

10. Unpaarhufer (Perissodactyla).

Die Unpaarhufer haben im Gegensatz zu den Paarhufern, die sich mit den Wiederkäuern noch gegenwärtig in voller Evolution befinden, ihre stammesgeschichtliche Blütezeit längst hinter sich. Es ist eine im Erlöschen begriffene Säugetiergruppe, worauf auch das meist disjunkte Verbreitungsbild hinweist. Fußbau (3. Zehe verstärkt) und sonstige anatomische Gemeinsamkeiten sowie die Fossilfunde lassen erkennen, daß die Perissodactyla eine stammesgeschichtliche Einheit bilden, deren Herkunft von phenacodontiden Urhuftieren gesichert ist. Damit ist wohl wie bei den Paarhufern die Ableitung von Condylarthren belegt, doch sind die paleozänen Stammgruppen (Phenacodontiden für die Unpaarhufer, Mesonychiden für die Paarhufer) wesentlich voneinander verschieden, so daß die gemeinsame Wurzelgruppe unter Oberkreide-Condylarthren gesucht werden muß. Da die Condylarthra auch die Stammgruppe anderer Säugetierordnungen bilden (z. B. Tubulidentata, Cetacea), ist zum Ausdruck gebracht, daß die Huftiere (Artio- und Perissodactyla) keine echte phyletische Einheit bilden (S. 232).

Über die Großgliederung der Perissodactyla besteht im wesentlichen Einhelligkeit. Sie ist jedoch nur unter Berücksichtigung der Fossilformen durchführbar, da die rezenten Arten nur letzte Überlebende einer im Tertiär formenreich entwickelten und fast weltweit verbreiteten Säugetierordnung darstellen. Dies geht auch aus der Zahl der ausgestorbenen Familien (mindestens 10) gegenüber den drei rezenten (Tapiridae, Rhinocerotidae und Equidae) hervor, unter denen die Einhufer etwas isoliert stehen. Die ausgestorbenen Chalicotherien bilden als aberrante und mit Hufkrallen versehene Perissodactyla einen eigenen Stamm, der eine Abtrennung als Unterordnung (Ancylopoda) erforderlich macht und für eine frühzeitige Abspaltung spricht. Unter den übrigen Unpaarhufern lassen sich die Ceratomorpha (Tapiroidea und Rhinoceroidea) und die Hippomorpha (Equoidea und Bronthoeroidas) unterscheiden (Abb. 104). Nach den Fossilfunden erfolgte die eigentliche Radiation der Unpaarhufer im älteren und mittleren Eozän. Im jüngeren Eozän setzt bereits die Radiation der Paarhufer ein, so daß am Ende des Oligozäns nur mehr Angehörige von vier Familien von Perissodactylen existieren. Im Jungtertiär spielten nur mehr die Rhinocerotiden und Equiden eine größere Rolle.

Die geologisch ältesten Perissodactyla sind mit *Hyracotherium* aus dem Alt-Eozän Nordamerikas und Europas bekannt. Von ältesteoazänen *Hyracotherium*-Arten lassen sich sämtliche Perissodactyla außer den Chalicotherien ableiten, die mit *Palaeomoropus* aus gleichaltrigen Ablagerungen nachgewiesen sind. Die Hyracotherien unterscheiden sich nur durch das höhere Evolutionsniveau von mittelpaleozänen Phenacodontiden (*Tetraclaenodon*), deren fünfzehige Gliedmaßen wesentlich plumper waren und deren Molaren noch nicht das zum lophoselenodonten Typ tendierende Muster erkennen lassen. Bei *Hyracotherium* sind die wesentlich schlankeren Gliedmaßen vorne vier- und hinten dreizehig, und die Molaren lassen das für die Perissodactyla kennzeichnende Grundmuster bereits erkennen, Unterschiede, die einerseits mit einer laufenden Fortbewegungsweise, andererseits mit den auch horizontalen Kiefebewegungen in Zusammenhang stehen. Bisher fehlen allerdings die jungpaleozänen Zwischenglieder zwischen *Tetraclaenodon* und *Hyracotherium*.

Unter den Perissodactyla bilden die Tapirartigen (Tapiroidea) die Primitivgruppe. Die rezenten Tapire (Fam. Tapiridae) sind gewissermaßen auf einem miozänen Evolutionsniveau verharret und bewahrten als Urwaldbewohner zahlreiche Konservativmerkmale (z. B. Ausbildung des Gehirns, vierzehige Hand mit einem rudimentären 1. Mittelhandknochen, dreizehiger Fuß, niedrigkroniges Backengebiß). Den erstmalig aus dem älteren Eozän (Graybullian) der USA nachgewiesenen Tapiroidea (*Homogalax*, Fam. Isectolo-

T HÉNINI, Erich

1922 Grundzüge der Verteilungsgeschichte der Säugetiere.

Eine historische Tiergeographie. Pp. i-v, 1-346.

Jena, Gustav Fischer.

phidae) fehlen zwar die für die rezenten Tapire charakteristischen Merkmale (Rüssel, Nasenincisur, Differenzierung des Vordergebisses), doch zeigt das Backengebiß den „trend“ zur tapiroiden Ausbildung. Neuerdings auch aus gleichaltrigen Schichten Ostasiens nachgewiesene *Homogalax*-Arten machen den asiatischen Ursprung der Tapiroidea wahrscheinlich. Von eozänen Isectolophiden lassen sich die übrigen Tapiroidea ableiten, die durch die Helaletidae (einschließlich [?] Hyrachyidae)¹⁾ aus Nordamerika und Europa, durch die Deperetellidae und Lophialetidae aus Asien und die Lophiodontidae aus dem europäischen Alttertiär bekannt sind (Abb. 105). Sie dokumentieren die eozäne Radiation der Tapiroidea. Während bei den Helaletiden (*Heptodon* – Alt-Eozän; *Helaletes* – Mittel-Eozän, *Colodon* – Jung-Eozän bis Mittel-Oligozän), Deperetelliden und Lophialetiden eine Vergrößerung des Naseneinschnittes auf eine beginnende Rüsselbildung – zumindest bei den geologisch jüngeren Arten – hinweist, bleiben die bis nashorngroßen Lophiodontiden (*Lophiodon rhinoceroideus*) konservativ. In der Ausbildung der Gliedmaßen zeigen die Helaletiden als Laufformen den „trend“ zur Monodactylie (z. B. *Colodon*), ohne sie jedoch zu erreichen.

Die erst im Oligozän mit *Protapirus* in Nordamerika und Europa erscheinenden Tapiridae verhalten sich allerdings in dieser Hinsicht konservativ, in der Vergrößerung der Nasenincisur und der Molarisierung der Prämolaren fortschrittlich. Die Tapiriden lassen sich von primitiven Helaletiden ableiten. In Nordamerika erscheint mit *Miotapirus* im Alt-Miozän ein Tapir, dessen Evolutionsniveau nur wenig von dem der rezenten Tapire verschieden ist. Zumindest im Miozän erfolgte die Trennung der altweltlichen und der neuweltlichen Tapire, doch scheint es auch noch im Pliozän zu einer Einwanderung nordamerikanischer Tapire in Eurasien gekommen zu sein. Überraschend ist, daß die Tapire, die auch im Miozän in Europa heimisch waren, anscheinend nie das afrikanische Festland erreicht haben, obwohl damals die ökologischen Voraussetzungen durchaus gegeben waren, wie etwa das Vorkommen von Zwerghirschen, Pongiden und Hylobatiden in Afrika und Eurasien vermuten läßt. In Europa verschwinden die Tapire im Ältestquartär (*Tapirus arvensis*). In Asien waren Tapire noch während des Pleistozäns viel weiter verbreitet (*Tapirus „sinensis“* = *T. indicus* aus Ostasien) und auch durch Großformen (*T. [Megatapirus] augustus*) vertreten (Ost- und Südostasien). Die lang zurückliegende Trennung der *indicus*- und *terrestris*-Gruppe und die morphologischen Unterschiede lassen jedenfalls eine generische Abtrennung notwendig erscheinen, weshalb der Schabrackentapir als *Acrocodia indicus* zu bezeichnen ist.

Die neuweltlichen Tapire waren als wohl bodenständige Elemente noch im Pleistozän im südlichen Nordamerika heimisch und sind erst während dieser Zeit von Zentral- nach Südamerika gelangt. Die Tapire des nordamerikanischen Pleistozäns lassen sich sämtlich dem neuweltlichen Formenkreis zuordnen und stehen einerseits der *T. terrestris-pinchaque* (= „*roulini*“-)Gruppe (*Tapirus veroensis*, *T. excelsus*), andererseits dem *bairdii*-Stamm (*T. californicus*) näher. Die gegenwärtige disjunkte Verbreitung der Tapire ist also nicht nur rein klimatisch bedingt, sondern entspricht auch einer bereits im Jungtertiär erfolgten morphologischen Differenzierung. Südamerika wurde erst im Quartär besiedelt.

Ähnlich wie die Tapire unter den Tapiroidea sind die Nashörner die letzten Überlebenden einer im Tertiär über ganz Eurasien, Afrika und Nordamerika verbreiteten Huftier-

¹⁾ Nach RADINSKY sind die bisher meist als primitive Rhinoceroidea klassifizierten alttertiären Hyrachyiden nicht von den Helaletiden, also primitiven Tapiroidea, zu trennen, doch kann die Ähnlichkeit auch durch gemeinsame Primitivmerkmale und Parallelentwicklung bedingt sein.

Die Rhinocerotoida erscheinen erstmalig im Mittel-Eozän (*Hyracodon*) Nordamerikas. Sie lassen sich von primitiven Isectolophiden (*Homogalax*) ableiten. Fließende Übergänge zwischen primitiven Tapiroidea und Rhinocerotoida machen nicht nur die unterschiedliche Zuordnung der *Hyrachyidae* aus dem Eozän verständlich (S. 269), sondern bestätigen zugleich die wurzelnahen Beziehungen zwischen Tapiren und Nashörnern.

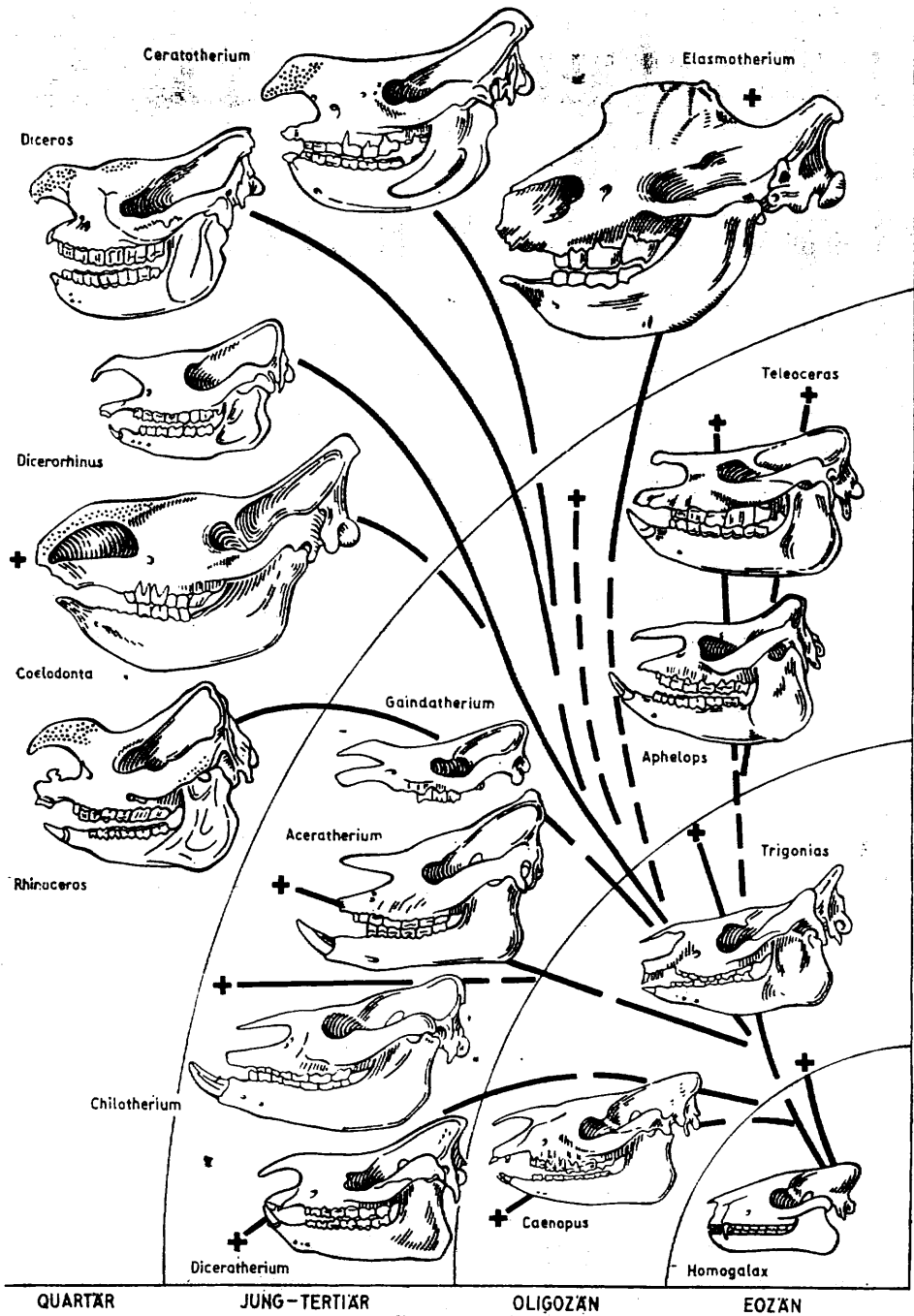
Die Rhinocerotidae treten erstmalig im Alt-Oligozän Nordamerikas und Europas mit den primitiven hornlosen Caenopinen (*Trigonias*, *Caenopus*) mit fast vollständigem Gebiß, das jedoch bereits die für die Nashörner typische Reduktion der Vorderzähne bis auf die zunehmend vergrößerten $\frac{1}{2}$ zeigt, auf. Auch den zumeist schlankbeinigen Aceratherien, die aus Eurasien (*Aceratherium*, *Plesiaceratherium*, *Chilotherium*) und Afrika („*Turkana-therium*“) bekannt sind, fehlen richtige Hörner. Nur bei den jüngsten Arten (z. B. *Aceratherium incisivum*) sind leichte Ansätze eines Stirnhornes zu bemerken. Mit *Dicerorhinus* (= *Didemocerus*) tritt im Jung-Oligozän Europas erstmalig der Stamm der Halbpanzernashörner (*Dicerorhinae*) auf, der gegenwärtig mit dem Sumatranashorn (*D. sumatrensis*) in Südostasien heimisch ist. *Dicerorhinus*-Arten waren im Jungtertiär in Eurasien und Afrika verbreitet. Aus ihnen haben sich auch die jungeszeitlichen Kältesteppenformen entwickelt. (*Coelodonta antiquitatis*), die als Grasfresser manche Gemeinsamkeiten mit dem afrikanischen Breitmaulnashorn (*Ceratotherium simum*) erkennen lassen, ohne daß diese auf direkten verwandtschaftlichen Beziehungen beruhen. Es sind reine Parallelerscheinungen (Abb. 106).

Im Miozän erscheinen auch die Panzernashörner (Rhinocerotinae) mit *Gaioadatherium* in Südasien, der Stammform der plio-pleistozänen und rezenten *Rhinoceros*-Arten. *Gaioadatherium* läßt sich von alttertiären primitiven Rhinocerotiden (*Caenopinae*) ableiten. Im Pleistozän waren Panzernashörner in ganz Süd- und Ostasien heimisch (*Rhinoceros sivalensis* und *sinensis*). Sie waren auch noch in prähistorischer Zeit viel weiter verbreitet als gegenwärtig. Aus mio-pliozänen Grenzschichten Ostafrikas sind auch die ersten Angehörigen der *Diceros*-Gruppe bekannt (*Paradiceros*), ohne daß ihre Herkunft geklärt ist. Möglicherweise bilden primitive afrikanische *Dicerorhinae* die Ahnenformen. Im Alt-Pliozän waren *Diceros*-Arten als Angehörige der Hipparionfauna von Mitteleuropa bis nach Vorderasien verbreitet (Abb. 107). Ihr unvermitteltes Erscheinen in Eurasien und der Nachweis von *Paradiceros* in Ostafrika spricht für die afrikanische Entstehung. Gegenwärtig sind die *Dicerinae* mit *Diceros bicornis* und *Ceratotherium simum* auf Afrika beschränkt. Die heutige disjunkte Verbreitung (Sudan-Uganda und Zululand) des Breitmaulnashorns wird durch das einst kontinuierliche Verbreitungsareal, das auch Nordafrika einschloß, verständlich. *Ceratotherium* ist ein spezialisierter Angehöriger der *Dicerinae*, der sich über „*Serengeticeros*“ *efficax* des Villafranchiums aus pliozänen *Diceros*-Formen entwickelt hat.

Von den übrigen ausgestorbenen Rhinocerotiden sind nur die eurasiatischen *Elasmotheriinae* mit *Sinootherium* (Pliozän) und *Elasmotherium* (Pleistozän) erwähnt. Letztere waren riesige Steppenformen mit einem mächtigen Stirnhorn und mit wurzellosen Backenzähnen aus stark gefältem Schmelz.

Abb. siehe Seite 273

Abb. 106. Die Evolution der „Nashörner“ (*Rhinocerotidae*; Schädel). Die hornlosen und mit fast vollständigem Vordergebiß versehenen Ausgangsformen lassen sich auf gemeinsame Ahnenformen mit den Tapiren (*Homogalax*) zurückführen. Größenzunahme, Ausbildung von Nasen- bzw. Stirnhörnern und vollständige Rückbildung des Vordergebisses unabhängig voneinander beim eiszeitlichen Wollnashorn (*Coelodonta*), bei *Elasmotherium* und bei den rezenten Doppelnashörnern (*Diceros* = Spitzmaulnashorn und *Ceratotherium* = Breitmaulnashorn) feststellbar.



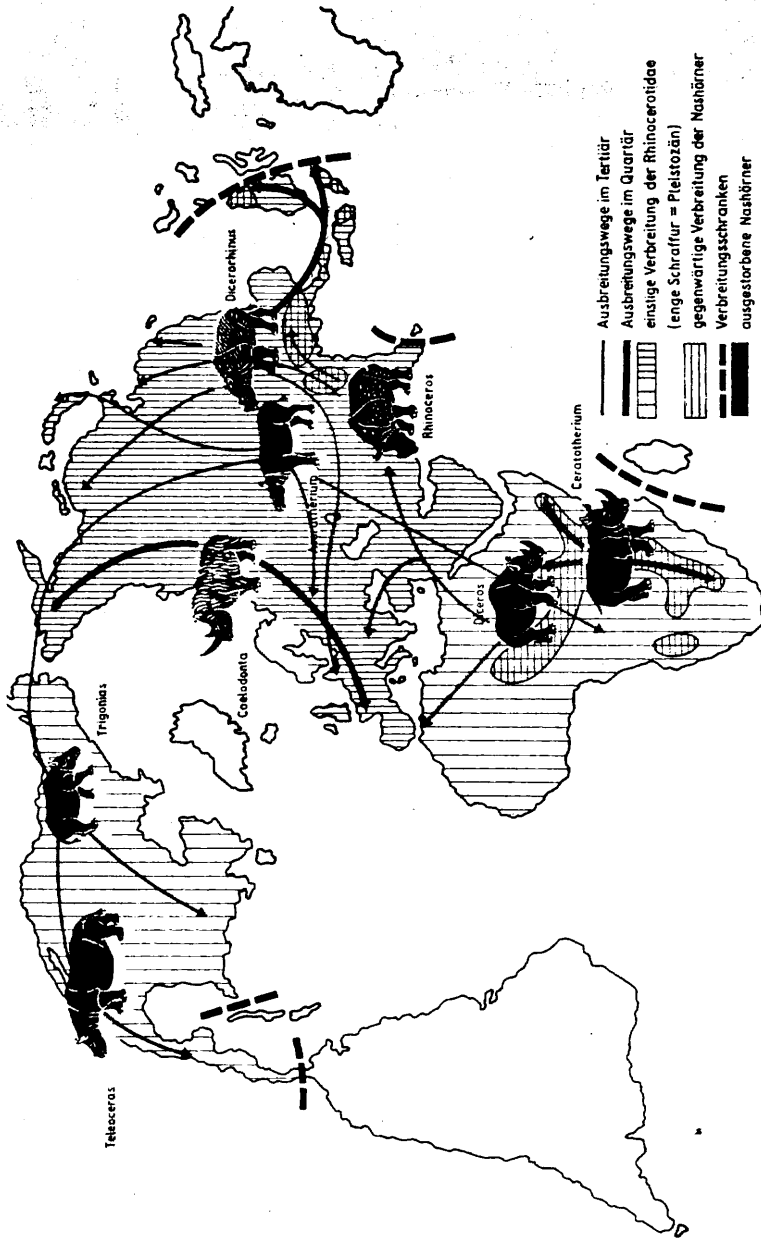


Abb. 107. Das einstige und gegenwärtige Verbreitungsbild der Nashörner (Rhinocerotidae) und seine Entstehung, Urheimat in Asien, Ausbreitung im Tertiär bis nach Europa, Afrika und Nordamerika. Seit maximaler Verbreitung im Neogen ständiger Rückgang. Die gegenwärtigen Verbreitungsgebiete sind ausgesprochene disjunkte Reliktareale. In Südosasien sind die Nashörner nahezu ausgerottet. Enge senkrechte Schraffur = Pleistozän

