

Neue Ergebnisse der Systematik und der Stammesgeschichte der Cercopithecoidea

VON WOLFGANG MAIER

Aus der Dr. Senckenbergischen Anatomie, Frankfurt a. M. — Direktor: Prof. Dr. D. Starck

Eingang des Ms. 10. 3. 1970

1. Einleitung

Die Primates stellen innerhalb der Mammalia insofern eine einzigartige Ordnung dar, als in ihr verschiedene Evolutionsniveaus durch rezente Formen repräsentiert sind. Dementsprechend finden in der primatologischen Literatur einmal die Primitivformen, die zu den übrigen Säugetieren überleiten, besonderes Interesse, zum anderen nehmen die Menschenaffen breiten Raum ein, da ihre Kenntnis Licht auf die menschliche Entwicklungslinie wirft. Hinzu kommt, daß gerade die Prosimiae und die Hominoidea fossil besonders gut belegt sind.

Dagegen stehen die Cercopithecoidea auch in maßgeblichen neuen Beiträgen zur Stammesgeschichte der Primates auffällig im Hintergrund. Dabei kommt dieser Gruppe, zusammen mit den Neuweltaffen, vom rein zoologischen Standpunkt aus größere Bedeutung zu, da die Formenfülle beider Taxa das Bild der heute lebenden Primaten beherrscht. Noch immer sind zahlreiche Formen biologisch und morphologisch nur unzureichend bekannt (SIMPSON, 1962). Diese Mängel erschweren auch die Beurteilung des vergleichsweise spärlichen Fossilmaterials und die Erstellung einer phylogenetisch begründeten Klassifikation. So stellt VERHEYEN (1962) wohl zu Recht fest, daß „personne jusqu'ici n'a réussi à établir sur des bases satisfaisantes une systématique des Cercopithecidae“. Die Primaten-Monographie von W. C. O. HILL, in der für die Cercopithecoidea 3 Bände vorgesehen sind, und deren erster 1966 erschien, dürften hier eine Lücke schließen.

Die vorliegende Arbeit versucht, neuere Ergebnisse der Systematik, insbesondere soweit sie sich aus neuen paläontologischen Befunden ergeben, aufzuführen und zu diskutieren. Besonderes Gewicht wird dabei auf Fragen der Evolution der Papionini und der Theropithecini gelegt.

2. Überblick über das bisherige System

Die meisten vergleichend-morphologischen und vergleichend-physiologischen Befunde sprechen für eine relativ nahe Verwandtschaft der Cercopithecoidea mit den Hominoidea (SCHULTZ, 1969). Von verschiedener Seite wurde jedoch gerade in den letzten Jahren die „Schwestergruppen-Beziehung“ (HENNIG) dieser beiden Taxa in Zweifel gezogen. VERHEYEN (1962) stellte auf Grund seiner eingehenden craniometrischen Untersuchungen, insbesondere der Interorbitalregion, die Hypothese auf, daß die Cercopithecinae gemeinsam mit den Pongidae von einem „protocercopitheciden Stock“ entstanden; die Hominidae und die Hylobatidae sollen monophyletisch sein, während die Colobinae eine lange, unabhängige Entwicklungslinie aus der basalen Protocatharrhinen-Gruppe darstellen. Danach wäre folgerichtig die Existenz der Taxa Cercopithecidae bzw. Cercopithecoidea im bisherigen Sinne hinfällig.

KÄLIN (1962) diskutierte erneut die Homologisierungs-Probleme des hinteren Innenhöckers der oberen Cercopitheciden-Molaren und ließ die Möglichkeit offen, daß es sich hierbei um einen Pseudohypoconus handeln könnte. Für diese Auffassung hatte sich vor allem auch HÜRZELER (1949; 1958) ausgesprochen. Die Konsequenz wäre die Auflösung des Taxons Catarrhina. Als mögliche Vorfahren der Cercopithecidae faßte KÄLIN dementsprechend die Formen *Gesneropithecus peyeri* und *Alsaticopithecus leemanni* aus dem Eozän Mitteleuropas ins Auge. Nach SIMONS (1963) sind diese Prosimiae jedoch in die Familien Adapidae bzw. Microsyopidae einzuordnen und stehen somit nicht in der Nähe des Ursprungs der höheren Primaten.

Neuere Fossilfunde weisen die Hominoidea als sehr heterogene Gruppe aus, die sich sehr früh in die verschiedenen Linien der Parapithecidae, Oreopithecidae, Pongidae und Hominidae aufspaltete. Wegen der Schwierigkeiten, die sich daraus für die Rekonstruktion der phyletischen Beziehungen ergeben, behilft man sich in der Regel damit, die beiden Überfamilien Cercopithecoidea und Hominoidea aus einer basalen Procatarrhinen-Gruppe abzuleiten, wie sie etwa durch die oligozänen Primaten des ägyptischen Fayum repräsentiert wird (REMANE, 1961). Nachdem SCHLOSSER (1911), GREGORY (1922) und ABEL (1931) vor allem *Apidium phiomense* und *Moeripithecus markgrafi* an die Basis der Cercopithecoidea gestellt hatten, könnte nach SIMONS (1964) die neuentdeckte Form *Oligopithecus savagei* diese Position einnehmen.

Im Vergleich zu den Hominoidea wirkt die Gruppe der Cercopithecoidea morphologisch sehr einheitlich, da vor allem der ganze Bewegungsapparat relativ primitiv bleibt (REMANE, 1965). Spezialisierter ist jedoch das Gebiß, das durch die Bilophodontie der Molaren ausgezeichnet ist. Neben der Ausbildung von Sitzschwielen wird die Monophylie der Colobinae und der Cercopithecinae meist mit dem Merkmal der Bilophodontie begründet. Jedoch entstanden bilophodonte Molaren selbst innerhalb der Primates mehrfach in Konvergenz: „bei *Hapalemur*, *Indri*, *Propithecus*, *Archaeolemur*, *Hadropithecus*, *Cebus* und den Cercopithecidae; Vorstufen befinden sich besonders unter den Platyrrhina im Unterkiefer (*Aotes*, *Ateles*, *Saimiri*)“ (WELSCH, 1967). Diese weite Verbreitung mindert die Beweiskraft des Merkmals. Zudem scheinen gewisse Unterschiede im Kaumechanismus zu existieren, woraus bei Colobinae und Cercopithecinae verschiedene Abkaumuster resultieren. Vor allem bei *Procolobus*, *Colobus* und *Presbytis* bleiben sehr lange scharfkantige Querjoche erhalten, während bei den übrigen Formen, vor allem den Cercopithecinae, durch mahlende Bewegungen die Höcker mehr oder weniger rasch eingeebnet werden (WELSCH, 1967; S. 35, 43, 105). Trotz verschiedener Zweifel hält die Mehrzahl der Autoren an der Monophylie der Cercopithecoidea fest, wofür vor allem auch die neueren serologischen Befunde sprechen.

Die Überfamilie der Cercopithecoidea gilt als monotypisch; ihre Familie Cercopithecidae wird in zwei Unterfamilien aufgeteilt, die durch Spezialisationsmerkmale relativ eindeutig zu charakterisieren sind:

a. die *Colobinae* sind spezialisierte Blattfresser mit komplizierten Magenaussackungen, die zuletzt von KUHN (1964) eingehend beschrieben wurden. Backentaschen fehlen oder sind reduziert. Die Zahl der Chromosomen beträgt, soweit bekannt, $2n = 44$, bei *Nasalis larvatus* $2n = 48$ (CHIARELLI, 1968). Auch serologisch sind sie gegenüber den Cercopithecinae deutlich verschieden (GOODMAN, 1968). Die Schlankaffen sind vorwiegend arboricol und zeigen Tendenzen zu semibrachiatorischer Lokomotion (ASHTON und OXNARD, 1963). Im Verhalten sind charakteristische Unterschiede zwischen Colobinae und Cercopithecinae festzustellen, da bei ersteren kaum hierarchische Sozialstrukturen bestehen, die durch aggressive Dominanz aufrechterhalten werden müssen (ULLRICH, 1961; JAY, 1965; 1968). Morphologisch zeigen die Colobinae verschiedene ancestrale Merkmale; sie sind vor allem am Gesichtsschädel (VOGEL, 1966), am Gebiß (REMANE, 1960) und am Gehirn (STARCK, 1965) nachzuweisen. Auch die Anordnung

der kleinen Sitzschwielen und das weitgehende Fehlen von perinealen Sexualhautbildungen dürften als plesiomorph anzusehen sein.

b. die *Cercopithecinae* sind dagegen mehr oder weniger omnivor, besitzen deutlich ausgeprägte Backentaschen und einen unspezialisierten Magendarmtrakt. Sie sind arboricol- oder terrestrisch-quadruped und haben im allgemeinen einen gut ausgeprägten Pollex. Das Gehirn ist relativ hoch entwickelt. Im Zusammenhang mit scharf ausgeprägten Sozialstrukturen sind ein deutlicher Sexualdimorphismus sowie Sexualhautbildungen und andere Schauapparate entwickelt (WICKLER, 1967). Die Mehrzahl der Cercopithecinae besitzt einen einheitlichen Chromosomensatz von $2n = 42$; davon weichen lediglich die Meerkatzen mit $2n = 54-72$ ab, die auch serologische Besonderheiten aufweisen (GOODMAN, FARRIS und POULIK, 1967). VOGEL (1966) kommt zum Ergebnis: „Von diesen beiden Subfamilien der Cercopitheciden müssen die Cercopithecinen als der evoluiertere Formkreis angesprochen werden“ (S. 209).

Die Frage der Ranghöhe der Colobinen und der Cercopithecinen wurde in den vergangenen Jahren häufiger diskutiert. Wenn dieses Problem auch nicht allerersten Stellenwert hat, so ist es doch nicht ganz ohne Bedeutung. Vor allem SIMPSON (1961), MAYR (1963) und HENNIG (1966) haben die Kriterien supraspezifischer Klassifikation in neuerer Zeit wieder eingehend erläutert. Da es sich hier um zwei Taxa handelt, die seit sehr langer Zeit deutlich unterschiedene Adaptations-Zonen einnehmen, und da zudem ihre Monophylie nicht völlig unzweifelhaft ist, scheint mir die Erhebung in den Familienrang gerechtfertigt. Diese Auffassung vertreten neuerdings vor allem TAPPEN (1960), REMANE (1961), VERHEYEN (1962) und HILL (1966; 1968). Im folgenden wird hier der Familienrang gebraucht.

Unbefriedigend ist bisher die Klassifikation zwischen dem Gattungs- und dem Familienrang, sofern sie überhaupt versucht ist. KUHN (1967) gliedert die Cercopithecidae in die beiden Tribus Papionini und Cercopithecini. Neuerdings befürworten in erster Linie JOLLY (1967) und HILL (1968) die Errichtung weiterer Tribus. Ersterer unterteilt die Papionini in Cercocebini (*Macaca*, *Cercocebus*, *Mandrillus*, *Papio*) und Theropithecini (*Theropithecus*, *Simopithecus*, *Dinopithecus*, *Gorgopithecus*), letzterer unterscheidet hier zwischen Cercocebini (*Cercocebus*, *Macaca*), Papionini (*Papio*, *Mandrillus*, *Parapapio*, *Procynocephalus*) und Theropithecini (*Theropithecus*, *Simopithecus*, *Gorgopithecus*, *Dinopithecus*, *Brachygnathopithecus*, *Libypithecus*).

Gerade die Bestimmung dieser Kategorien ist vom biologischen Standpunkt aus interessant und wichtig. Auf dem Niveau zwischen Gattung und Familie muß die Klassifikation funktionelle Anpassungen an sogenannte „adaptive zones“ (SIMPSON) zum Ausdruck bringen. Diese Einpassung in adaptive Zonen, durch die höhere Taxa geradezu definiert sind (MAYR, LINSLEY und USINGER, 1953), kann nicht nur durch genaue Beobachtung der Verbreitung und der Ökologie umrissen werden, sondern hat sich nach DAVIS (1964) etwa ab dem Genus-Rang auch regelmäßig in zahlreichen morphologischen, physiologischen und ethologischen Merkmalskomplexen ausgeprägt. Eine genaue Analyse des Anpassungstyps einer Formengruppe bildet demnach die Grundlage einer supraspezifischen Klassifikation bis etwa zum Familienrang. Merkmalsunterschiede besitzen dadurch nicht nur diagnostischen, sondern auch biologischen Charakter. Allerdings ist dabei auf strenge Anwendung der Homologiekriterien zu achten, da gerade innerhalb einer Adaptationszone Konvergenz- und Parallelentwicklungen häufig auftreten. Wichtig für eine derartige Systematik nach funktionsmorphologischen Prinzipien ist ferner die Kenntnis des stammesgeschichtlichen Alters einer Anpassungslinie. Vergleichende und funktionelle Morphologie an fossilen und rezenten Formen lassen sich dann mit paläoökologischen Daten zu einer Evolutionsmorphologie zusammenfassen, die die Phylogenie eines Taxons gleichzeitig darstellt und biologisch verständlich macht.

Die Errichtung einiger Gattungen ist etwas umstritten, namentlich derjenigen von

Procolobus, *Piliocolobus*, *Cynopithecus*, *Allenopithecus* und *Miopithecus*. Häufig werden sie lediglich als Subgenera gewertet. ROTH (1965) und BUETTNER-JANUSCH (1966) haben etwas ungewöhnliche Klassifikationen der Paviangruppe vorgeschlagen. ROTH gliedert *Papio* in folgende Untergattungen: *Theropithecus*, *Cynopithecus*, *Gymnopyga*, *Mandrillus* und *Papio*; BUETTNER-JANUSCH unterdrückt die Gattung *Theropithecus* und stellt sie als *Papio gelada* neben *P. cynocephalus*, *P. hamadryas* und *P. sphinx*. Nach HILL und BERNSTEIN (1969) ist *Macaca assamensis* vom Subgenus *Rhesus* in das Subgenus *Zati* zu stellen.

Die Spezies und Subspezies der Cercopithecoidea sind vergleichsweise gut bekannt, wenn auch im einzelnen noch viele strittige Punkte zu klären bleiben. KUHN (1967) und NAPIER und NAPIER (1967) haben ausführliche Unterarten-Listen der Cercopithecoidea zusammengestellt: KUHN führt 128 Colobidae und 168 Cercopithecoidea auf, NAPIER und NAPIER 132 bzw. 146. Vor allem die geographische Differenzierung von *Papio* bedarf dringend einer Untersuchung. Über die Celebes-Makaken liegt eine neue monographische Bearbeitung durch FOODEN (1969) vor. Er behält 7 allopatrische Arten bei, die durch diluviale Isolation auf verschiedenen Inselkomplexen entstanden sein sollen. Jedoch zeigt die Fundverteilung (FOODEN, fig. 2) große Lücken in den Übergangszonen, so daß eine Gradation nach wie vor nicht ausgeschlossen erscheint.

3. Paläogeographie des Tertiärs

Für das Verständnis der Stammesgeschichte der Catarrhina, wie auch für viele andere Säugergruppen, sind die paläogeographischen und paläoökologischen Verhältnisse des mittleren und oberen Tertiär von größter Wichtigkeit. Sie finden in diesem Zusammenhang trotzdem selten Beachtung. Viele Autoren scheinen die Komplikationen zu scheuen, die sich aus der Berücksichtigung einer zusätzlichen Variablen ergeben.

Im Alttertiär war die Verteilung von Wasser und Land noch wesentlich anders als heute, wie aus der Abbildung 1 deutlich wird, die nach Angaben verschiedener Autoren entworfen wurde. Nach v. BUBNOFF (1956) ist zunächst für die Grenze Oberkreide/Paläozän eine weltweite Meeresregression kennzeichnend, wodurch zwischen den alten Kontinentmassen ausgedehnte Landverbindungen entstanden. Basale Vertreter nahezu sämtlicher Säugerordnungen waren weltweit verbreitet. Sie wurden durch die trans-

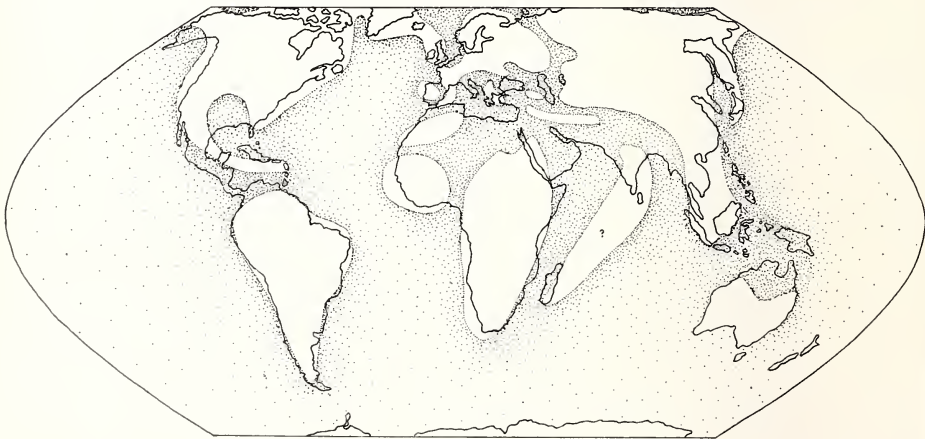


Abb. 1. Erdkarte des mittleren Eozäns (nach v. BUBNOFF, WAGNER u. a.)

gressiven Vorgänge der Folgezeit, die im Mitteleozän ihren Höhepunkt erreichten, isoliert und bildeten jeweils charakteristische Faunenkomplexe, die vor allem auf den Südkontinenten sehr urtümlichen Charakter bewahrten — in Australien und Südamerika bekanntlich bis in jüngste Zeit.

Afrika stellt vermutlich das Entstehungszentrum verschiedener Insektivoren-Gruppen wie der Tenrecidae, Macroscelididae und Chrysochloridae dar, aus dem Condylarthren-Stock entwickelten sich neben einigen ausgestorbenen Linien die Hyracoidea und die Proboscidea. Da alttertiäre Ablagerungen in Afrika allgemein sehr selten sind, konnten Prosimiae bisher nicht entdeckt werden, jedoch zeigt die Existenz der made-gassischen Lemuriformes, daß sie vorhanden gewesen sein können.

Auch die bisher bekannte Verteilung fossiler Catarrhina läßt eine Entstehung dieses Taxons auf dem isolierten afrikanischen Kontinent vermuten. Die Catarrhina sind jedoch nicht von den Lemuriformes abzuleiten, sondern stammen nach SIMONS (1967) möglicherweise von tarsoiden Omomyidae ab, die im Verlauf des Eozäns von Eurasien über die Tethys hinweg nach Afrika gelangt sein dürften. Nach ROMER (1966) zeigt auch die übrige Fauna des unter-oligozänen Fayum „evidences of invasion from Eurasia“. Da die Tethys immer ein inselreiches Flachmeer war, bietet die Vorstellung eines geringen Faunentausches keine Schwierigkeiten (SIMPSON, 1965).

Für die Beziehungen der afrikanischen und der eurasiatischen Faunen war die Existenz und die Entwicklung der Tethys von entscheidender Bedeutung. Die Tethys ist eine sehr alte Geosynklinale, die sich schon im Kambrium nachweisen läßt und die bis in das mittlere Tertiär ein langgestrecktes Flachmeer aufnahm. Vor allem im Mesozoikum bildete sie ein langsam absinkendes Sedimentationsbecken, das dann von der oberen Kreide bis zum jüngsten Tertiär zum alpidischen Gebirgssystem aufgefaltet wurde. Der Verlauf der jungen Faltengebirge vom Atlas über den Himalaya bis zum südostasiatischen Archipel gibt also in etwa den Verlauf des mesozoischen und tertiären Mittelmeeres wieder. Nach v. BUBNOFF (1956) und WAGNER (1960) lag die Zeit der Hauptfaltung (pyrenäische Phase) um die Wende Eozän/Oligozän, wobei die Meeresflächen weitgehend auf die Saumtiefen reduziert wurden.

Große Bedeutung hat die Tethys für die Ausbreitung von Meeresfaunen besessen; sie wurde von EKMAN (1953) zusammenfassend erörtert. Alle Befunde weisen darauf hin, daß wenigstens bis zum Ende des Oligozäns eine durchgehende Verbindung zwischen dem westlichen Mittelmeer und den Meeren der indomalaiischen Region bestand. Nach ADAMS (1967) fand noch bis zum Ende des Burdigaliums ein Austausch mediterraner und indo-pazifischer Foraminiferen statt. Nach KOSSWIG (1967) bestanden für Süßwasserfische noch bis zum Pliozän Ausbreitungsmöglichkeiten zwischen dem „Syrisch-iranischen See“ und der Äthiopischen Region.

Diese letzteren Beiträge sind einem Sammelband entnommen, der aus einem Symposium über die biogeographische Bedeutung der Tethys entstand (ADAMS und AGER, 1967). SAVAGE (1967) hat in demselben Band die Säugerfaunen des Burdigaliums auf ihre Beziehungen zur Tethys hin überprüft und kommt zum Ergebnis, daß selbst im untersten Miozän eine Wasserstraße den Faunenaustausch zwischen Eurasien und Afrika stark beeinträchtigt haben muß. Seine Befunde sind in einer Karte dargestellt, die hier in Verbindung mit einer detaillierten Rekonstruktion der Verhältnisse durch WAGNER (1960) wiedergegeben wird (Abb. 2). Nach SAVAGE dürfte die Landverbindung in erster Linie über Arabien und Kleinasien hinweg bestanden haben, die die iberische Halbinsel zunächst noch eine stark endemische Fauna besaß.

Die Untersuchungen der Meeresfaunen ergaben weiterhin, daß noch während des Oligozäns im Mittelmeerbereich tropische bis subtropische Klimabedingungen herrschten. Mit Beginn des Miozäns setzte eine deutliche Abkühlung ein, durch welche die tropische Mittelmeerfauna zunehmend durch atlantische Elemente ersetzt wurde. Nach ARAMBOURG (1927) trifft dies vor allem auch auf die Fischfauna zu. Im Verlauf des

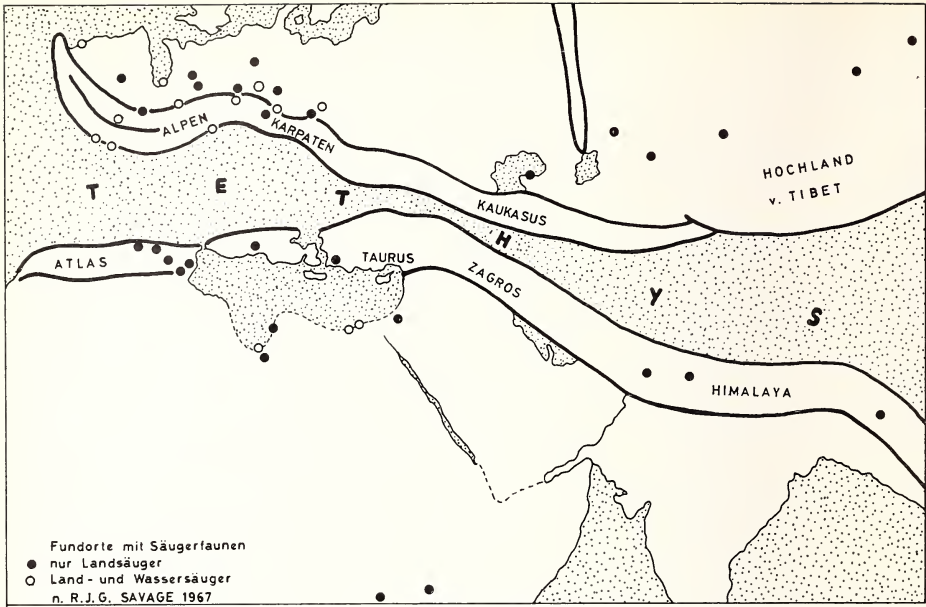


Abb. 2. Ausdehnung der Tethys im Burdigalium (U-Miozän)

Pliozäns wird schließlich ein ausgeprägtes Trockenklima charakteristisch. Dementsprechend dürften die Landbrücken zunächst stark bewaldet gewesen sein, bis sie im Pliozän versteppten und schließlich weitgehend unpassierbare Wüstengebiete wurden.

Mit diesen paläogeographischen und paläoökologischen Vorstellungen stimmen unsere Kenntnisse vom tatsächlichen Austausch von Säugern gut überein. Zunächst wurden typische Waldformen ausgewechselt. Im unteren Miozän Ostafrikas erscheinen Suidae, Anthracotheria sowie primitive Cervidae und Bovidae, die ältere eurasiatische Vorfahren hatten (WHITWORTH, 1958). In Eurasien tauchen im mittleren Miozän die



Abb. 3. Europa im Mittelmiozän (nach G. WAGNER 1960)

Hominoiden *Dryopithecus* und *Pliopithecus* auf. Beide haben in Afrika ältere und primitivere Vorläufer: *Aegyptopithecus*, *Limnopithecus* und *Proconsul* (LE GROS CLARK und LEAKEY, 1951). Nach SIMONS 1963 (1965) sind jedoch die afrikanischen und die eurasiatischen Formen als wenigstens congenerische Vertreter weitverbreiteter Hominoidentypen anzusehen. Nach v. KOENIGSWALD (1968) bilden die Proconsulinen auf Grund der Struktur ihrer oberen Molaren sogar eine eigene Unterfamilie und stellen „eine alte afrikanische Gruppe“ dar (S. 53). Auch *Oreopithecus bambolii* aus dem Pontium Südeuropas besitzt in *Mabokopithecus clarki* einen miozänen Vorläufer in Afrika (v. KOENIGSWALD 1969). Weitere wichtige Fossilformen, die im Mittelmiozän von Afrika nach Europa überwanderten, sind *Mastodon angustidens* und andere Proboscidea.

Somit bestehen zahlreiche, voneinander unabhängige Hinweise dafür, daß Afrika bis in das Burdigalium hinein geographisch von Eurasien isoliert war. Die bisher bekannten Tatsachen sprechen für eine Entstehung und Entwicklung der Catarrhina auf diesem isolierten Kontinent, da aus dem Miozän Afrikas Vertreter der meisten Catarrhinen-Familien nachgewiesen sind. Wenn diese skizzierte Vorstellung einer afrikanischen Herkunft der Catarrhina stichhaltig ist, müßten die höheren Primaten Eurasiens, die nahezu alle arboricole Anpassungstypen sind, im Verlauf des Miozäns die bewaldete Landbrücke zwischen beiden Kontinenten passiert haben. Vor allem die Pongidae, Hylobatidae, Colobidae und Macacini Eurasiens dürften seit dem unteren bis mittleren Pliozän von ihren afrikanischen Verwandten geographisch getrennt sein. Eine entsprechende Erklärung findet nach THENIUS (1967) die diskontinuierliche Verbreitung der waldbewohnenden Goldkatzen (*Profelis*), Traguloidea und anderer. Für die Hominidae hat SIMONS (1968) davon abweichende Vorstellungen entwickelt.

4. Paläontologie der Cercopithecoidea

Im Gegensatz zu den Prosimiae und den Hominoidea sind die Cercopithecoidea fossil nur unzureichend bekannt. So wurden nach BISHOP (1963) aus dem Tertiär Ostafrikas neben 352 Exemplaren von Hominoidea lediglich 13 Cercopithecoidea gefunden. Die unterschiedliche Fundhäufigkeit zwischen Makaken und Dryopithecinen im Spättertiär Eurasiens ist ebenfalls bekannt. Da diese Relationen nicht ausschließlich durch verschiedene Fossilisationsbedingungen erklärt werden können, vermutet SIMONS (1963) eine späte Radiation der Cercopithecoidea, da die Funde im ausgehenden Tertiär und im Pleistozän allmählich häufiger werden.

SIMONS hat 1961 in den unteroligozänen Schichten des Fayum eine neue Catarrhinen-Form entdeckt, die er *Oligopithecus savagei* nannte und deren absolutes Alter mit mehr als 32 Millionen Jahren bestimmt wurde. Wie *Propliopithecus*, jedoch anders als *Apidium* und *Parapithecus*, besitzt *Oligopithecus* schon die typische Catarrhinen-Zahnformel $2/1/2/3$ und bietet auch der Molarenmorphologie nach Anknüpfungspunkte für die Cercopithecoidea (SIMONS, 1964). Auch das relativ hochentwickelte Os frontale, das SIMONS (1959) aus dem Fayum beschrieb, könnte, diesem Autor zufolge, hierher gehören. Andererseits zeigt *Oligopithecus* Beziehungen zur Prosimiergruppe der Omomyidae, die während des Eozäns eine weite holarktische Verbreitung aufwies (SIMONS, 1967).

Während durch die neuen Ausgrabungen der Yale-Expedition unter der Leitung von E. SIMONS auch mittel- und oberoligozäne Bindeglieder zu den verschiedenen Hominoidea vorliegen:

Aeolopithecus chirobates zu den Hylobatidae und *Aegyptopithecus zeuxis* zu den Pongidae und Hominidae, finden sich die ersten echten Cercopithecoidea erst im Miozän Ostafrikas. Als frühester Fund kann vielleicht ein linker M_3 gelten, den HOOIJER

(1963) aus dem unteren Miozän des Ostkongos (westlicher Rand des großen Grabenbruches, südlich des Albert-Sees) beschrieb. Jedoch ist das wirkliche Alter der Fundschichten (Sinda Beds, Ongoliba 830 m) noch keineswegs sicher, nach GAUTIER (1967) dürfte oberes Miozän wahrscheinlicher sein.

Der Molar zeigt eine vollständig ausgebildete Bilophodontie mit normal entwickeltem Hypoconulid und ist von einem rezenten Makaken kaum zu unterscheiden. Da er auch große Übereinstimmung mit dem etwas kleineren „*Mesopithecus*“-Material (= *Victoriapithecus*, s. u.) aufweist, ließ HOOIJER die Benennung offen: Cf. *Macaca* c. q. *Mesopithecus spec.*

Schon 1943 hatte MACINNES von den Inseln Kiboko und Maboko ein Mandibel-fragment und mehrere isolierte Molaren beschrieben, die er provisorisch „*Mesopithecus?*“ benannte. Dieses und zusätzliches Material aus Ostafrika wurde durch v. KOENIGSWALD (1969) neu bearbeitet. Er bestimmte das oben erwähnte Mandibel-fragment, das von Rusinga stammen soll, als Typusexemplar von *Victoriapithecus macinnesi*; als Typusexemplar einer zweiten, etwas größeren Art *Victoriapithecus leakeyi* einen oberen Molaren von Kiboko. Zeitlich ordnet v. KOENIGSWALD das Material im mittleren Miozän ein.

Einige Unklarheiten entstehen jedoch durch Angaben von LEAKEY (1967) und von BISHOP (1967), die „*Mesopithecus*“- (= *Victoriapithecus*-)Material lediglich für die Insel Maboko anführen. Gerade die Fauna dieser Insel dürfte jedoch neueren Ermittlungen zufolge wesentlich jünger als Rusinga sein, und wahrscheinlich oberes Miozän bis unteres Pliozän darstellen. Auf Grund der Existenz fortgeschrittener Bovidae hatte schon WHITWORTH (1958) auf das geringere Alter von Maboko hingewiesen.

Während bei den unteren Molaren die Ausbildung der Bilophodontie abgeschlossen ist, zeigen die oberen Molaren aus dem Miozän Ostafrikas überraschenderweise noch ein primitives trigonodontes Grundmuster. Eine Crista obliqua verbindet Protoconus und Metaconus, wodurch der hintere Innenhöcker isoliert steht. Mit großer Sicherheit dürfte es sich um einen echten Hypoconus handeln, auch wenn kein Cingulum mehr nachzuweisen ist. Damit spricht auch dieses wichtige Merkmal für die Monophylie der Hominoidea und der Cercopithecoidea, die vor allem von HÜRZELER und KÄLIN auf Grund der unsicheren Natur gerade dieses Höckers in Frage gestellt worden war. Die Bilophodontie, das Merkmal, das die Cercopithecoidea besonders auszeichnet, hat sich demnach erst im Verlauf des Miozäns vollständig entwickelt. Wie bei anderen Säugern und Primaten ging dabei die Umbildung der unteren Molaren voraus.

Der zeitlich nächste Fund ist eventuell *Macaca flandrini*, nach ARAMBOURG (1959) aus dem obersten Miozän Algeriens stammend. Da die Begleitfauna pontischen Charakter besitzt, wird unter anderem von v. KOENIGSWALD (1969) ein unterpliozänes Alter angenommen. Jedoch hat ARAMBOURG (1963) seine Einstufung ausdrücklich verteidigt.

Im Verlauf des Pliozäns und des Pleistozäns werden die Funde fossiler Cercopithecoidea zunehmend häufiger und dehnen sich räumlich auf Europa und Asien aus. Jedoch bieten die bilophodonten Molaren und die übrigen Zahn- und Knochenreste meist nur wenige diagnostische Anhaltspunkte, so daß eine Klassifikation der bekannten Formen auf große Schwierigkeiten stößt. Da nach REMANE (1960) selbst die rezenten Cercopithecidae und Colobidae auf Grund ihrer Molarenmorphologie kaum sicher zu identifizieren sind, ist dies von den fragmentären Fossilresten erst recht nicht zu erwarten. Daher finden sich in der Literatur meist nur sehr vage und unzuverlässige Gattungs- oder Artbestimmungen.

Eine Ausnahme stellt die unterpliozäne Form *Mesopithecus pentelici* dar, von der nahezu das gesamte Skelett bekannt ist. Trotzdem ist auch ihre systematische Stellung nicht umstritten, sie wird jedoch meist zu den Colobidae gerechnet (VERHEYEN, 1962). REMANE (1965) wies darauf hin, daß *Mesopithecus* einen nur wenig entwickel-

ten knöchernen äußeren Gehörgang besitze; entsprechendes konnte ZAPFE (1960) bei *Pliopithecus* feststellen.

Eigene Beobachtungen am *Mesopithecus*-Material des British Museum (Natural History) ergaben, daß das Exemplar BM No. 8944 einen gut entwickelten Meatus aufweist (Abb. 4). In der Schädelgröße entspricht *Mesopithecus* etwa *Procolobus badius*. Die interorbitalbreite ist etwa gleich, während die Orbitae selbst deutlich vergrößert sind. Das Os nasale ist relativ breit und aboral abgerundet; eine Internasalnaht konnte ich nicht feststellen. Das Foramen magnum ist mit 12×12 mm relativ klein. Die Incisiven sind unspezialisiert und klein, die männlichen Canini lang und dolchförmig. Die Molarenreihe ist relativ lang, die Praemolaren und Molaren sind vor allem deutlich breiter als bei gleich großen *Procolobus* und *Cercopithecus*; M^3 ist klei-

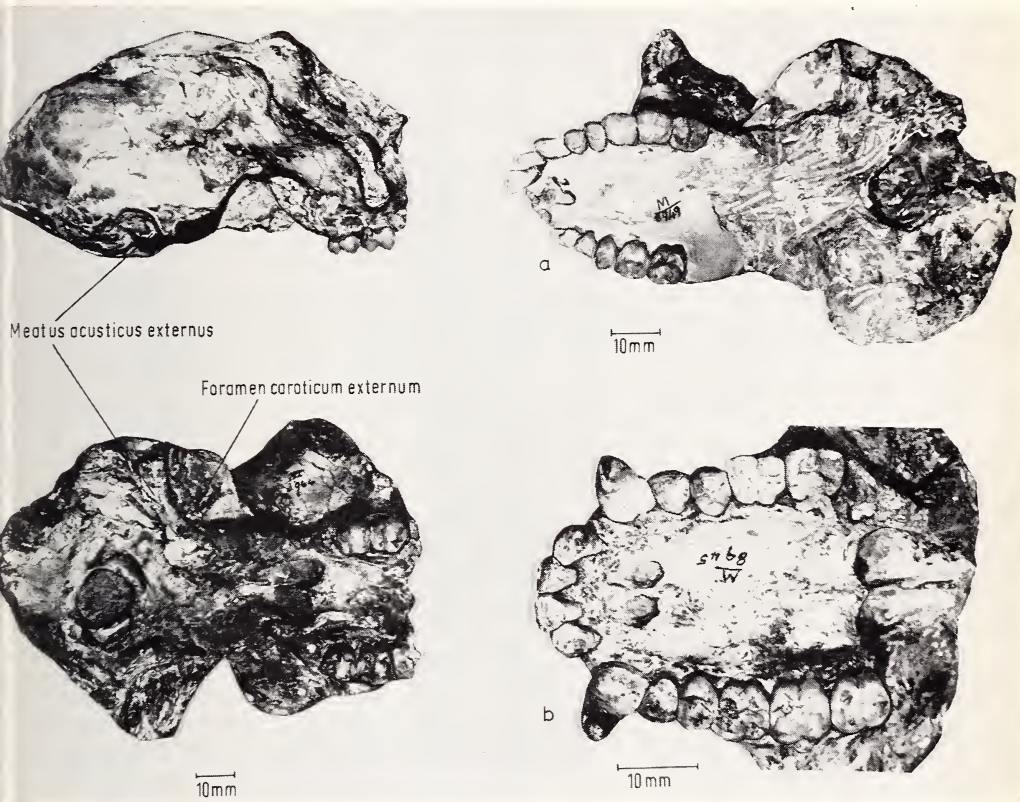


Abb. 4 (links). *Mesopithecus pentelici* (BM 8944) Basal- und Seitenansicht zeigen den Meatus acusticus externus) — Abb. 5 (rechts) a. Weibliches Exemplar von *Mesopithecus pentelici* (BM 8949); der Zahnbogen ist nahezu komplett erhalten, die Basallänge beträgt etwa 70 mm; C— M^3 : 35,0 mm — b. Oberkiefer eines männlichen Exemplars von *Mesopithecus pentelici* (BM 8945); die palatinale Länge beträgt 39 mm; C— M^3 : 37,7 mm; M^1 — M^3 : 21,4 mm

ner als M^2 . Der Zahnbogen zeigt relativ ovale Konturen und ist nicht eckig wie bei vielen Colobidae. Besonders abweichend von den Colobidae ist die Molarenmorphologie; die Querjoche sind nicht so gratartig ausgeprägt wie bei der Mehrzahl der Colobidae, sondern die Höcker besitzen mehr bunodonten Charakter wie bei den Makaken und zeigen auch deren Abkaumuster. Somit weist *Mesopithecus pentelici* im Bau der Nasenregion Beziehungen zu den Colobidae auf, während das Gebiß mehr dem Cerco-

pitheciden-Typ entspricht (Abb. 5). Diese Mittelstellung zwischen Makaken und Languren hatte schon GAUDRY (1862) herausgestellt.

Die Pliozänformen *Libypithecus* und *Dolichopithecus* werden entgegen früheren Auffassungen heute meist zu den Cercopithecidae gezählt. HILL (1968) stellt *Libypithecus* in die Tribus Theropithecini, dagegen *Dolichopithecus* und *Paradolichopithecus* zu den Colobidae. JOLLY (1967) hat die unterschiedlichen Klassifikationen dieser Formen ausführlich besprochen; er hält *Dolichopithecus* für kongenerisch mit *Procynocephalus* aus dem Pleistozän Chinas, und damit, wie VERHEYEN (1962), für cercopithecoid. Eine Zusammenstellung der präpleistozänen Funde von Cercopithecoidea und ihre zeitliche Korrelation gibt Tabelle 1.

Während im untersten Pleistozän Afrikas relativ hochentwickelte Vorläufer der rezenten Gruppen auftreten, sind Makaken-ähnliche Formen ganz auf Eurasien und den Indomalaiischen Archipel beschränkt. In Europa scheinen während des gesamten Villafranchium lediglich *Macaca florentina* und *Dolichopithecus arvernensis* existiert zu haben, während in Indien und China eine gewisse Radiation stattfand, die Pavian-ähnliche Formen hervorbrachte. JOLLY (1964) konnte nachweisen, daß es sich bei *Procynocephalus wimanni*, *Papio falconeri*, *Papio subhimalayanus* und *Macaca andersoni* höchstwahrscheinlich um spezialisierte Makaken handelt. An *Papio* erinnern vor allem die beträchtliche Größe und die Schnauzenverlängerung, jedoch sind die Molaren breiter und es fehlen jegliche Andeutungen von Fossae maxillares und suborbitales (SCHLOSSER, 1924). Eine Molarenverbreiterung ist auch bei *Macaca speciosa* und *M. fuscata* zu beobachten.

Nach KURTEN (1968) lassen sich in Mitteleuropa Makaken bis in das Mindel-Riss-Interglazial nachweisen; sie werden meist als Vorläufer des Magot angesehen (siehe Tabelle 2).

Die obigen paläogeographischen Erörterungen haben für die Systematik der Cercopithecidae und der Colobidae wichtige Implikationen. Aus der postulierten unterpliozänen Trennung der afrikanischen und asiatischen Formen lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

a. Da sowohl die afrikanischen als auch die asiatischen Colobidae dieselben komplizierten Magendifferenzierungen besitzen, deren Homologie nach KUHN (1964) wahrscheinlich ist, müßten sie auch bei den gemeinsamen Ausgangsformen des Mio-Pliozäns schon entwickelt gewesen sein. Das bedeutet aber, daß die beiden skizzierten Anpassungslinien der Cercopithecoidea, einerseits die blätterfressenden, arboricol-semibrachiatorischen Colobidae, andererseits die omnivoren, terrestrisch- oder arboricol-quadrupeden Cercopithecidae, schon damals nebeneinander existierten. Beide Taxa dürften somit wenigstens seit dem unteren Miozän ihre unterschiedlichen Adaptationszonen einnehmen – sofern sie überhaupt monophyletisch sind. Die Anpassungsunterschiede betreffen vor allem den Kauapparat und den Magendarmtrakt. Jedoch sind auch im Verhaltensrepertoire und am Bewegungsapparat deutliche Verschiedenheiten festzustellen (POCOCK, 1939).

Nach LE GROS CLARK (1962) war eines der Hauptkennzeichen der Evolution der Primaten „not so much progressive adaptation, but progressive adaptability“ (S. 41). Dies gilt auch für die Cercopithecoidea. Daher wird der stammesgeschichtlich alte, gut gegeneinander abgrenzbare Anpassungscharakter beider Taxa selten deutlich genug gesehen und folglich taxonomisch unterbewertet.

b. Die Makaken stellen morphologisch einen sehr generalisierten und primitiven Typus unter den rezenten Cercopithecidae dar (VOGEL, 1966). Dies schließt natürlich die Existenz spezialisierter Formen und Merkmale nicht aus. Es scheint deshalb, unter Berücksichtigung der paläontologischen Fundsituation, vertretbar, in den Makaken gewissermaßen Repräsentanten des miozänen Entwicklungsstandes der Cercopithecidae zu sehen. Ähnliches läßt sich für die asiatischen Colobidae feststellen, wenn hier auch

Tabelle 1

		AFRIKA	EUROPA	ASIEN
OLIGOZ. MIOZÄN PLEISTOZÄN	PLEISTOZÄN -0,3 · 10 ⁷			
	ASTIUM		MACACA PRISCA (Montpellier, Csarnota) DOLICHOPITHECUS RUSCINENSIS	
	PIACENTIUM	LIBYPIITHECUS MARKGRAFI		CERCOPITHECUS ASNOTI MACACA SIVALENSIS PALAEOPITHECUS SIVALENSIS
				PALAEOPITHECUS SYLVATICUS
	PANNONIUM		MESOPITHECUS PENTELICI (Griechenland; Ungarn)	MESOPITHECUS SPEC. (TIRASPOL - SÜDRUSSL. MARAGA PERSIEN)
		MACACA FLANDRINI		
	SARMATIUM	Chinji		
	VINDOBONIUM	VICTORIAPITHECUS LEAKEYI VICTORIAPITHECUS MACINNESI Cf. MACACA c.q. MESOPITHECUS		
	BURDIGALIUM	Bugti Moghara		
	AQUITANIUM	OLIGOPITHECUS SAVAGEI ? - 3,2 · 10 ⁷		

Tabelle 2

OBERPL.		AFRIKA			EURASIEN	
		OST -	SÜD -		MITTEL- u. WESTEUR.	ASIEN u. OSTEUROPA
			PAPIO SPELAEUS	WÜRM		
MITTELPLEISTOZÄN	HOPEFIELD OLORGESAILIE KANJERA OLDUVAI IV	SIMOPITHECUS JONATHANI SIMOPITHECUS OSWALDI	SIMOPITHECUS OSWALDI	RISS II E - ILFORD RISS I D - HOLSTEIN	MACACA SPEC. (HEPPENLOCH u.a.) MACACA SYLVANA (MOSBACH)	
	OLDUVAI III	SIMOPITHECUS JONATHANI SIMOPITHECUS LEAKEI	CERCOPITHECOIDES WILLIAMSII SIMOPITHECUS DANIELI	MINDEL C - CROMER GÜNZ II B - WAALIUM GÜNZ I	MACACA MULATTA (VOIGTSTEDT) MACACA SYLVANA (EPISCOPIA)	
VILLAFRANCHIUM (UNTERPL.)	OLDUVAI II KROMDRAAI SWARTKRANS	PAPIO SPEC. CERCOCEBUS ADO? CERCOPITHECOIDES WILLIAMSII SIMOP. SERENGETENSIS PARACOLOBUS CHERONI	GORGOPITHECUS MAJOR DINOPIITHECUS INGENS PAPIO ROBINSONI PAPIO ANGUSTICEPS PARAPAPIO JONESI	TIGLIUM VAL D'ARNO	MACACA FLORENT. MACACA FLORENT.	DOLICHOPITHECUS (BUDAPEST)
	LAETOLIL OMO OLDUVAI I MAKAPAN STERKFORTEIN TAUNG	PAPIO BARINGENSIS SIMOPITHECUS SPEC. PAPIO SPEC. DINOPIITHECUS BRUMPTI	CERCOPITHECOIDES WILLIAMSII SIMOPITHECUS DARTI PAPIO IZODI PARAPAPIO WHITEI PARAPAPIO BROOMI PARAPAPIO JONESI PARAPAPIO ANTIQUUS	SENÈZE SAINT-VALLIER PINJOR	DOLICHOPITHECUS ARVERNENSIS MACACA FLORENT. MACACA FLORENT. DOLICHOPITHECUS	PAPIO SUB-HIMALAYANUS PAPIO FALCONERI MACACA ANDERSONI PROCNOCEPHALUS WIMANNI (CHINA)
-3 - 10 ⁶	KANAM KAISO	SIMOPITHECUS SPEC.		VIALETTE ETOUAIRES TATROT-ZONE	MACACA FLOREN-TINA MACACA PRISCA DOLICHOPITHECUS RUSCINENSIS	MACACA SPEC. (ZLATY KUN)
ASTIUM		MACACA cf. TRARENSIS (NORDAFRIKA)		VILLAFRANCA D'ASTI		MACACA PRISCA

die Verhältnisse komplexer zu sein scheinen. Die basalen Vertreter der Cercopithecidae haben in Eurasien zwar eine beträchtliche Radiation durchgemacht, im wesentlichen jedoch ihren ancestralen Typus konserviert. Die wenigen evoluierten, pavianähnlichen Formen des asiatischen Pleistozäns können nicht als Ursprung der hochentwickelten Cercopithecidae Afrikas angesehen werden. Die früher häufig vertretene Auffassung, daß die Paviane analog den Huftieren in den Steppen Zentralasiens entstanden und mit diesen im Plio- und Pleistozän nach Afrika vorgedrungen seien (SCHLOSSER, 1924), scheint demnach nicht haltbar. Nach COOKE (1963) ist auch die Entwicklung der afrikanischen Steppenfauna differenzierter zu sehen. Vermutlich stellen die Makaken also eine heterogene Basalgruppe der Cercopithecidae dar, deren vorläufige Zusammenfassung in eine Tribus Macacini OWEN, 1843 aus chorologischen und morphologischen Gründen gerechtfertigt erscheint (ПОКОК, 1925).

An dieser Stelle sind noch einige Bemerkungen über die systematische Stellung der Meerkatzen einzufügen. Obwohl VOGEL (1966) diese Gruppe für einen evoluierten und jungen Zweig der Cercopithecidae hält, sprechen doch zahlreiche Befunde gegen eine solche Auffassung. Vor allem durch ihre Chromosomenzahl von $2n = 54-72$ weichen sie von den Makaken, Pavianen und Geladas mit einheitlichem Diploid-Satz von 42 ab. GOODMAN, FARRIS und POULIK (1967) haben auch serologische Unterschiede zwischen den Meerkatzen und den übrigen Cercopithecidae festgestellt. Fossile Meerkatzen sind bisher nur aus dem Holozän bekannt (PEABODY, 1954). Die Form *Cercopithecus asnoti* aus den Siwaliks dürfte mit großer Sicherheit zu *Macaca* gehören, wo nach WELSCH (1967) ein Hypoconulid ebenfalls relativ häufig fehlt. Nach eigenen Beobachtungen ist dies besonders häufig der Fall bei *Macaca sinica* und *M. radiata*. So wird man gegenwärtig mit HILL (1966, 1968) die Meerkatzen als früheste Abspaltung aus der basalen Cercopitheciden-Schicht ansehen dürfen, die vor allem in jüngster Zeit eine starke Radiation durchmachte. Zwangsläufig muß man sie als Schwestergruppe Cercopithecinae GRAY, 1821 den übrigen Formen gegenüberstellen, die der Prioritätsregel entsprechend zur Unterfamilie Papioninae BURNETT, 1828 zusammenzufassen sind.

5. Systematik und Stammesgeschichte der Papionini und Theropithecini

Zahlreiche neue Fossilfunde aus Ost- und Südafrika lassen die Entwicklung der Paviane und Geladas während des Pleistozäns deutlicher erscheinen. Die Formen wurden vorwiegend durch FREEDMAN (1957, 1960, 1961, 1965) beschrieben und diskutiert. Die Tabelle 1 führt das bekannte Material auf und versucht gleichzeitig eine Synchronisation der verschiedenen Fossilformen.

Eine gesicherte Korrelierung des afrikanischen und des eurasiatischen Pleistozäns ist im Augenblick noch nicht möglich. Immerhin haben palynologische Untersuchungen in verschiedenen Teilen Afrikas durch VAN ZINDEREN BAKKER u. a. wenigstens für das Oberpleistozän grundsätzliche Übereinstimmungen der Klimaschwankungen in Europa und Afrika ergeben. Auch die Stratigraphie der afrikanischen Funde ist sehr schwierig und bisher nur versuchsweise geklärt. Neue Möglichkeiten eröffnen sich jedoch durch die absoluten Altersbestimmungen, die jetzt in verstärktem Maße vorgenommen werden. So wird das Alter des 'bed I' von Olduvai mit etwa 1,75 Millionen Jahren angegeben, was nach LEAKEY (1965) etwa dem mittleren bis oberen Villafranchium entspricht. COOKE (1963) vertritt die Auffassung, daß die Spaltenfüllungen von Taung, Sterkfontein und Makapansgat in Südafrika etwa ähnlich alt seien. Die Fundorte Swartkrans und Kromdraai entsprechen etwa Olduvai II, das wiederum nach LEAKEY oberstes Villafranchium bis unteres Mittelpleistozän umfaßt. Hopefield, von wo SINGER (1962) ebenfalls Cercopitheciden-Material beschrieb, dürfte etwa mit Olduvai IV synchron sein. Zusammen mit den Fundorten Kanjera und Olorgesailie in

Kenia gehören beide wahrscheinlich an die Grenze Mittel/Oberpleistozän. Die Cercopithecoiden-Funde aus Ost- und Südafrika überbrücken somit eine Zeitspanne von etwa 1,5 Millionen Jahren und lassen daher einige Einblicke in die Evolution dieser Tiergruppe erwarten.

In der Tat weisen die ältesten Fundorte Taung und Sterkfontein die kleinsten und primitivsten Cercopithecoidea auf: *Parapapio antiquus*, *Parapapio jonesi*, *Papio izodi* und den relativ hoch entwickelten Colobiden *Cercopithecoides williamsi*. Nach FREEDMAN (1957) zeigen *Parapapio antiquus* und *Papio izodi* so viele Übereinstimmungen im Schnauzenprofil, in der Entwicklung der Oberaugenwülste und der Maxillarleisten sowie im wenig ausgeprägten Sexualdimorphismus, daß diese zwei Arten „May represent a morphological stage not far from the point at which the genera *Parapapio* and *Papio* started diverging from a common stemm“ (p. 245). Bei den südafrikanischen Pavianen des frühen Pleistozäns lassen sich zunehmende Größe und Differenzierung feststellen, die in den sehr großen Formen wie *Papio robinsoni* und *Dinopithecus ingens* aus der jüngeren ‚Swartkrans-Faunenschicht‘ (COOKE) einen Höhepunkt erreichen. Auch aus Ostafrika liegt einiges Fossilmaterial aus dem Unterpleistozän vor, insbesondere von Olduvai und Laetoli. ARAMBOURG (1947) beschrieb von Omo einen *Dinopithecus brumpti*, der aber nach LEAKEY (1967) mit *Simopithecus oswaldi* identisch ist; *Cercocebus ado* ist nach demselben Autor (LEAKEY) wahrscheinlich zu *Papio* oder *Parapapio* zu stellen. LEAKEY jr. (1969) hat vom Baringo-See zwei neue unterpleistozäne (Chemeron Beds) Cercopithecoiden beschrieben: *Paracolobus chemeroni* und *Papio baringensis*, einen relativ hoch entwickelten, echten Pavian. Derzeit wird am Kenya National Museum, Nairobi, umfangreiches neues Cercopithecoiden-Material monographisch bearbeitet, das unsere bisherigen Kenntnisse sehr erweitern dürfte (A. Epps und R. E. F. LEAKEY, persönliche Mitteilung).

Schon aus dem sehr frühen Pleistozän der Kaiso-Serie (Uganda), von Omo (Äthiopien) und von Makapansgat (Südafrika) ist die Gattung *Simopithecus* bekannt, die sich von den angeführten Pavian-ähnlichen Formen sicher unterscheiden läßt. Vor allem die Morphologie der Molaren erlaubt eine scharfe Trennung zwischen *Simopithecus* und der Gruppe: *Parapapio*, *Papio*, *Gorgopithecus*, *Dinopithecus* und *Brachynathopithecus*.

Die Gattung *Simopithecus* ist nach FREEDMAN (1957) durch folgende Diagnose gekennzeichnet: „The cusps are high, and the foveae, fossae and clefts between them deep. A high ridge of enamel joins the buccal cusps in the lower molars and the lingual cusps in the upper. The unworn and worn appearance of these teeth is unique in the Cercopithecoidea and clearly defines the group.“ Inzwischen sind nahezu vollständige männliche und weibliche Schädel bekannt geworden (LEAKEY und WHITWORTH, 1958; LEAKEY, 1943), die weitergehende Vergleiche ermöglichen. Auch das postcraniale Skelett ist weitgehend bekannt, wenn auch noch nicht publiziert.

Gegenüber den spitzhöckerigen, mit breiten, runden Einziehungen zwischen dem mesialen und distalen Höckerpaar versehenen Molaren von *Simopithecus* besitzen die Pavianartigen eine relativ stumpfhöckerige Kaufläche von bunodontem Charakter. Die Höckerpaare sind lediglich durch Einkerbungen getrennt, die Längsleiste fehlt. Durch Abkantung entsteht bei *Simopithecus* eine ausgeprägte Quergliederung durch Schmelzschleifen (Abb. 6).

Schon ANDREWS, der 1916 *Simopithecus* aus Ostafrika erstmals beschrieb, hat auf die große Ähnlichkeit dieser Molarenstruktur mit derjenigen des rezenten *Theropithecus gelada* hingewiesen (Abb. 7 u. 8.). Für beide Genera ist die geringe Entwicklung des Vordergebisses, das bei *Simopithecus* noch sekundäre Reduktion erfährt, charakteristisch. Auch am übrigen Schädel lassen sich zahlreiche Übereinstimmungen zwischen diesen beiden Gattungen aufzeigen. LEAKEY und WHITWORTH (1958) haben eingehende Vergleiche angestellt und folgende Punkte hervorgehoben: In der Seitenansicht

fällt die steile Stellung der oberen Gesichtshälfte gegenüber der Zahnreihe auf, während sie bei *Papio* stark nach rostral abgeschrägt ist. Insgesamt liegt der Gesichtsschädel bei *Theropithecus* und *Simopithecus* in Beziehung zum Hirnschädel sehr tief; er bleibt auch relativ kurz. Dagegen läßt der Hirnschädel bei *Papio* flach nach dorsal aus, wodurch Foramen magnum und Planum nuchale etwa im Niveau der Okklusionsebene liegen. Zwischen *Simopithecus* und *Theropithecus* gibt es weitere Übereinstimmungen in der Morphologie der Überaugenwülste und der Schnauze, an welcher keine Maxillarleisten entwickelt sind. Diese Leisten sind dagegen bei vielen Makaken und Mangaben sowie bei allen Pavianen und Mandrills sehr charakteristisch ausgeprägt; ihre Entwicklung ist bei *Parapapio* zu beobachten. In der Norma verticalis (Abb. 9) fällt bei *Simopithecus* und *Theropithecus* die starke Aushenkelung der Jochbögen, die starke post-orbitale Einschnürung sowie die breite, abgestutzte Form der Crista nuchae auf. Bei beiden treffen sich die Lineae temporales schon vor dem Bregma, während sich bei *Papio* die Crista sagittalis erst kurz vor der weit ausladenden Protuberantia occipitalis externa ausbildet. Bei *Papio* nimmt der M. temporalis einen stark schrägen Verlauf (HOFER, 1965), während die genannten Schädelmerkmale bei *Simopithecus* und *Theropithecus* durch einen kräftigen und relativ steil einstrahlenden Schläfenmuskel verursacht werden.

Mit der tiefen Lage des Oberkiefers korrespondiert der hohe und steile Ramus mandibulae, der bei der Art *Simopithecus jonathani* aus dem Mittelpleistozän Olduvais extreme Ausmaße erreichte. Die Abbildung 9 D zeigt, daß diese Form sogar den rezenten Gorilla an Größe übertroffen haben dürfte.

Die Gattung *Simopithecus* ist schon im untersten Pleistozän eindeutig definierbar und macht bis zum mittleren Pleistozän eine Weiterentwicklung und Radiation durch, die in den vergleichsweise riesigen Formen *S. leakeyi* und *S. jonathani* ihren vorläufig bekannten Höhepunkt erreicht. Im Vergleich zu diesen Formen, die sich vor allem durch eine starke Reduktion der Incisiven und der Canini sowie eine Vergrößerung und Differenzierung der Molarenreihe auszeichnen, repräsentiert *Theropithecus gelada* einen relativ primitiven und generalisierten Vertreter dieser Formengruppe.

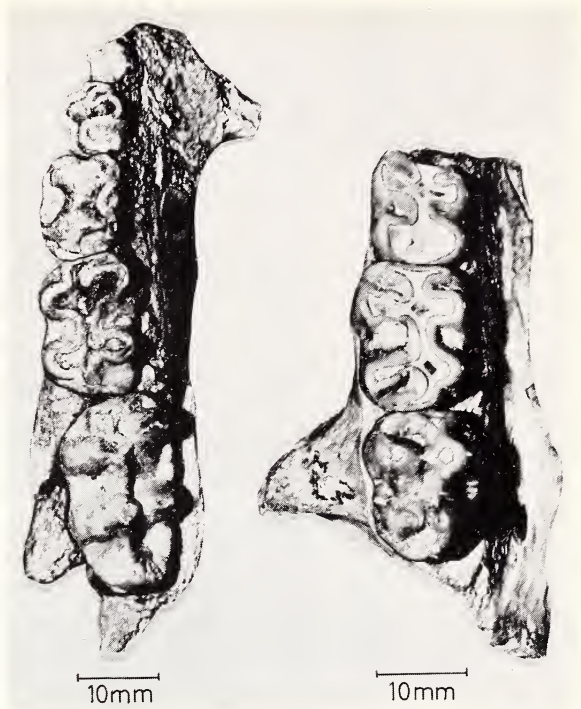


Abb. 6 a und b. Beachte die breiten Einziehungen zwischen den einzelnen Höckerpaaren und die gelappte Form der Schmelzschleifen (leicht retuschiert). An den unteren Molaren sind Protoconid und Hypoconid, an den oberen Protoconus und Hypoconus durch eine längslaufende Crista verbunden. Entsprechende Verhältnisse finden sich bei *Theropithecus*. — a (links). *Simopithecus leakeyi* (BM 14 953), linkes Corpus mandibulae — b (rechts). *Simopithecus oswaldi* (BM 11 538), linkes Maxillarfragment

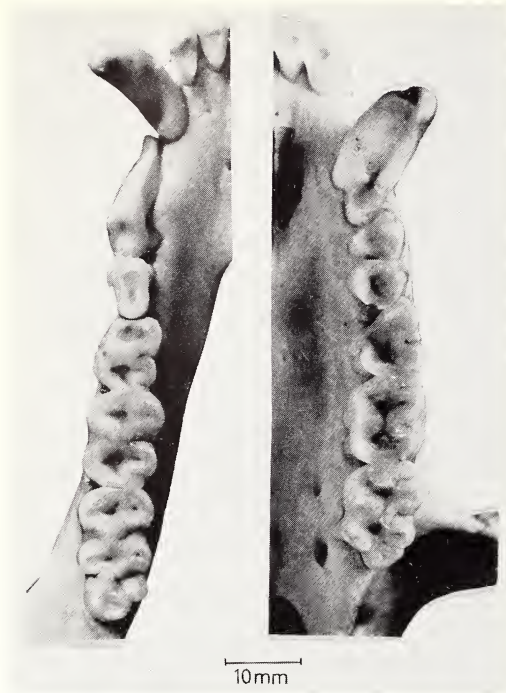


Abb. 7. Abkaumuster der oberen und unteren Zahnreihe eines männlichen *Theropithecus gelada*. Beachte die starke Lappung der Schmelzleisten sowie die starken Vorbauten bei den Molaren. (Aufn.: HOSANG)

Demgegenüber scheint die Evolution der echten Paviane, von *Parapapio*-ähnlichen Formen ausgehend, später einzusetzen. Zur *Simopithecus-Theropithecus*-Gruppe zeigen auch die frühen Fossilformen keine näheren Beziehungen. Die vergleichend-morphologische Analyse der rezenten Paviane und Geladas zeigt ebenfalls, daß beide Konvergenzformen darstellen (MAIER, im Druck). Vor allem die Ausbildung der Sexualhautbildungen und der Sitzschwielen beweist, daß *Papio*, *Mandrillus* und *Cercocebus* untereinander näher verwandt sind, als jede dieser Gattungen mit *Theropithecus*. POCK (1925) hat als erster auf diese Zusammenhänge hingewiesen. Mit JOLLY (1966) und HILL (1968) schlage ich daher für beide Gruppierungen die Errichtung eigener Tribus vor: Papionini BURNETT, 1928 (*Papio*, *Mandrillus*, *Cercocebus*, *Parapapio*, *Gorgopithecus*, *Dinopithecus*, *Brachygnathopithecus* und *Theropithecini* JOLLY, 1966 (*Theropithecus*, *Simopithecus*).



Abb. 8. *Theropithecus gelada* Rüppell (Typus) Zähne des Ober- und Unterkiefers

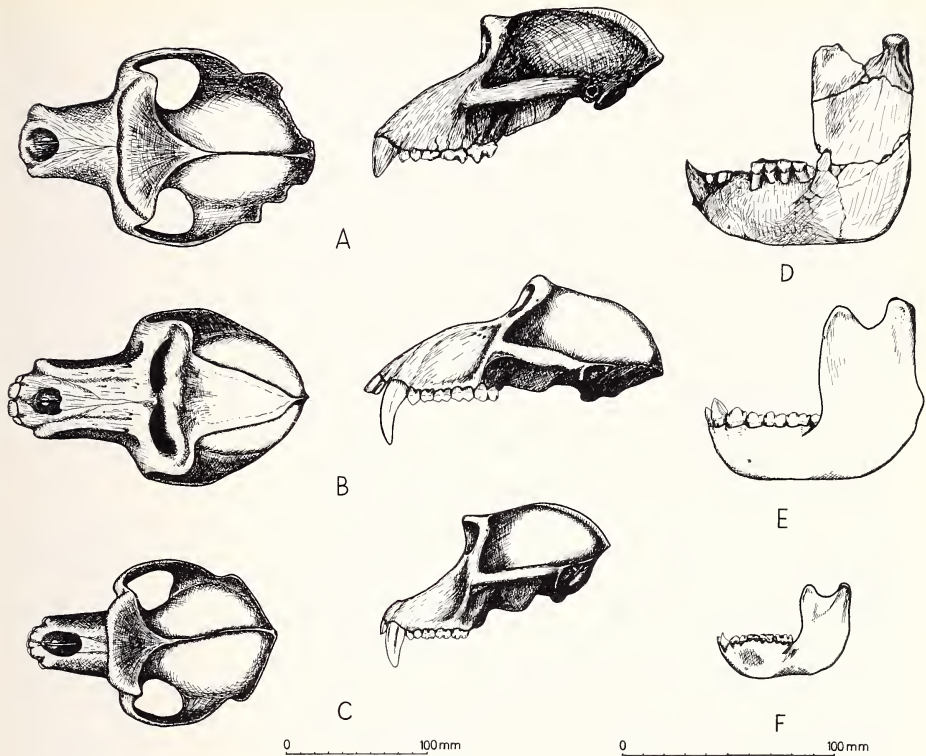


Abb. 9. Nachzeichnungen aus LEAKEY und WHITWORTH (1958). A — Dorsal- und Seitenansicht eines männlichen *Simopithecus oswaldi* von Kanjera; B — *Papio doguera tessellatus*, Männchen; C — *Theropithecus*, Männchen; D — Mandibula von *Simopithecus jonathani*, Weibchen (Typus); zum Größenvergleich dazu Mandibulae eines weiblichen Gorilla (E) und eines weiblichen *Theropithecus gelada* (F). A—C und D—F jeweils in gleicher Vergrößerung. Die Zeichnungen demonstrieren die übereinstimmenden Schädelmerkmale zwischen *Simopithecus* und *Theropithecus*, sowie die Unterschiede gegenüber *Papio*.

Aus den vorausgegangenen Erörterungen ergibt sich für die Cercopithecoidea folgendes Verwandtschaftsdiagramm, das in vielen Einzelpunkten an der Darstellung von KUHN (1967) orientiert ist (Abb. 10).

Zusammenfassung

Die Systematik und die Klassifikation der Cercopithecoidea ist immer noch erschwert durch mangelhafte Kenntnis der rezenten Formen sowie durch die Spärlichkeit der Fossilnachweise. So sind die Verwandtschaftsbeziehungen zu den Hominoidea einerseits, und zwischen Colobidae und Cercopithecidae andererseits nicht endgültig geklärt. Möglicherweise leitet die neuentdeckte Fossilform *Oligopithecus savagei* vom oligozänen Catarrhinen-Stock des Fayums zu den Cercopithecoidea über. Die frühesten Vertreter der Cercopithecoidea aus dem mittleren Miozän Ostafrikas, *Victoriapithecus macinnesi* und *V. leakeyi*, besaßen noch obere Molaren mit trigonodontem Grundmuster und isoliertem Hypoconus.

Die Erörterung paläogeographischer und paläoökologischer Verhältnisse legt die Annahme nahe, daß die Catarrhina ihr Entstehungszentrum auf dem afrikanischen Kontinent hatten, der bis zum unteren Miozän isoliert war. Erst dann konnten sich die höheren Primaten über eine neuentstandene, bewaldete Landbrücke nach Eurasien ausbreiten. Durch klimatische Veränderungen bedingt, dürfte ein Faunentausch zwischen der Mehrzahl der afrikanischen und

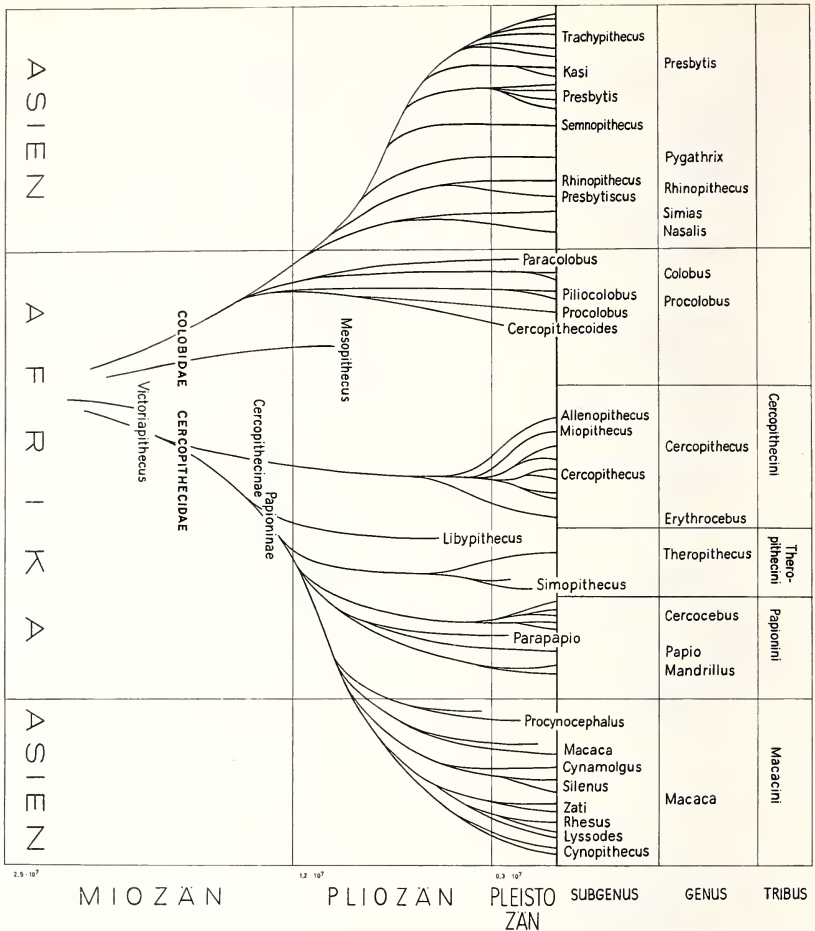


Abb. 10. Stammbaumschema der Cercopithecoidea. Der mittlere Sektor zeigt die afrikanischen Entwicklungslinien, die beiden seitlichen Sektoren die eurasiatischen Radiationen der Colobidae und der Macacini. Die Untergliederung der Colobidae ist augenblicklich noch sehr unzulänglich. Die Chronologie des Schemas ist weitgehend hypothetisch; die asiatischen Formen sind vermutlich schon im Miozän übergewechselt

der eurasiatischen Formen seit dem unteren Pliozän nicht mehr möglich gewesen sein. Einige der stammesgeschichtlichen Konsequenzen dieser Annahmen werden diskutiert.

Die pleistozänen Cercopitheciden-Funde aus Ost- und Südafrika stützen die Auffassung, daß Paviane und Geladas Konvergenzformen darstellen, wodurch die Errichtung der Tribus Papionini und Theropithecini gerechtfertigt erscheint.

Die bekannten Fossilfunde der Cercopithecoidea werden tabellarisch zusammengestellt und nach Möglichkeit zeitlich korreliert.

Summary

New results in systematics and phylogeny of the Cercopithecoidea

Phylogenetic considerations on Cercopithecoids are somewhat neglected in comparison with those on Hominoidea, mainly due to lack of fossil records. Increasing finds and conclusions from comparative morphology however make it possible to depict the evolution of this Primate taxon more exactly.

For a review of the fossil materials the palaeogeographic and palaeoecologic situations must

be kept in mind. Most important seems to be the fact that all known early Catarrhines from Oligocene and early Miocene lived on the geographically isolated african continent. All facts indicate that the Tethys formed an efficient barrier to faunal exchange between Eurasia and Africa till middle Miocene. Tropical or subtropical climatic conditions of that time suggest that the rising landbridge over Arabia and Asia Minor was covered with dense forest. Consequently at first a forestfauna was exchanged, including some primates such as *Pliopithecus*, *Dryopithecus*, *Oreopithecus* (?) and presumably the forerunners of asiatic Cercopithecoids. During the late Miocene and the Pliocene the climate became drier and the landbridge was then successively savannah, steppe and desert, forming a barrier to most primates.

This allows systematic conclusions: asiatic and african Colobids, possessing the same specializations, must have been separated at least in Miocene times from the Cercopithecids. The asiatic Macaques may represent the basal stock of the Cercopithecids, which remained generalized and primitive, radiating only to a modest degree into different adaption-types in Eurasia. In Africa Cercopithecids developed into three main groups, partly well documented by new fossil finds: 1) the Cercopithecini, whose origins and relationships remain obscure, 2) the Theropithecini, a group which very early developed terrestrial and herbivorous adaptations and whose climax was in early and middle Pleistocene, and 3) the Papionini, a heterogeneous taxon with Mangabeys, Mandrills and Baboons, whose larger forms also adapted to terrestrial life, but presumably later and to a lesser degree than the Theropithecini.

Literatur

- ABEL, O. (1931): Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere. 398 S., Jena.
- ADAMS, C. G. (1967): Tertiary Foraminifera in the Tethyan, American, and Indo-Pacific Provinces. In: Aspects of Tethyan Biogeography (eds.: Adams and Ager), 195—217, London.
- ADAMS, C. G., and AGER, D. V., eds. (1967): Aspects of Tethyan Biogeography. The Systematics Association Publication No. 7, 1—336, London.
- ANDREWS, C. W. (1916): Note on a new baboon (*Simopithecus oswaldi*, gen. et spec. n.) from the (?) Pliocene of British East Africa. Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 8) 18, 410—419.
- ARAMBOURG, C. (1927): Les poissons fossiles d'Oran. Mater. pour la carte geol. de l'Algérie (1. ser.: Paleont.), 6.
- (1947): Contribution à l'étude géologique et paléontologique du Bassin du Lac Rodolphe et de la Basse Vallée de l'Omo. 2^e partie: Paleontologie. Miss. sci. Omo, 1932/1933, 1/III, 75—562, Paris.
- (1963): Continental vertebrate faunas of the tertiary of North Africa. In: African Ecology and Human Evolution (eds.: Howell and Bourlière), 55—64, Chicago.
- ASHTON, E. H., and OXNARD, C. E. (1963): The musculature of the primate shoulder. Trans. Zool. Soc. London 29, 553—650.
- BISHOP, W. W. (1963): The later Tertiary and Pleistocene in Eastern Equatorial Africa. In: African Ecology and Human Evolution (eds.: Howell and Bourlière), 246—275, Chicago.
- (1967): The later Tertiary in East Africa — volcanics, sediments, and faunal inventory. In: Background to Evolution in Africa (eds.: Bishop and Clark), 31—56, Chicago.
- BUBNOFF, S. V. (1956): Einführung in die Erdgeschichte. Berlin.
- BUETTNER-JANUSCH, J. (1966): A problem in evolutionary systematics: nomenclature and classification of baboons, genus *Papio*. Folia primat. 4, 288—308.
- CHIARELLI, B. (1968): Caryological and hybridological data for the taxonomy and phylogeny of the Old World Primates. In: Taxonomy and phylogeny of Old World Primates with references to the origin of Man (ed.: Chiarelli), 151—186, Turin.
- COOKE, H. B. S. (1963): Pleistocene mammal faunas of Africa, with particular reference to Southern Africa. In: African Ecology and Human Evolution (eds.: Howell and Bourlière), 65—116, Chicago.
- DAVIS, D. D. (1964): The Giant Panda. A morphological study of evolutionary mechanisms. Fieldiana: Zoology Memoirs 3, 1—339, Chicago.
- EKMANN, S. (1953): Zoogeography of the sea. (Nachdruck 1967). 417 S., London.
- FOODEN, J. (1969): Taxonomy and evolution of the monkeys of Celebes. (Primates: Cercopithecidae). Bibliotheca primat. 10, 1—148, Basel.
- FREEDMAN, L. (1957): The fossil Cercopithecoidea of South Africa. Ann. Transv. Mus. 23, 121—262.
- (1960): Some new cercopithecoid specimens from Makapansgat, South Africa. Paleont. afric. 7, 7—45.
- (1961): New cercopithecoid fossils, including a new species, from Taung, Cape Province, South Africa. Ann. S. Afric. Mus. 46, 1—14.
- (1965): Fossil and subfossil primates from the limestone deposits at Taung, Bolt's Farm and Witkrans, South Africa. Paleont. afric. 9, 19—48.

- GAUDRY, A. (1862): Animaux fossiles et geologie de l'Attique. Paris.
- GAUTIER, A. (1967): New observations on the later Tertiary and early Quarternary in the Western Rift: the stratigraphic and palaeontological evidence. In: Background to evolution in Africa (eds.: Bishop and Clark), 73—87, Chicago.
- GOODMAN, M. (1968): Phylogeny and taxonomy of the catarrhine primates from immunodiffusion data. I. A review of the major findings. In: Taxonomy and phylogeny of Old World Primates with references to the origin of Man (ed.: Chiarelli), 95—107, Turin.
- (1968): Evolution of the catarrhine primates at the macromolecular level. In: Primates in Medicine, vol. I, (ed.: Kratochvil), 10—26, Basel.
- GOODMAN, M., FARRIS, W., POULIK, E. (1967): Immunodiffusion and electrophoretic investigation of the systematics and evolutionary genetics of Old World Monkeys with particular reference to baboons. In: Baboon in Medical Research, II, (ed.: Vagtborg), 783—795, Austin.
- GREGORY, W. K. (1922): The origin and evolution of the human dentition. 548 S., Baltimore.
- HALL, K. R. L. (1968): Social organization of the Old-World Monkeys and Apes. In: Primates. Studies in adaptation and variability (ed.: Jay), 7—30, New York.
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. 263 S., Chicago.
- HILL, W. C. O. (1966): Primates. Comparative anatomy and taxonomy. Vol. IV: Cercopithecoidea. 757 S., Edinburgh.
- (1968): The genera of Old World Apes and Monkeys. In: Taxonomy and phylogeny of Old World Primates with references to the origin of Man (ed.: Chiarelli), 7—15, Turin.
- HILL, W. C. O., and BERNSTEIN, J. S. (1969): On the morphology, behaviour and systematic status of the Assam Macaque (*Macaca assamensis* MC CLELLAND, 1839). Primates 10, 1—17.
- HOFFER, H. (1965): Die morphologische Analyse des Schädels des Menschen. In: Menschliche Abstammungslehre (ed.: Heberer), 145—226, Stuttgart.
- HOLLIJER, D. A. (1963): Miocene Mammalia of Congo. Ann. Mus. roy. Afr. Centr. 46, 1—77.
- HÜRZELER, J. (1949): Neubeschreibung von *Oreopithecus bambolii* GÉRAIS. Schweiz. Palaeont. Abh. 66, 1—20.
- (1958): *Oreopithecus bambolii* GÉRAIS. Verhandl. Naturf. Ges. Basel 69, 1—48.
- JAY, Ph. (1965): The common Langur of North India. In: Primate Behaviour. Field studies of monkeys and apes (ed.: De Vore), 197—249, New York.
- (1968): Primates. Studies in adaptation and variability. 529 S., New York. (Editor).
- JOLLY, C. J. (1964): The origins and specializations of the baboons. Ph. D. Thesis, University London (unveröffentlicht).
- (1966): Introduction to the Cercopithecoidea with notes on their use as laboratory animals. In: Symp. Zool. Soc. London 17, 427—457.
- (1967): The evolution of the baboons. In: The baboon in medical research, vol. II, (ed.: Vagtborg), 23—50, Austin.
- KÄLIN, J. (1962): Über *Moeripithecus markgrafi* SCHLOSSER und die phyletischen Vorstufen der Bilophodontie der Cercopithecoidea. Bibliotheca primat. 1, 32—42.
- KOENIGSWALD, G. H. R. v. (1968): Die Geschichte des Menschen (2. Aufl.). Verständl. Wissensch. Nr. 74, 160 S., Berlin.
- (1969): Miocene Cercopithecoidea and Oreopithecoidea from the Miocene of East Africa. In: Fossil Vertebrates of Africa, vol. I, (ed.: Leakey), 39—51, London.
- KOSSWIG, C. (1967): Tethys and its relation to the peri-mediterranean faunas of fresh-water fishes. In: Aspects of Tethyan Biogeography (eds.: Adams and Ager), 313—324, London.
- KUHN, H. J. (1964): Zur Kenntnis von Bau und Funktion des Magens der Schlankaffen (Colobinae). Folia primat. 2, 193—221.
- (1967): Zur Systematik der Cercopithecidae. In: Neue Ergebnisse der Primatologie (eds.: Starck, Schneider und Kuhn), 25—46, Stuttgart.
- KURTEN, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europe. 317 S., London.
- LEAKEY, L. S. B. (1943): Notes on *Simopithecus oswaldi* ANDREWS from the type site. J. East Afr. Nat. Hist. Soc. 17, 39—44.
- (1967): Notes on the mammalian faunas from the Miocene and Pleistocene of East Africa. In: Background to evolution in Africa (eds.: Bishop and Clark), 7—29, Chicago.
- LEAKEY, L. S. B., and WHITWORTH, T. (1958): Notes on the genus *Simopithecus* with description of a new species from Oldvai. Coryndon Memorial Museum Occasional Papers, No. 6, 1—14, Cambridge.
- LEAKEY, R. E. F. (1969): New Cercopithecoidea from the Chemeron Beds of Lake Baringo, Kenya. In: Fossil Vertebrates of Africa, vol. I, (ed.: Leakey), 53—69, London.
- LE GROS CLARK, W. E., and LEAKEY, L. S. B. (1951): The miocene Hominoidea of East Africa. Fossil Mammals of Africa 1, 1—117, London.
- MAC INNES, D. G. (1943): Notes on the East African Miocene Primates. J. East Afr. Nat. Hist. Soc. 17, 141—181.

- MAIER, W. (im Druck): Vergleichend- und funktionell-anatomische Untersuchungen an der Vorderextremität von *Theropithecus gelada* (RÜPPELL, 1835). Dissertation Frankfurt a. M., 352 S.
- MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. 797 S., Cambridge.
- MAYR, E., LINSLEY, E. G., and USINGER, R. L. (1953): Methods and principles of systematic zoology. 336 S., London.
- NAPIER, J. R., and NAPIER, P. H. (1967): A handbook of living primates. 456 S., London.
- PEABODY, F. E. (1954): Travertines and cave deposits of the Kaap Escarpment of South Africa, and the type locality of *Australopithecus africanus* DART. Bull. Geol. Soc. Amer. **65**, 671—705.
- POCOCK, R. I. (1925): The external characters of the catarrhine monkeys and apes. Proc. Zool. Soc. London, 1479—1579.
- (1939): The fauna of British India including Ceylon and Burma. Mammalia, I and II, London.
- REMANE, A. (1960): Zähne und Gebiß. In: Primatologia III, 2, (eds.: Hofer, Schultz und Starck), 637—846, Basel.
- (1961): Probleme der Systematik der Primaten. Z. wiss. Zool., **165**, 1—34.
- (1965): Die Geschichte der Menschenaffen. In: Menschliche Abstammungslehre (ed.: Heberer), 249—309, Stuttgart.
- ROMER, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology. (3. ed.) 468 S., Chicago.
- ROTH, W. T. (1965): The taxonomy of the baboon and its position in the order of primates. In: The baboon in medical research, vol. I, (ed.: Vagtborg), 3—16, Austin.
- SAVAGE, R. J. G. (1967): Early miocene mammal faunas of the Tethyan Region. In: Aspects of Tethyan Biogeography (eds.: Adams and Ager), 247—280, London.
- SCHLOSSER, M. (1911): Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum (Ägypten). Beitr. z. Paläont. u. Geol. Österreich-Ungarns **24**, 51—167.
- (1924): Fossil primates from China. Palaeont. sinica, (C) **1**, 1—16.
- SCHULTZ, A. H. (1969): The life of primates. 281 S., London.
- SIMONS, E. L. (1959): An anthropoid frontal bone from the Fayum Oligocene of Egypt: the oldest skull fragment of a higher primate. Amer. Mus. Novitates **1976**, 1—16.
- (1963): A critical reappraisal of tertiary primates. In: Evolutionary and genetic biology of primates (ed.: Buettner-Janusch), vol. I, 65—129, London.
- (1964): The early relatives of man. Scientific American (reprint), 1—14, San Francisco.
- (1967): The earliest apes. Scientific American **217**, 28—35.
- (1968): Some fallacies in the study of hominid phylogeny. In: Perspectives on human evolution, vol. I, (eds.: Washburn and Jay), 18—40, New York.
- SIMONS, E. L., and PILBEAM, D. R. (1965): Preliminary revision of Dryopithecinae (Pongidae, Anthropoidea). Folia primat. **3**, 1—70.
- SIMPSON, G. G. (1961): Principles of animal taxonomy. 247 S., New York.
- (1962): Primate taxonomy and recent studies of nonhuman primates. Ann. New York Acad. Sciences **102**, 497—513.
- (1965): The geography of evolution. Collected essays. 249 S., Philadelphia.
- SINGER, R. (1962): *Simopithecus* from Hopefield, South Africa. Bibliotheca primat. **1**, 43—70.
- STARCK, D. (1965): Die Neencephalisation (Die Evolution zum Menschenhirn). In: Menschliche Abstammungslehre (ed.: Heberer), 103—144, Stuttgart.
- TAPPEN, N. C. (1960): Problems of distribution and adaptation of the african monkeys. Current Anthropol. **1**, 91—120.
- THENIUS, E. (1957): Zur Phylogenie der Feliden (Carnivora, Mamm.). Z. zool. Syst. Evolutionsforschung **5**, 129—143.
- ULLRICH, W. (1961): Zur Biologie und Soziologie der Colobusaffen (*Colobus guereza caudatus* THOMAS 1885). Der Zool. Garten, **25**, 305—268.
- VAN ZINDEREN BAKKER, E. M. (1967): Upper Pleistocene and Holocene stratigraphy and ecology on the basis of vegetation changes in sub-saharan Africa. In: Background to evolution in Afrika (eds.: Bishop and Clark), 125—147, Chicago.
- VERHEYEN, W. N.: Contribution à la craniologie comparée des primates. Les genres Colobus ILLIGER 1811 et Cercopithecus LINNE 1758. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren **105**, 1—255, (1962).
- VOGEL, C. (1966): Morphologische Studien am Gesichtsschädel catarrhiner Primaten. Bibliotheca primat. **4**, 1—226, Basel.
- WAGNER, G. (1960): Einführung in die Erd- und Landschaftsgeschichte. (3. Aufl.), Öhringen.
- WELSCH, U. (1967): Die Altersveränderungen des Primatengebisses. Morph. Jahrb. **110**, 1—188.
- WHITWORTH, T. (1958): Miocene ruminants of East Africa. Fossil Mammals of Africa **15**, 1—50, London.
- WICKLER, W. (1967): Socio-sexual signals and their intra-specific imitation among primates. In: Primate Ethology (ed.: Morris) 69—147, London.

ZAPFE, H. (1960): Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March. Schweiz. Palaeont. Abh. 78, 1—293.

Anschrift des Verfassers: Dr. WOLFGANG MAIER, Dr. Senckenbergische Anatomie, 6 Frankfurt, Ludwig-Rehn-Str. 14

Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868

VON DIETER KRUSKA¹

Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover

Direktor: Prof. Dr. M. Röhrs

Eingang des Ms. 20. 3. 1970

I. Einleitung

Die Ordnung Artiodactyla Owen, 1848 stellt phylogenetisch und systematisch eine weitgehend einheitliche Gruppe dar, deren Vertreter durch charakteristischen Fußbau anatomisch gekennzeichnet sind. Ihre Formenfülle ist vom Eozän bis heute belegt (THENIUS und HOFER 1960). Gebiß- und Organbesonderheiten der Paarhuferpezies haben früher zu einer systematischen Zweiteilung in primitivere, nichtwiederkäuende und abgeleitete, wiederkäuende Formengruppen geführt, die heute nicht mehr als gültig angesehen wird. Durch Fossilfunde und vergleichende Anatomie ist belegt, daß die Fähigkeit des Wiederkäuens innerhalb der zweiten Formengruppe mindestens zweimal unabhängig voneinander entstand. So gilt heute eine systematische Zusammenfassung sämtlicher Paarhuferarten in die drei Unterordnungen: Nonruminantia Scopoli, 1777 — Tylopoda Illiger, 1811 — Ruminantia Scopoli, 1777.

Unterschiede in phylogenetischem Alter, Biotop, Lebensweise, Ernährung, Verhalten, etc. haben dazu geführt, daß bei den rezenten Vertretern auch innerhalb kleinerer systematischer Einheiten konservative Formen abgeleiteteren gegenüberstehen. Evolution und Spezialisierung spiegeln sich im Zentralnervensystem wider (STARCK 1962). Deshalb ist eine Untersuchung von Paarhufergehirnen interessant. Vergleiche von Gewicht, äußerer Form und Cytoarchitektonik der Gehirne und die kritische Bewertung von Merkmalsbesonderheiten können unterschiedliche Evolutionshöhen und verschiedene Spezialisierungen der Hirnträger erhellen. Progression ist durch eine stärkere Entfaltung höherer neuronaler Koordinations- und Assoziationszentren, Spezialisierung durch die spezifischer Funktionssysteme gekennzeichnet. Beide haben eine Vergrößerung des Gehirns, also eine Gewichtszunahme zur Folge. Die Hirngröße ist aber darüber hinaus auch durch die Körpergröße der Tiere bedingt, so daß ein direkter Hirngewichtvergleich unterschiedlich großer Arten miteinander keine schlüssigen Aussagen zuläßt. Mit Hilfe der allometrischen Methode kann die Körpergröße als hirngrößenbedingender Faktor ausgeschlossen werden (vgl. RÖHRS 1966, u. a.). Vergleiche der Hirngrößen nach den ermittelten interspezifischen Beziehungen geben Auskunft über den Grad der Evolution, der Spezialisierung, oder der Summe aus beiden. Dabei wird durch den Grö-

¹ Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Maier Wolfgang

Artikel/Article: [Neue Ergebnisse der Systematik und der Stammesgeschichte der Cercopithecoidea 193-214](#)