatherium, Nothrotherium, Mylodon, Eremotherium, Glossotherium; Glyptodon, Doedicurus)*, die Notoungulaten und Litopternen nur mehr durch wenige Gattungen (z. B. *Toxodon, Paedotherium, Macrauchenia)* vertreten.

Interessant ist, daß von den übrigen nordamerikanischen Säugetierstämmen die Boviden und Antilocapriden Südamerika nicht erreicht haben.[4] Die über Zentralamerika führende Landbrücke kann daher ähnlich wie die Beringbrücke zwischen Ostasien und Nordamerika als Filterbrücke bezeichnet werden. Während die oben angeführten Säugetiergruppen nach Südamerika einwanderten, drangen im Pleistozän die Didelphiden, Dasypodiden, Megalonychiden, Mylodontiden, Glyptodontiden, Erethizontiden, Hydrochoeriden, Dolichotiden und Cebiden in Zentral- und Nordamerika ein, wo sie jedoch seither vereinzelt oder gänzlich wieder ausstarben (Megalonychidae, Mylodontidae, Glyptodontidae, Hydrochoeridae). Wieweit einzelne Rückwanderer unter den allochthonen Elementen vorhanden sind (? *Dicotyles* = *Tayassu)*, ist naturgemäß schwer zu sagen.

Die Einwanderung nordamerikanischer Säugetiere nach Südamerika erfolgte durchaus nicht gleichzeitig, wie auch gegenwärtig das Vordringen südamerikanischer Elemente nach bzw. in Nordamerika noch nicht abgeschlossen ist (z. B. *Didelphis)*.

Aber auch von den allochthonen Säugetierstämmen sind seither verschiedene in Südamerika ausgestorben. Die durch verschiedene Arten bis in die argentinische Pampa vorgedrungenen und endemisch gewordenen Equiden *(Hippidion, Onohippidium* und *Amerhippus)* sind ebenso verschwunden wie die Mastodonten. Sie starben zusammen mit den Riesenfaultieren und Riesengürteltieren in Süd- bzw. Nordamerika spätestens im frühen Holozän (ca. 10 000 bis 8000 vor Chr. Geb.) aus, wie die neuesten Befunde durch die Radiokarbonmethode ergeben haben (Hester, 1960).[5] Bemerkenswert erscheint, daß die erst im Pleistozän nach Südamerika gelangten Cameliden und Tapiriden seither in Nordamerika ausgestorben sind. Auch die Säbelzahnkatzen (Machairodontiden mit *Smilodon)* starben bereits mit dem Ende des Pleistozäns aus, während die letzten Borhyaeniden bereits mit dem Chapadmalalense verschwinden.

[4] Ausschließlich ökologische Faktoren schienen nicht ausschlaggebend gewesen zu sein, da sonst die Einwanderung von Cameliden und Equiden in Südamerika bzw. von Riesenfaultieren und Riesengürteltieren in Nordamerika nicht erfolgt wäre. Die erst kürzlich von Camacho & de Porta (1960) als *Colombibos atactodontus* beschriebenen Reste dürften sich — nach der Abbildung — auf ein Hausrindmilchgebiß beziehen.

[5] Auf den Antillen sind die Gravigraden *(Paulocnus)* allerdings erst in historischer Zeit ausgestorben (Hooijer, 1963).

Abb. 3. Charakteristische eiszeitliche Säugetiere Südamerikas. Von den „autochthonen" Stämmen sind nur mehr Vertreter der Marsupialia (z. B. *Marmosa*), Xenarthra (z. B. *Glyptodon, Doedicurus, Megatherium, Mylodon)*, Primates (z. B. *Alouatta)*, Caviomorpha (z. B. *Neochoerus)*, Notoungulata (z. B. *Toxodon)* und Litopterna (z. B. *Macrauchenia)* vorhanden. Die Angehörigen der restlichen Stämme sind erst im jüngsten Tertiär bzw. während des Pleistozäns von Nordamerika nach Südamerika gelangt: Rodentia (z. B. *Reithrodon)*, Carnivora (z. B. *Smilodon, Panthera, Arctotherium, Dusicyon, Grison)*, Lagomorpha (z. B. *Sylvilagus)*, Artiodactyla (z. B. *Palaeolama, Tayassu, Odocoileus)*, Perissodactyla (z. B. *Tapirus, Hippidion)* und Proboscidea (z. B. *Cuvieronius)*. Rekonstruktionen in Anlehnung an C. de Paula Couto, W. B. Scott und G. G. Simpson; nur annähernd im gleichen Größenverhältnis dargestellt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Somit war die eiszeitliche Säugetierfauna Südamerikas in ihrer Zusammensetzung wesentlich von der gegenwärtigen verschieden. Fehlen dieser doch nicht nur die Raubbeutler, Riesenfaultiere, Riesengürteltiere, Notoungulaten und Litopternen als autochthone Elemente, sondern auch die Säbelzahnkatzen, Einhufer und Mastodonten unter den allochthonen Stämmen.

Die rezente Säugetierfauna Südamerikas ist also das Ergebnis einer recht wechselvollen Geschichte, die durch die von mehreren, zeitlich verschiedenen Fauneninvasionen beeinflußte Evolution endemischer Stämme gekennzeichnet ist. Die Marsupialia, Xenarthra, Caviomorpha und Platyrrhina sind autochthone, die nicht-caviomorphen Rodentia, Carnivora, Lagomorpha, Artiodactyla und Perissodactyla sind allochthone Stämme, die jedoch verschiedentlich endemische Formen ausbildeten. Die Insectivora sind mit *Cryptotis* (= Soricide) erst im Holozän nach Südamerika gelangt (Simpson, 1950) und über die Chiroptera erlauben die spärlichen Fossilfunde keine näheren Angaben, weshalb sie hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Nach dieser kurzen Übersicht über die verschiedenartigen Faunen des Tertiärs und Pleistozäns wollen wir die stammesgeschichtliche Entwicklung der einzelnen Säugetierordnungen in systematischer Reihenfolge in den Grundzügen besprechen, soweit dies die Fossilfunde zulassen.

Die stammesgeschichtliche Entwicklung der südamerikanischen Säuger

Folgende Säugetierordnungen sind aus dem Kaenozoikum Südamerikas nachgewiesen: Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Xenarthra, Rodentia, Lagomorpha, Carnivora, Artiodactyla, Perissodactyla, Condylarthra, Notoungulata, Litopterna, Astrapotheria, Pyrotheria, Xenungulata, Proboscidea und Primates.

Unter den bereits im ältesten Tertiär in Südamerika heimischen Marsupialia sind drei Stämme (Didelphoidae, Caenolestoidea und Borhyaenoidea) zu unterscheiden, die sich von beutelrattenartigen Formen ableiten lassen und die eine bemerkenswerte ökologische Vielfalt entwickelten. Es sind omnivore (Didelphidae), insectivore (Caenolestidae), carnivore (Borhyaenidae), herbivore (Groeberiidae) und frugivore (Caroloameghinidae) Formen unter ihnen. Während die Borhyaeniden infolge des Fehlens von Carnivoren richtige marder-, hunde-, hyänen- und katzenartige Typen hervorbringen, unter denen die pliozäne Beutelsäbelzahnkatze *(Thylacosmilus atrox)* eine der bemerkenswertesten Konvergenzerscheinungen zu den echten Säbelzahnkatzen (Machairodontidae) darstellt, vertreten die Polydolopiden die Multituberculata, die Groeberiiden mit typisch nagezahnartigem Vordergebiß die Rodentia bzw. Tillodontia.

Wie schon oben erwähnt, sind die südamerikanischen Raubbeutler nicht näher mit den australischen Dasyuriden verwandt. Es handelt sich um eine Parallelentwicklung, die zweifellos in Zusammenhang mit dem Fehlen echter Raubtiere steht, was letztlich auch für die australischen Raubbeutler gilt. Durch das Vorhandensein echter Huftiere waren die „Planstellen" dieser Formen bereits besetzt, weshalb die südamerikanischen Beutler nicht jene Formenfülle entwickelten, die für die australische Beutlerfauna so charakteristisch ist.

Die Beutelratten *(Didelphis, Marmosa* etc.), die seit dem Bestehen der Landbrücke nach Mittel- und Nordamerika gelangten, sind ebenso wie die Opossumratten (Caenolestidae), die gegenwärtig in drei Gattungen aus Südamerika nachgewiesen sind, „lebende Fossilien". Durch den Nachweis richtiger Didelphiinae (Reig, 1952) neben den seit langem bekannten Microbiotheriinae im südamerikanischen Tertiär erscheint das Problem der Herkunft von *Didelphis* in Nordamerika geklärt. *Didelphis* ist kein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

autochthones Element der nordamerikanischen Fauna, sondern aus Südamerika eingewandert. Die einst auch in Nordamerika heimischen Didelphiinae starben dort im Miozän aus.

Die Insectivora sind nur durch die erst in geologisch jüngster Zeit nach Südamerika gelangte Soricidengattung *Cryptotis* vertreten.

Die seit dem Paleozän in Südamerika heimischen Xenarthra lassen ebenfalls mehrere Stämme unterscheiden, von denen jener der Dasypodiden der geologisch älteste ist. In Nordamerika verhältnismäßig rasch verschwunden, entwickeln sich die Nachkommen dieser Palaeanodonten, denen ein knöcherner Panzer fehlt und deren Gebiß noch weniger reduziert war, in Südamerika zu den recht formenreichen Xenarthra, die gegenwärtig allerdings ihren stammesgeschichtlichen Höhepunkt längst hinter sich haben. Während die Dasypodiden einen beweglichen Panzer besitzen und mit Ausnahme weniger Formen, die rein insectivor bzw. mehr minder necrophag (z. B. Peltephilidae) sind, in ihrer Ernährungsweise sich recht indifferent verhalten, sind die Myrmecophagiden, die erstmals im Miozän erscheinen, jedoch sicher älter sind, ausschließlich Ameisen- und Termitenfresser. Demgegenüber sind die Riesenfaultiere (Gravigraden), die Riesengürteltiere (Glyptodontidae) und die Baumfaultiere (Bradypodidae) herbivore Xenarthra. Dies ist in Anbetracht des bereits bei den Ausgangsformen mehr minder reduzierten Gebisses bemerkenswert. Die alttertiären Orophodontiden verdienen als gepanzerte Gravigraden besonders Erwähnung. Ist doch die Frage, ob sämtliche Gravigraden ursprünglich gepanzert waren, noch nicht endgültig gelöst. Unter den Gravigraden lassen sich mehrere Stammlinien unterscheiden, die im Pleistozän zu den bereits seit dem Jahre 1789 bekannten Riesenfaultieren führten (z. B. *Megatherium americanum* aus dem Pampaslöß Argentiniens). Solche Riesenfaultiere, die auch nach Nordamerika gelangten, waren noch Zeitgenossen des Menschen. Die seinerzeitige Annahme, daß diese Xenarthren als Haustiere gehalten wurden *(Mylodon domesticus)* trifft jedoch nicht zu.

Was den Zeitpunkt der Einwanderung von Gravigraden (Megalonychidae) nach Nordamerika betrifft, so scheint dieser Kontinent von einzelnen Formen bereits im mittleren Pliozän erreicht worden zu sein, wie spärliche Einzelfunde aus Oregon (USA)[6] vermuten lassen (Stock, 1925; Downs, 1956). Da auch die Besiedlung der Antillen durch Gravigraden um diese Zeit erfolgte (Simpson, 1956), so erscheint die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen, daß einzelne Gravigraden auch auf diesem Wege (über Inselketten) Nordamerika erreicht haben, um so mehr als die pliozäne Fauna von Honduras keine südamerikanischen Elemente enthält. Auch caviomorphe Nager haben die Antilleninseln bereits während des Tertiärs von Südamerika aus erreicht.

Auch die Glyptodonten entwickelten im Pleistozän Riesenformen *(Glyptodon, Doedicurus* etc.). Sie waren mit einem starren Knochenpanzer und einer am Ende charakteristisch verdickten, beweglichen Schwanzröhre versehen. Die Myrmecophagiden scheinen sich erst in geologisch jüngster Zeit zu Baumformen *(Tamandua, Cyclopes)* entwickelt zu haben. Die angeführten Gattungen sind zweifellos sekundär arboricol, wie vor allem der Bau der Extremitäten erkennen läßt. Über die Vorgeschichte der Baumfaultiere lassen uns jedoch die Fossilfunde gänzlich im Stich. Wann diese hochspezialisierten Xenarthra entstanden und von welchen Formen sie abzuleiten sind, darüber lassen sich derzeit nur Vermutungen äußern. Zweifellos sind ihre Ahnen jedoch unter herbivoren tertiärzeitlichen Xenarthren zu suchen.

Unter den Rodentia kommt den Caviomorpha eine besondere Rolle zu, sind sie doch für Südamerika charakteristisch. Wie bereits angeführt, lassen sich die Caviomorphen von eozänen Paramyiden Nordamerikas ableiten. Unter den erstmals im

[6] Die von Sinclair (1906) beschriebene Megalonychiden-Phalange (= *Sinclairia* Ameghino) stammt nach Stock (1925) nicht aus dem Miozän (Mascall), sondern aus der Rattlesnake-Formation.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

älteren Oligozän nachgewiesenen Caviomorphen lassen sich zwei Hauptgruppen unterscheiden. Die bereits frühzeitig abgespaltenen Erethizontiden (z. B. *Steiromys),* die im Quartär von Südamerika aus, sich bis nach Kanada und Alaska verbreitet haben und die übrigen Caviomorpha. Die Baumstachler sind keineswegs mit den altweltlichen Hystricomorpha näher verwandt, wie von verschiedenen Autoren angenommen wird (Landry, 1957) und auch nicht wie diese von den alttertiären Theridomyiden abzuleiten (Schaub, 1953). Die Ähnlichkeiten der Erethizontiden mit den Hystriciden sind lediglich Konvergenzerscheinungen (Wood, 1950).

Die übrigen Caviomorpha haben von trugrattenartigen Formen ihren Ausgang genommen, die mit *Platypittamys* bereits aus dem älteren Oligozän nachgewiesen sind. Während der Tertiärzeit haben sich nicht nur die verschieden rattenähnlichen Formen (Capromyidae, Abrocomyidae, Echimyidae) entwickelt, sondern auch die Chinchilliden, die einst artenreichen Dinomyiden (s. Fields, 1957) und die Heptaxodontiden, die Dasyproctiden, Cuniculiden und die cavioiden Nager (i. e. S.), deren zentrale Gruppe die Eocardiiden des Jungtertiärs bildeten. Von diesen lassen sich nicht nur die Caviiden, sondern auch die z. T. hochspezialisierten Hydrochoeriden (*Neochoerus* etc.) ableiten, die gegenwärtig die größten Nager stellen. Daß Hydrochoeriden im Pleistozän nach Nordamerika gelangten, dort jedoch wieder ausstarben, wurde bereits angeführt. Aber auch die Dasyproctiden haben Zentralamerika erreicht. Unter den Heptaxodontiden kam es im Pliozän zu richtigen Riesenformen *(Eumegamys),* mit nahezu Flußpferdgröße (vgl. Simpson, 1930). In Anbetracht des einstigen Vorkommens und der Artenfülle der Dinomyiden ist die rezente Pakarana *(Dinomys branickii)* von Kolumbien bis Bolivien als Reliktform zu bezeichnen. Was die geographische Verbreitung der Caviiden betrifft, so war diese, vor allem während des Pleistozäns, einem mehrfachen Wechsel unterworfen, der eine exakte Rekonstruktion des Verbreitungsbildes im einzelnen praktisch unmöglich macht. Während des Pleistozäns kam es jedenfalls zu beachtlichen Verschiebungen von Urwald- und Savannen- bzw. Steppengebieten.

Unter den nichtcaviomorphen Rodentiern, die erst mit der großen Fauneninvasion im Plio/Pleistozän nach Südamerika gelangten, haben die Hesperomyinae unter den Cricetiden verschiedene endemische Gattungen (z. B. *Reithrodon*) hervorgebracht, während dies bei den Sciuriden und Heteromyiden nicht der Fall ist.

Gleiches gilt für die Lagomorpha, die in Südamerika durch die nordamerikanische Gattung *Sylvilagus* vertreten sind. Es sind eiszeitliche Einwanderer aus Nordamerika.

Unter den Carnivora sind die Procyoniden mit den Nasenbären die geologisch ältesten echten Raubtiere Südamerikas. Sie sind seit dem Altpliozän (? Jungmiozän) in Südamerika heimisch. Die Waschbären *(Procyon)* hingegen sind geologisch junge Einwanderer, die erst im Pleistozän den südamerikanischen Kontinent erreichten. Über die stammesgeschichtliche Entwicklung der Wickelbären *(Potos flavus)* sind derzeit keine näheren Angaben zu machen.

Die ebenfalls erst während des Pleistozäns nach Südamerika gelangten Ursiden waren in der Eiszeit durch die ursprünglich in Nordamerika heimischen Arctotherien (= Tremarctinae) vertreten, von denen *Tremarctos ornatus,* der Brillenbär, der letzte Angehörige ist. Auch die übrigen Carnivoren sind quartäre Einwanderer in Südamerika.

Die Caniden entwickelten im Laufe des Quartärs aus fuchsähnlichen Formen verschiedene Typen, von denen *Chrysocyon jubatus* der auffälligste ist. *Speothos venaticus* wird zwar verschiedentlich mit altweltlichen Caniden in nähere Beziehung gebracht, doch trifft dies nicht zu. *Speothos venaticus* dürfte sich aus denselben Ausgangsformen entwickelt haben wie die übrigen südamerikanischen Caniden.

Unter den Musteliden lassen sich wenig veränderte nordamerikanische Formen *(Mustela, Conepatus, Lutra)* neben deren spezialisierten Abkömmlingen (z. B. *Ptero-*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

nura) sowie verschiedene altertümliche Elemente (z. B. *Galera, Grison)* unterscheiden, die mit altweltlichen eiszeitlichen Musteliden in Beziehung gebracht werden.

Von den Feliden sind einerseits nordamerikanische Arten *(Puma concolor, Panthera [Jaguarius] onca),* andererseits seit der Einwanderung entstandene, für Süd- bzw. z. T. auch Zentralamerika endemische Formen *(Leopardus* = Ozelot; *Noctifelis, Dendrailurus* und *Herpailurus)* charakteristisch. Im Pleistozän waren außerdem noch echte Säbelzahnkatzen *(Smilodon neogaeus)* verbreitet. Sie starben jedoch am Ende der Eiszeit wieder aus.

Von den zur Gänze erst mit der plio-pleistozänen Faunenwelle nach Südamerika gelangten Artiodactyla sind die Nabelschweine *(Dicotyles [= Tayassu] torquatus* und *D. labiatus)* von den südlichen USA bis Argentinien verbreitet. Die Cerviden haben während des Pleistozäns zahlreiche endemische Formen hervorgebracht. Es sind Angehörige der Odocoilinae *(Antifer, Morenelaphus),* die auch gegenwärtig durch mehrere „Gattungen" (z. B. *Odocoileus, Hippocamelus, Mazama, Pudu)* und Arten vertreten sind. Die kleinen Puduhirsche können als Kleinformen mit sekundär vereinfachtem Spießergeweih aufgefaßt werden.

Die nordamerikanischen Stammformen der Lamas sind ausgestorben. Im Pleistozän Südamerikas waren verschiedene Arten der Gattungen *Palaeolama* (einschließlich *Protauchenia)* und *Lama verbreitet* (s. Hoffstetter, 1952).

Von den während des Pleistozäns nach Südamerika eingewanderten Perissodactyla sind die Equiden ausgestorben. Sie waren durch verschiedene endemische Formen (z. B. *Hippidion, Amerhippus)* vertreten, scheinen jedoch infolge des durch Klimaänderung bedingten Vegetationswechsels ihres Lebensraumes beraubt worden zu sein. Die südamerikanischen Tapire *(Tapirus terrestris* und *T. roulini)* sind etwas weniger spezialisiert als die zentralamerikanische Form *(T. bairdii).* Über ihre Phylogenie auf südamerikanischem Boden sind keine Aussagen möglich.

Die bereits im Paleozän in Südamerika heimischen Condylarthren sind durch mehrere Stämme nachgewiesen. Den nordamerikanischen Urhuftieren (Hyopsodontidae) nahestehend, entwickelten sie auf südamerikanischem Boden eine eigene Familie (Didolodontidae), die sich im tropischen Südamerika (Kolumbien) bis ins Miozän erhalten hat (Mckenna, 1956). Diese jungtertiären Condylarthra *(Megalodolodus)* unterscheiden sich von den eozänen Arten im Gebiß lediglich durch die bedeutendere Größe. Im südlichen Südamerika bereits im Alttertiär ausgestorben, verschwinden die Condylarthra im nordwestlichen Südamerika mit dem Miozän.

Eine wichtige Rolle kommt den endemischen Litopterna zu. Von Urhuftieren abstammend, sind sie aus dem Tertiär und Pleistozän durch verschiedene Stammlinien nachgewiesen. Unter den Proterotheriidae kam es zu pferdeähnlichen Typen. Es sind drei- und einzehige Arten nachgewiesen. Bemerkenswert ist, daß die Einhufigkeit bereits im Miozän erreicht wurde *(Thoatherium),* während Einhufer unter den Equiden erst im Pleistozän auftreten. Drei- *(Diadiaphorus)* und einzehige Arten existieren jedoch nebeneinander. Die Macraucheniiden erinnern dagegen im Habitus eher an Cameliden, waren jedoch weder Selenodontier noch Paarhufer. Aus dem Pleistozän sind kamelgroße Formen bekannt, die allem Anschein nach mit einer Art Rüssel versehen waren *(Macrauchenia patagonica).* Die knöcherne Nasenöffnung ist stirnwärts verschoben und zeigt randlich Muskelansatzstellen. Eine aquatische Lebensweise, wie sie verschiedentlich auf Grund der Schädelkonstruktion angenommen wurde, ist jedoch ganz unwahrscheinlich. Die Litopterna starben im Pleistozän aus.

Die weitaus wichtigste Huftiergruppe Südamerikas war jedoch jene der Notoungulata. Bereits zur ältesten Tertiärzeit nach Südamerika gelangt, entfalteten diese Huftiere eine Arten- und Formenfülle, die nur durch das (ursprüngliche) Fehlen weiterer plazentaler Säugetierstämme erklärt werden kann. Einst auch auf der nördlichen Hemisphäre heimisch, haben sich die Notoungulaten jedoch nur in der Isolation

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

des südamerikanischen Kontinentes bis in die Eiszeit erhalten, wo sie durch große und nashornähnliche Arten (z. B. *Toxodon platense)* vertreten waren. Richtige gehörnte Toxodonten *(Trigodon gaudryi)* sind aus dem Pliozän bekannt geworden. Der nur aus dem Tertiär nachgewiesene Stamm der Homalodotherien zeigt eine habituelle Ähnlichkeit mit den tertiären holarktischen Chalicotherien, doch scheint es sich im Gegensatz zu diesen Unpaarzehern tatsächlich um grabende bzw. scharrende Huftiere zu handeln, wie die Ausbildung der Phalangen vermuten läßt. Unter den Toxodonten sind im Gebiß schlieferähnliche Formen (z. B. *Archaeohyrax)* nachgewiesen, die seinerzeit für echte Hyracoidea gehalten worden waren. Noch bemerkenswerter erscheinen jedoch die Hegetotherien, welche richtige lagomorphenähnliche Typen hervorgebracht haben *(Propachyrucos, Protypotherium).* Lagomorphen fehlten zur Tertiärzeit in Südamerika ebenso wie Perisso- und Actiodactyla. Die größte Formenmannigfaltigkeit erreichten die Notoungulaten im Jungtertiär. Richtige Großformen entwickelten sie erst im Pleistozän (z. B. *Toxodon).*

Die nur aus dem Tertiär bekannten Astrapotheria lassen sich mit den Hippopotamiden vergleichen und werden als amphibisch lebende Säugetiere angesehen. Sie sind durch zwei Stämme nachgewiesen.

Die auf das Alttertiär beschränkten Pyrotheria vertreten gewissermaßen die Proboscidea, während die bisher nur aus dem Paleozän bekannten Xenungulata kein Gegenstück unter der jetzigen Fauna besitzen. Sie lassen sich am ehesten mit den alttertiären Pantodonten der nördlichen Hemisphäre vergleichen.

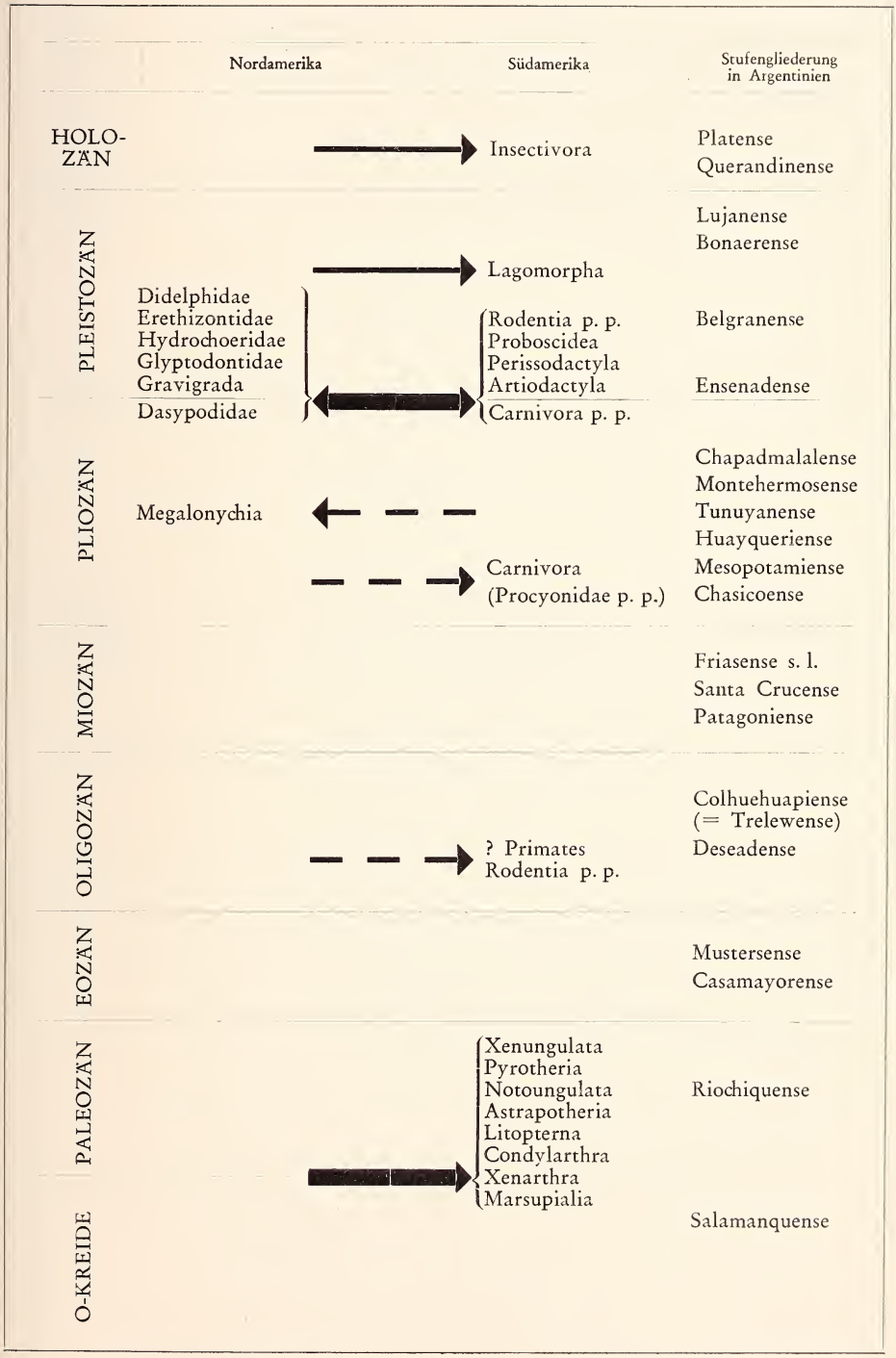
Als weitere Ordnung seien die Proboscidea erwähnt, die durch die Mastodonten im Pleistozän Südamerikas nachgewiesen sind.[7] Es sind Arten der Gattungen *Cuvieronius* mit spiral gedrehten Incisiven und *Haplomastodon, (? Notiomastodon)* sowie *Stegomastodon* mit gestreckten bis gekrümmten, aber nicht spiral gedrehten Stoßzähnen. *Cuvieronius* und *Stegomastodon* sind auch aus Nordamerika bekannt (s. Hoffstetter, 1952; Simpson & Paula Couto, 1957; Osborn, 1936). Die von Spillmann (1929) vertretene Ansicht, daß Mastodonten *(„Bunolophodon postremus* Spillm." = *Haplomastodon chimborazi* Proano) bis in historische Zeit gelebt hätten, hat sich nach den neuesten Untersuchungen nicht bestätigt (Hester, 1960; Hoffstetter, 1952). Die Mastodonten starben spätestens im frühen Holozän aus.

Die ausschließlich durch die Platyrrhina vertretenen Primaten sind erstmalig im Trelewense (= Jungoligozän) mit *Dolichocebus gaimanensis* nachgewiesen, den Kraglievich (1951) für einen Callithriciden hält, was jedoch fraglich ist. Er ist, obzwar der geologisch älteste Primate Südamerikas, durchaus keine Primitivform, sondern nach Hill (1957) ein Angehöriger eines sterilen Seitenzweiges. Als Stammformen der Platyrrhinen können nordamerikanische Halbaffen aus der Verwandtschaft der Omomyiden angesehen werden (Gazin, 1958), die nach den neuesten Untersuchungen (s. Macdonald, 1963) bis in das ältere Miozän (early Arikareean) gelebt haben. Die Aufspaltung in Cebidae und Callithricidae (= Hapalidae) sei erst nach dem Trelewense erfolgt (Hill, 1959). Echte Cebiden sind jedoch schon aus dem älteren Miozän Argentiniens *(Homunculus)* bekannt geworden, so daß die Trennung in Cebiden und Callithriciden bereits während des Oligozäns erfolgt sein dürfte. Im jüngeren Miozän war die Differenzierung der Cebiden bereits fortgeschritten, wie *Cebupithecia* aus Kolumbien als spezialisierter Pitheciine zeigt (Stirton, 1951). Unter den rezenten Cebiden gehören die Aotinae zu den primitivsten, die Atelinae zu den spezialisiertesten Formen. Nähere Aussagen über die stammesgeschichtliche Entwicklung der Platyrrhinen lassen die bisherigen Fossilfunde nicht zu.

[7] Als einzigen Beleg eines südamerikanischen Elephantiden erwähnt Scott (1937: 236) einen Zahn von *Parelephas jeffersoni* aus Französisch Guayana, doch ist eine Bestätigung dieses bisher isoliert gebliebenen Fundes noch erforderlich.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Übersicht über den Faunenaustausch zwischen Nord- und Südamerika im Kaenozoikum jeweils nur die Neuankömmlinge und ihre Herkunft (s. Pfeile) ausgeschieden



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Schlußbemerkungen

Diese gedrängte Übersicht läßt nicht nur erkennen, wie abwechslungsreich die Geschichte der südamerikanischen Säugetierfaunen im Kaenozoikum war, sondern auch, daß eine definitive Beurteilung der Herkunft und der stammesgeschichtlichen Entwicklung der einzelnen Säugetierstämme nur durch Fossilfunde möglich ist. Wenn auch sämtliche Säugetierordnungen mit Ausnahme der Xenarthra, Litopterna, Astrapotheria, Pyrotheria und Xenungulata ihren Ursprung außerhalb des südamerikanischen Kontinentes genommen haben, so haben selbst diese allochthonen Gruppen durch ihre ungestörte Entwicklung während der Tertiärzeit einen Formenreichtum hervorgebracht, welcher der südamerikanischen Fauna ihre Sonderstellung gegenüber der holarktischen Fauna verleiht.

Zusammenfassung

Zum Verständnis der außerordentlich charakteristischen Zusammensetzung der gegenwärtigen südamerikanischen Säugetierfauna ist die Kenntnis der Fossilgeschichte notwendig. Deshalb ist hier — unter Berücksichtigung der paläogeographischen Verhältnisse — ein Überblick über die Entwicklung der Säugetierfaunen im Tertiär und Pleistozän auf Grund der Fossilfunde gegeben und durch Illustrationen (Rekonstruktionsbilder der wichtigsten Arten) erläutert.

Weiter wird die stammesgeschichtliche Entwicklung sämtlicher aus dem Tertiär und Quartär Südamerikas nachgewiesenen Säugetierordnungen (mit Ausnahme der Chiropteren) in den Grundzügen geschildert.

Summary

The composition of the present South-American mammalian-fauna is very characteristical and cannot be understood without the knowledge of the history of fossils. Therefore here — regarding on the paleogeographical circumstances — an overlook about the evolution of the mammalian-faunas in the Tertiary and Pleistocene is given based on the fossil remains and explained by illustrations (restorations of the most important species).

In the following, the evolution of all mammalian orders, referred to the Tertiary and Quaternary of South-America (excepted the Chiroptera) is described in the outlines.

Résumé

Pour comprendre la composition extraordinairement caractéristique de la faune mammalienne actuelle de l'Amérique du Sud, la connaissance de l'histoire des fossiles est nécessaire. À cet effect, ici — en considérant les circonstances paléogéographiques — un aperçu sur lévolution des faunes mammaliennes dans le Tertiaire et Pléistocène, fondé sur les fossiles, est donné et expliqué par des illustrations (reconstructions des formes les plus importantes).

Dans la suite, l'évolution de tous les ordres de mammifères référés au Tertiaire et Quaternaire de l'Amérique du Sud (exceptés les Chiroptères) est décrite dans les bases.

Literatur

Ameghino, F. (1913–1936): Obras completas y correspondencia cientifica (Ed. por A. I. Torcelli). 24 vol. La Plata.

Burmeister, H. (1864—1869): Fauna Argentina I. Mamiferos fosiles; Anal. Mus. Publ. 1, 87–300, Buenos Aires.

Butler, P. M. & Hopwood, T. A. (1957): Insectivora and Chiroptera from the Miocene rocks of Kenya colony; Fossil Mammals of Africa **13**, 1–35. London.

Camacho, J. H. & Porta, J. de (1960): Un nuevo Bóvido pleistocénico de Colombia: *Colombibos atactodontus;* Boletin de Geol. **5**, 40–52, Bucaramanga.

Clemens, W. A. (1961): Late Cretaceous mammals from the Lance formation; Int. Coll. on the evolution of lower and non specialized mammals 127–128, Brüssel (Kon. Akad. Wetensch.).

Downs, Th. (1956): The Mascall fauna from the Miocene of Oregon. Univ. Calif. Publ. geol. Sci. **31**, 199–354, Berkeley & Los Angeles.

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Fields, R. W. (1957): Hystricomorph rodents from the Late Miocene of Colombia, South America; Univ. Calif. Publ. geol. Sci **32**, 273–404, Berkeley & Los Angeles.

Gazin, C. Lewis (1950): A review of the Middle and Upper Eocene Primates of North America; Smithson. Miscell. Coll., Publ. **4340**, 1–112, Washington.

Hershkovitz, P. (1958): A geographic classification of Neotropical mammals; Fieldiana, Zool. **36**, 583–620, Chicago.

Hester, J. J. (1960): Late Pleistocene extinction and Radiocarbon dating; Amer. Antiquity **26**, 58–77.

Hill, W. C. O. (1957): Primates III. Pithecoidea, Platyrrhini (Hapalidae and Callimiconidae). XIX + 354 S.; Edinburgh (Univ. Press).

Hill, W. C. O. (1959): The anatomy of *Callimico goeldi* (Thomas); Trans. Amer. Philos. Soc. n. s. **49**, 1–116, Washington.

Hoffstetter, R. (1952): Les mammifères pléistocènes de la république de l'équateur; Mém. Soc. géol. France, n. s. 31. Mém. **66**, 1–391, Paris.

Hoffstetter, R. (1954): Phylogénie des Edentés Xénarthres; Bull. Mus. Nation. Hist. natur. (2) **26**, 433–438, Paris.

Hoffstetter, R. (1954): Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud et la biogéographie; Revue génér. Sci. **61**, No. 11–12, 30 S., Paris.

Hooijer, D. A. (1963): Mammalian remains from an Indian Site on Curaçao; Stud. on the Fauna of Curaçao and other Caribb. Islands **14**, 119–122.

Kraglievich, J. L. (1951): Contribuciones al conocimiento de los primates fosiles de la Patagonia I; Inst. Invert. Cienc. natur. **2**, 50–82, Buenos Aires.

Kraglievich, J. L. & Reig, O. A. (1954): Un nuevo procionido del Plioceno de La Playas; Rev. Asoc. geol. Argent. **9**, 210–231, Buenos Aires.

Landry, St. O. (1957): The interrelationships of the New and Old world Hystricomorph rodents; Univ. Calif. Publ. Zool. **56**, No. 1, 1–118, Berkeley & Los Angeles.

Lavocat, R. (1951): Le parallelisme chez les rongeurs et la classification des Porcs-Epics; Mammalia **15**, 32–38, Paris.

Macdonald, J. R. (1963): The Miocene faunas from the Wounded Knee Area of Western South Dakota; Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **125**, 139–238, New York.

Matthes, H. (1962): Verbreitung der Säugetiere in der Vorzeit; Handb. d. Zool. **8**, 11 (1), 1—198, Berlin.

McKenna, M. C. (1956): Survival of primitive notoungulates and condylarths into the Miocene of Colombia; Amer. J. Sci. **254**, 736–743, New Haven.

Nygren, W. E. (1950): Bolivar syncline of Northwestern South America; Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. **34**, 1998–2006.

Olson, E. C. & McGrew, P. O. (1941): Mammalian fauna from the Pliocene of Honduras; Bull. geol. Soc. Amer. **52**, 1219–1244, New York.

Osborn, H. F. (1936): Proboscidea I; XL + 802 S., New York (Amer. Mus.).

Patterson, B. (1952): Un nuevo y extraordinario marsupial Deseadiano; Rev. Mus. Munic. Cienc. Natur Trad. **1**, 39–44, Mar del Plata.

Patterson, B. (1958): Affinities of the Patagonian fossil mammal *Necrolestes;* Breviora **94**, 14 S., Cambridge.

Patterson, B. & Pascual Rosendo (1963): The extinct land mammals of South America; Proc. XVI. Intern. Congr. Zool. **4**, Washington.

Paula Couto, C. de (1952): Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Polydolopidae and Borhyaenidae; Amer. Mus. Novitates **1559**, 27 S., New York (1952 a).

Paula Couto, C. de (1952): Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Didelphidae; Amer. Mus. Novitates **1567**, 26 S., New York (1952 b).

Paula Couto, C. de (1952): Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Notoungulata; Amer. Mus. Novitates **1568**, 16 S., New York (1952 c).

Paula Couto, C. de (1952): Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata, and Astraoptheria; Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **99**, Art. 6, 355–394. New York (1952 d).

Paula Couto, C. de (1952): As successivas faunas de mammiferos terrestres no Continente Americane; Publ. Avulsas Mus. Nacion. **11**, 1–159, Rio de Janeiro (1952 e).

Paula Couto, C. de (1952): Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Amer. Mus. Novitates **1693**, 5 S. New York.

Piveteau, J. (1941): L'histoire biogéographique des marsupiaux et le problème de l'Antarctique; Mammalia **5**, 33–49, Paris.

Reig, O. A. (1952): Descripcion previa de nuevos ungulados y marsupiala fosiles del Plioceno y del Eocuartario Argentinos; Rev. Mus. Munic. Cienc. Natur. **1**, 119—129, Mar del Plata.

Schaub, S. (1953): Remarks on the distribution and classification of the „Hystricomorpha"; Verh. naturf. Ges. **64**, 389–400, Basel.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Scott, W. B. (1962): A history of land mammals in the Western Hemisphere; Rev. edit. XIV + 786, New York (Hafner Publ. Comp.) (Neudruck).
Simpson, G. G. (1930): Rodent giants; Natural History **30**, 305–313, New York.
Simpson, G. G. (1940): Review of the mammal bearing Tertiary of South America; Proc. Amer. Phil. Soc. **83**, 649–709, Philadelphia.
Simpson, G. G. (1945): The Principles of classification and a classification of mammals; Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **85**, XVI + 350 S., New York.
Simpson, G. G. (1948): The beginning of the age of mammals in South America I; Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **91**, 1–232, New York.
Simpson, G. G. (1950): History of the fauna of Latin America; Amer. Scientist **38**, 361–389.
Simpson, G. G. (1956): Zoogeography of West Indian Land mammals; Amer. Mus. Novitates **1759**, 28 S., New York.
Simpson, G. G. & Paula Couto, C. de (1957): The Mastodonts of Brazil; Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **112**, Art. 2, 125–190, New York.
Simpson, G. G., Minoprio, J. L. & Patterson, B. (1962): The mammalian fauna of the Divisadero Largo formation, Mendoza, Argentina; Bull. Mus. Compar. Zool. **127**, 237–293, Cambridge.
Sinclair, W. J. (1906): Some edentate-like remains from the Mascall beds of Oregon; Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. **5**, 65–66, Berkeley
Spillmann, F. (1929): Das südamerikanische Mastodon als Zeitgenosse des Menschen majoiden Kulturkreises; Paläont. Z. **11**, 170–177, Berlin.
Spillmann, F. (1931): Die Säugetiere Ecuadors im Wandel der Zeit. I; 112 S., Quito (Univ. Centr.).
Spillmann, F. (1948): Beiträge zur Kenntnis eines neuen gravigraden Riesensteppentieres *(Eremotherium carolinense* n. g. n. sp.); Palaeobiologica **8**, 231–279, Wien.
Stirton, R. A. (1951): Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia; Univ. Calif. Publ. Bull. Dpmt. geol. Sci. **28**, 315–356, Berkeley & Los Angeles.
Stirton, R. A. (1953): Vertebrate Paleontology and continental stratigraphy in Colombia; Bull. geol. Soc. Amer. **64**, 603—622, New York.
Stock, Ch. (1925): Cenozoic gravigrade edentates of Western North America, with special reference to the Pleistocene Megalonychinae and Mylodontinae of Rancho La Brea; Carnegie Inst. Wash. Publ. **331**, 206 S., Washington.
Thenius, E. (1959): Tertiär II.; Wirbeltierfaunen; Handb. stratigr. Geol. **3**/II, XI + 328 S., 10 Taf., Stuttgart (Enke).
Thenius, E. & Bürgl, H. (1957): Los mamiferos suramericanos — en perspectiva historica; Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exact., Fisic. Natur. **10**, No. 39, 123–130. Bógota.
Vanzolini, P. E. & Guimarães, L. R. (1955): Lice and their history of South American land mammals; Evolution **9**, 345–347.
Weeks, L. G. (1948): Paleogeography of South America; Bull. geol. Soc. Amer. **59**, 249–282, New York.
Wood, A. E. (1950): Porcupines, paleogeography, and parallelism; Evolution **4**, 87–98.
Wood, A. E. (1955): A revised classification of the rodents; J. Mammalogy **36**, 165–187, Baltimore.
Wood, A. E. & Patterson, B. (1959): The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution; Bull. Mus. Compar. Zool. **120**, No. 3, 279–428, Cambridge.
Woodring, W. P. (1954): Caribbean land and sea through the ages; Bull. geol. Soc. Amer. **65**, 719–732, New York.

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1964

Band/Volume: 29

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

Artikel/Article: Herkunft und Entwicklung der südamerikanischen Säugetierfauna 267-284