

**Zeitschrift:** Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

**Herausgeber:** Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

**Band:** 93 (1910)

**Artikel:** Ueber die Säugetiere der schweizerischen Bohnerzformation

**Autor:** Stehlin, H.G.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-90187>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 18.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Ueber die Säugetiere der schweizerischen Bohnerzformation.<sup>1)</sup>

Von

Dr. *H. G. Stehlin* in Basel.

---

## Hochansehnliche Versammlung!

Die mit sogenanntem Bohnerz erfüllten Spalten und Taschen des schweizerischen Juragebirges enthalten, wie Sie wissen, an einigen Stellen Ansammlungen von Fossilien, welche uns wertvolle Aufschlüsse über die Säugetierbevölkerung Europas während eines Teiles der älteren Tertiärzeit geben.

Der Erhaltungszustand, in welchem diese Fundstellen die Säugetierreste überliefern, ist in mehr als einer Hinsicht kein günstiger. Fernerstehenden könnte er sogar als hoffnungslos erscheinen. Denken Sie sich die sämtlichen — in der Regel 72 — Ersatz- und Milchzähne von siebzig verschiedenen Arten mit einer Anzahl Fragmenten von Kiefern, Langknochen, Wirbeln etc. tüchtig durcheinander geschüttelt, so können Sie sich einen ungefähren Begriff von der Aufgabe machen, vor die sich der Paläontologe gestellt sieht, welcher beispielsweise die Sichtung der Ausbeute vom Fundort Egerkingen unternimmt.

Bei näherem Zusehen gestaltet sich die Sache freilich aus verschiedenen Gründen bedeutend weniger unerfreulich,

---

<sup>1)</sup> Der Vortrag war von Projektionen begleitet. Für die nähere Begründung der vertretenen Ansichten verweise ich auf die Arbeit: H. G. Stehlin, Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Abhandlungen der Schw. pal. Ges. 1903 ff.



als es auf den ersten Blick scheinen möchte. Die meisten Schwierigkeiten sind derart, dass sie durch geduldiges Vergleichen und Kombinieren überwunden werden können. Die Gebisse insbesondere haben ihren sehr bestimmten Strukturstil, der sich durch beharrliche Bemühung ergründen lässt. Immerhin hat der Bearbeiter derartiger Dokumente viele Mühe aufzuwenden, bis er nur an dem Punkte angelangt ist, wo das Studium eines minder zerstückelten Materiales einsetzen könnte.

Ich darf nach dieser Vorbemerkung wohl darauf verzichten, Ihnen näher auseinanderzusetzen, wie ich dazu gekommen bin, diese Bohnerzfossilien in ihrem ganzen Umfange einer Neubearbeitung zu unterziehen, nachdem sich doch schon von den fünfziger Jahren an eine Reihe von Forschern, insbesondere *François Jules Pictet* und mein verehrter Lehrer *Ludwig Rütimeyer*, sehr einlässlich mit denselben beschäftigt hatten. Sie werden es auch ohne weiteres begreiflich finden, dass schliesslich nahezu die Gesamtheit der in den Sammlungen liegenden Dokumente von den gleichzeitigen Fundorten des übrigen Europas mit in den Bereich der Untersuchung gezogen werden musste. —

Das nächste und zugleich am schwierigsten zu erreichende Ziel der Arbeit war eine einwandfreie Umgrenzung der zahlreichen Arten. Gerade mit dieser Seite meines Gegenstandes kann ich Sie nun aber im Rahmen eines einzigen Vortrages und ohne ein sehr umfangreiches Anschauungsmaterial unmöglich bekannt machen. Ich muss mich vielmehr darauf beschränken, Ihnen in kurzem Rundgang einige der chronologischen, stammesgeschichtlichen und tiergeographischen Folgerungen vorzuführen, die gewissermassen auf der Hand lagen, sobald die systematische Grundlage geschaffen war.

---

Wir fassen am besten zunächst die *chronologische* Seite des Gegenstandes ins Auge.

Das Bohnerzgebilde — nach der heute verbreitetsten Ansicht eine Terra rossa, die während einer Festlandperiode unter dem Einfluss der Atmosphärien auf Kosten älterer Sedimente entstanden ist — hat überall das lokal jüngste Glied der mesozoischen Schichtenserie zum Liegenden, wird dagegen von der Molasse, wo diese noch erhalten ist, überlagert. Die geologische Beobachtung lehrt uns in Beziehung auf das Alter der Bohnerzsäugetiere also nur so viel, dass sie im Waadtländer Jura jünger als Kreide, im Berner und Solothurner Jura jünger als oberer Malm, andererseits überall älter als die oligocäne Molasse sind. Zu einer *genaueren* chronologischen Rubrizierung derselben können wir nur dadurch gelangen, dass wir sie in den stratigraphisch besser fixierten Sedimenten anderer Gegenden wieder aufzufinden trachten.

Zur Zeit als *Pictet* und *Rütimeyer* ihre ersten Arbeiten veröffentlichten, unterschied man innerhalb der Eocänperiode drei sukzessive Säugetierfaunen; eine älteste, die nach ihrer hervorragendsten Tiergestalt als „Coryphodonta“ bezeichnet wurde; eine mittlere, im Pariserbecken den sogenannten Grobkalk charakterisierende, die „Lophiodonta“; und eine jüngste, die durch *Cuvier* berühmt gewordene „Paläotherienfauna“ des Gipses von Montmartre. Auf Grund der Anhaltspunkte, welche damals vorlagen, schlossen die beiden genannten Forscher, dass die Säugetiere des Bohnerzgebildes teils der Zeit des Pariser Grobkalkes, also dem *mittleren* Eocän, teils derjenigen des Pariser Gipses, also dem *oberen* Eocän angehören; dass an gewissen Fundorten bloss die eine der beiden Faunen vertreten sei, in Obergösgen z. B. bloss diejenige des Gipses; dass in Egerkingen und am Mormont bei La Sarraz dagegen die beiden Elemente mit einander vermischt seien.

In seinen spätern Arbeiten hat dann zwar *Rütimeyer* von Egerkingen auch eine ganze Reihe *untereocäner* Säugetierformen signalisiert; er hat andererseits in seine definitive Tierliste dieses Fundortes auch *oligocäne* Arten aufge-

nommen; sein stratigraphisches Gesamtergebnis ging also schliesslich dahin, dass zu dem Formenvorrat des schweizerischen Bohnerzgebildes nicht nur alle die sukzessiven Phasen des Eocäns, sondern auch noch das Oligocän beigetragen habe.

Diese Auffassung hat sich nun aber als irrig herausgestellt. Wir kennen aus der ganzen schweizerischen Bohnerzformation keine einzige Säugetierform, für welche sich untereocänes, keine einzige, für die sich oligocänes Alter nachweisen liesse. Nicht ganz ausschliessen möchte ich die Möglichkeit, dass gewisse Rariora von Egerkingen, die bisher eben nur dort gefunden worden sind, der noch unvollständig bekannten Fauna des allerobersten Untereocäns angehören könnten. Mit dieser kleinen Einschränkung ist aber der chronologische Rahmen, in den sich die Bohnerzfauna als Ganzes einordnet, in der Tat so zu ziehen, wie *Pictet* und *Rütimeyer* in den sechziger Jahren angenommen haben. Wir haben es mit Tieren des mittlern und obern Eocäns zu tun.

Im einzelnen können freilich die damals gezogenen Schlüsse heute nicht mehr befriedigen.

Im Pariser Becken, wo wir seit *Brongniarts* Zeiten die Grundzüge für die Klassifikation der Eocänhorizonte zu holen gewohnt sind, wird der obere Grobkalk, der die „Lophiodonfauna“ der alten Autoren enthält, durch eine ganze Serie von Schichten von den obern Massen des Gipses, welche die Cuvier'sche Paläotherienfauna führen, getrennt (siehe nebenstehende Tabelle). Dieser Komplex hat bis zur Stunde nur sehr spärliche Säugetierreste geliefert. Wir müssen uns im französischen Süden umsehen, um zu erfahren, wie die Säugetierfauna während dieser Zwischenzeit beschaffen war.

Dort sind in der Gegend von Castres schon vor längerer Zeit Fundstellen signalisiert worden, an welchen Lophiodonten und Paläotherien neben einander vorkommen, und dieses Mischcharakters ihrer Fauna wegen sind dieselben

auch sofort als intermediär zwischen Grobkalk und Gips betrachtet worden. Die Assoziation der zwei Genera kann freilich heute nicht mehr als wesentliches Charakteristikum dieser Fauna der Castraissande gelten, denn wir wissen jetzt, dass die Paläotherien auch schon zur Zeit des Grobkalkes in Europa reichlich vertreten waren. Ihren besondern Stempel erhält diese Fauna — wie die neuern Untersuchungen gelehrt haben — vielmehr dadurch, dass die Arten, welche ihr angehören, sich von ihren Verwandten im Niveau des Grobkalkes durch ihren fortgeschrittenern Evolutionsgrad unterscheiden.

Auch diese Castraisfauna ist aber noch nicht die unmittelbare Vorläuferin der Paläotherienfauna von Montmartre. Wir haben Anhaltspunkte, welche dafür sprechen, dass sie in der in unserer Tabelle angegebenen Schichtenfolge des Pariser Beckens, den sogenannten Sables moyens und dem Calcaire de St-Ouen entspricht. Ueber letzterem folgen dort aber zunächst die sterilen untern Massen der Gipsformation. In die hier noch offene Lücke ist ohne allen Zweifel eine — hauptsächlich durch Ausgrabungen von Herrn Prof. *Depéret* bekannt gewordene — Fauna von Saint-Hippolyte-de-Caton im Département du Gard einzureihen, welche entwicklungsgeschichtlich eine Mittelstellung zwischen den Faunen von Castres und von Montmartre einnimmt. Endlich kennen wir aus dem Süßwasserkalk von Argenton-sur-Creuse im Département de l'Indre eine sehr altertümliche Mitteleocänfauna, welche chronologisch offenbar dem säugetierlosen, weil rein marin entwickelten *untern* Teil des Pariser Grobkalkes entspricht.

Anstatt bloss zwei Faunen unterscheiden wir heute also innerhalb des Zeitraums vom Beginn des mittleren bis zum Ende des obern Eocäns deren fünf. Wir können dieselben — nach der unserer Tabelle zugrunde gelegten Klassifikation der Eocänstufen — von unten nach oben bezeichnen als Faunen des untern Lutétien, des obern Lutétien, des Bartonien, des untern Ludien und des obern Ludien.

		Horizonte im Pariserbecken	Säugetierfundstellen im stratifizierten Eocän	Säugetierfundstellen in Spalten etc.	Nordamerik. Äquivalente	
<div> <div>Ober-Eocän</div> <div>Mittel-Eocän</div> <div>Unter-Eocän</div> </div>	<i>Oligocän</i>			<div> <div>Mormont-Entre-roches</div> <div>Mormont-Eclépens</div> <div>Chamblon</div> </div> <div> <div>Ober-Gösgen</div> <div>Moutier</div> <div>Egerkingen</div> </div> <div>Phosphorite des Quercy</div>	<i>Oligocän</i>	<div> <div>Ober-Eocän</div> <div>Mittel-Eocän</div> <div>Unter-Eocän</div> </div>
	<i>Oberes Ludien</i>	Première et deuxième masses du Gypse	Montmartre, La Débruge, Rixheim, etc.		<i>True Uinta</i>	
	<i>Unteres Ludien</i>	Troisième et quatrième masses du Gypse	St-Hippolyte-de-Caton, Hordwell		<i>Lower Uinta</i>	
	<i>Bartonien</i>	Calcaire de St-Ouen, Sables moyens	Sables du Castrais, Robiac		<i>Upper Bridger</i>	
	<i>Oberes Lutétien</i>	Calcaire grossier supérieur	Jouy, Issel, La Livinière, Buchweiler		<i>Lower Bridger</i>	
	<i>Unteres Lutétien</i>	Calcaire grossier moyen et inférieur	Argenton, Les Echelles		<i>Windriver</i>	
	<i>Yprésien</i>	Sables de Cuis, Sables de Cuise	Environs d'Epernay, Cuis, Ay etc.		<i>Wasatch</i>	
	<i>Sparnacien</i>	Lignites du Soissonnais, Argile plastique de Meudon	Environs de Soissons, Meudon		<i>Wasatch</i>	
	<i>Thanetien</i>	Gravier de Cernay, Sables de Châlons s.V., Tuffeau de La Fère	Cernay-lez-Reims, La Fère		<i>Torrejon</i>	
	<i>Montien</i>	Marnes de Mons			<i>Puerco</i>	
	<i>Kreide</i>				<i>Kreide</i>	

Bei der Einreihung der Bohnerzfaunulae in diese Skala müssen wir hauptsächlich auf die unpaarfingerigen Huftiere abstellen, da die Fundorte des stratifizierten Eocäns bisher vorwiegend nur Angehörige dieser Gruppe geliefert haben. Glücklicherweise sind die Anhaltspunkte, welche sie uns bieten, sehr präzise. Es hat sich — wie Sie aus Kolonne 3 unserer Tabelle ersehen — ergeben, dass die Fauna von Obergösgen ausschliesslich dem obern Ludien, diejenige vom Chamblon bei Yverdon ausschliesslich dem obern Lutétien angehört. In Moutier finden sich Formen des Bartonien neben solchen des untern Ludien. In dem ausgedehnten Fundgebiet des Mormont sind Bartonien, unteres und oberes Ludien vertreten. Die Fauna von Egerkingen gehört ihrer Hauptsache nach dem obern Lutétien an; ein gewisser Prozentsatz der dortigen Formen ist aber etwas älter und muss dem untern Lutétien, zum Teil vielleicht, wie erwähnt, dem allerobersten Untereocän zugewiesen werden.

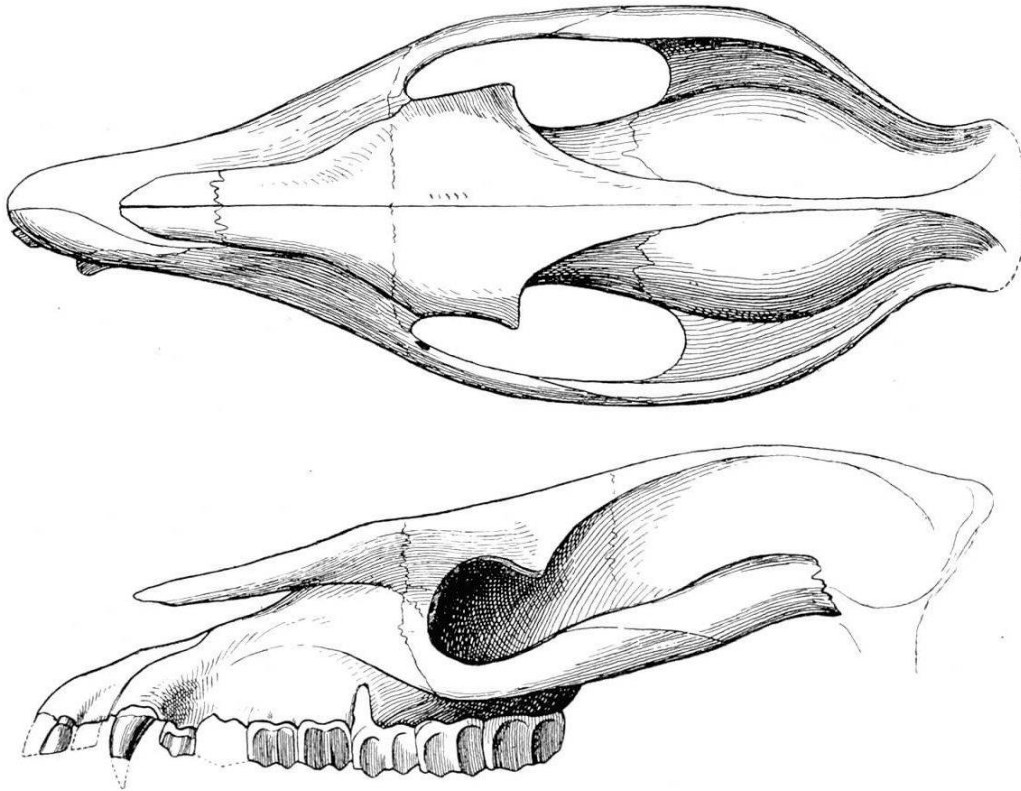
Dazu ist zu bemerken, dass in Egerkingen sowohl als am Mormont die Faunenelemente verschiedenen Alters auch fast durchweg an verschiedene Fundpunkte gebunden sind.

---

Werfen wir nun einen Blick auf den *allgemeinen Habitus* dieser Faunen, so ist vor allen Dingen daran zu erinnern, dass die eocänen Säugetiere vielfach beträchtlich kleiner sind als ihre lebenden Verwandten. Die Riesen unter den Unpaarhufern freilich erreichen die bedeutende Stärke des afrikanischen Nashorns, aber die meisten übrigen Vertreter dieser Gruppe variieren von den Dimensionen eines Schabrakentapirs bis etwa zu denjenigen eines Fuchses. Das kleinste mittel-eocäne Pferdchen war nicht grösser als der rezente Klippschliefer. Noch auffälliger ist die Erscheinung bei den paarfingerigen Huftieren, von denen nur wenige die Dimensionen eines Schafes erreichen oder übertreffen, während die kleinsten etwa Rattengrösse besitzen. Weniger von den uns aus der gegenwärtigen Schöpfung geläufigen Normen weichen im allgemeinen die Krallen-

träger ab, doch sind immerhin beispielsweise einige Halbäffchen zu erwähnen, welche nicht einmal die Dimensionen einer Zwergspitzmaus erreichten.

In den seltenen Fällen, in welchen wir die Gehirnkapsel dieser Tiere kennen, ist sie relativ kleiner als bei ihren rezenten Verwandten, dazu immer horizontal gestellt.



Figur 1. *Palaeotherium lauricense* Noulet, Schädel in Stirn- und Profilansicht. — Bartonien, Montespieu bei Lautrec (Tarn). —  $\frac{1}{2}$ . —

Durchlüftung des Schädeldaches spielt eine kleine Rolle, hornartige Auswüchse fehlen noch gänzlich.

Die Backenzahnkronen sind durchweg niedrig, bei einigen Huftieren so auffallend niedrig, dass *Rütimeyer* sie nicht unpassend mit Siegeln verglichen hat. Die Zahnformel, die bei vielen rezenten Huf- und Raubtieren so bedeutende Vereinfachungen erfahren hat, ist bei fast allen eocänen Vertretern dieser Gruppen noch die vollständige, sogenannte *eutherische*. Die Zahnreihen sind fast immer



geschlossen, die Lücken im vorderen Teil derselben, welche bei den rezenten Huftieren so verbreitet sind, treten erst ausnahmsweise auf und sind kleiner. Nur bei den Nagern ist das Gebiss in diesen Beziehungen schon ganz nach dem modernen Typus eingerichtet, sie haben auch schon die charakteristischen wurzellosen und permanent wachsenden Nagezähne.

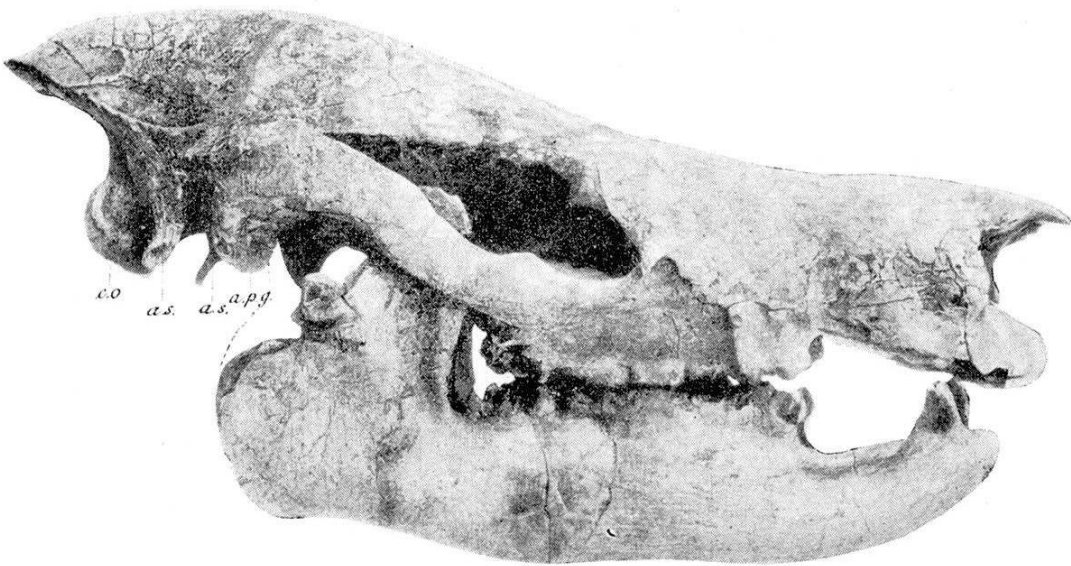
Ähnlich primitive Züge wie das Gebiss zeigt der Bau der Extremitäten. Den meisten Raubtieren fehlt z. B. noch die Verwachsung der als Scaphoïd und Lunare bezeichneten Elemente der Handwurzel, welche allen rezenten und jungtertiären Vertretern der Gruppe eigen ist. Die eocänen Verwandten der Pferde sind noch dreihzehig, am Vorderfuss zum Teil sogar wahrscheinlich noch vierzehig. Unter den Paarhufern werden sich vielleicht noch solche finden, die wenigstens vorne fünf Zehen haben. Andre Vertreter dieser Gruppe besitzen freilich schon im Eocän nur noch zwei funktionelle Zehen. Bei diesen ist aber das Fusswurzelgefüge anders eingerichtet als bei ihren rezenten Verwandten, auch fehlt ihnen die für die Wiederkäuer so charakteristische Verwachsung der beiden funktionellen Mittelfussknochen.

Während diese und andere Charakteristika der Eocänfauna schon seit längerer Zeit ermittelt sind, finden sich in der ältern einschlägigen Literatur nur verhältnismässig wenige und vage Feststellungen in Beziehung auf den genealogischen Zusammenhang der einzelnen Formen und den speziellern Verlauf der stammesgeschichtlichen Wandlungen. *Rütimeyer* insbesondere ist derartigen Fragen noch in seinen letzten Arbeiten mit grosser Zurückhaltung aus dem Wege gegangen. Bei der vielfachen Unsicherheit in der Umgrenzung der Arten sowohl als der stratigraphischen Horizonte, waren auch in der Tat damals die notwendigsten Voraussetzungen für solche Schlüsse noch nicht vorhanden. Auf diesem Felde blieb daher eine besonders reiche Ernte einzuheimsen und auf einige Ergebnisse dieser Ordnung



möchte ich auch hauptsächlich Ihre Aufmerksamkeit hinklenken.

Manchem von Ihnen wird vielleicht die Frage aufsteigen, wie man es denn überhaupt nur wagen könne, irgend welche präzisere Schlüsse in Beziehung auf den genealogischen Zusammenhang von Tieren zu ziehen, die in der Mehrzahl erst ihrem Gebisse nach bekannt sind. Es liegt mir umsomehr daran, mit einigen Worten auf dieselbe zu antworten, als gelegentlich die Möglichkeit, auf rein



Figur 2. *Lophiodon leptorhynchum* Filhol, Schädel (nach Depéret.)  
— Oberes Lutétien, La Livinière (Minervois) —  $\frac{1}{4}$ .

odontologischer Basis zu haltbaren stammesgeschichtlichen Ergebnissen zu gelangen, auch durch Paläontologen vom Fache in Frage gezogen worden ist.

Das Verfahren, nach dem wir die Aszendenz einer Tierform ermitteln, besteht ganz allgemein darin, dass wir zunächst diverse Möglichkeiten gelten lassen, dann aber auf Grund bestimmter Anhaltspunkte den Kreis derselben solange verengern, bis schliesslich eine einzige übrig bleibt.

Nun ist das Säugetiergebiss als Ganzes ein äusserst komplexes Gebilde, das uns in vielen Fällen so zahlreiche derartige Anhaltspunkte bietet, dass wir diesen Aus-

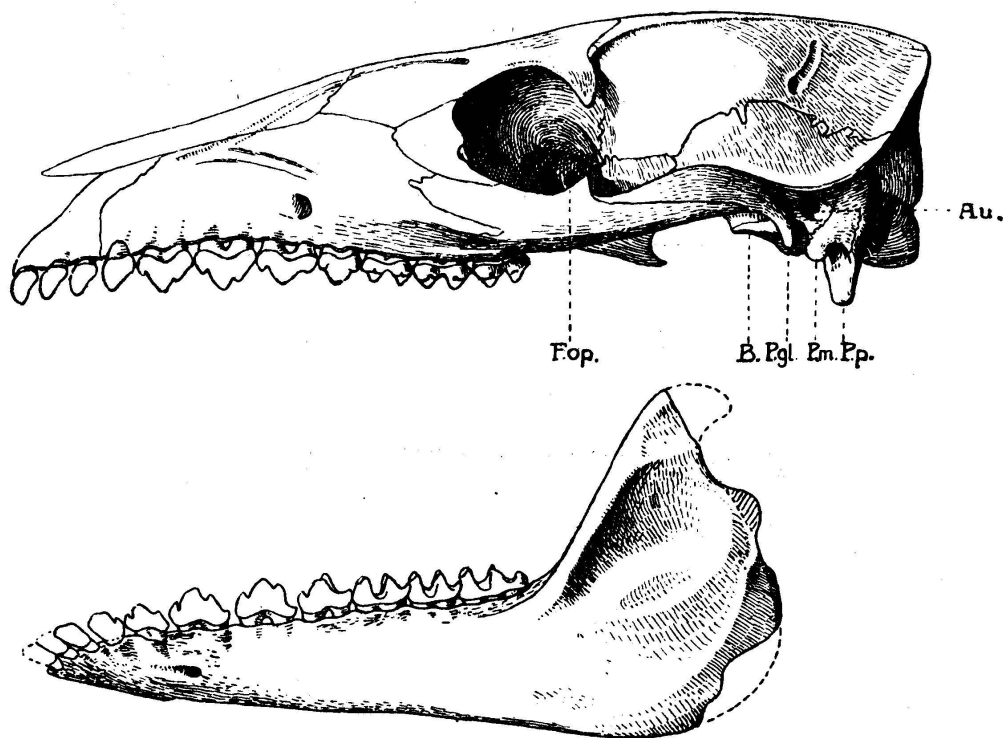
schliessungsprozess bis ans Ende, oder ganz nahe an das Ende heran durchführen können. Allerdings verhalten sich nicht alle Gruppen in dieser Beziehung gleich günstig. In derjenigen der Karnivoren z. B. spielt die parallele Differenzierung des Gebisses bei Stämmen verschiedenen Ursprungs eine so grosse Rolle, dass zuverlässige stammesgeschichtliche Schlüsse häufig erst dann formuliert werden können, wenn sich die Untersuchung auf andre Teile der Organisation ausdehnen lässt. Bei den Huftieren aber, welche in unsern Eocänfaunen so sehr vorwiegen und mit welchen ich im folgenden auch ausschliesslich zu exemplifizieren gedenke, spielen derartige Fehlerquellen eine viel untergeordnetere Rolle.

Die drei Molaren des Oberkiefers haben bei den eocänen Huftieren eine ganz andere Gestalt als ihre Antagonisten im Unterkiefer; von den obern und untern Prämolaren und Vorderzähnen hat oft jeder seine besondern Eigentümlichkeiten und dasselbe gilt von sämtlichen Zähnen des Milchgebisses. Jedes einzelne dieser zahlreichen Elemente pflegt an strukturellem Detail so viel oder mehr zu bieten als beispielsweise die Schneckenhäuser und Muschelschalen, mit welchen der Molluskenpaläontologe zu operieren gezwungen ist. Und jedes derselben hat im Laufe der Zeiten seine eigene Entwicklungsgeschichte gehabt. Indem wir nun die auf Grund *einer* Zahnsorte gewonnene Hypothese an einer Reihe anderer Zahnsorten kontrollieren können, sind wir in der Lage, unseren Schlüssen einen bedeutenden und auf paläontologischem Gebiete nicht ganz gewöhnlichen Grad von Sicherheit zu verleihen.

Doch ist ausdrücklich zu betonen, dass der Erfolg dieser Methode an zwei unerlässliche Vorbedingungen geknüpft ist.

Einmal müssen die Gebisse in einiger Vollständigkeit bekannt sein. Schlüsse, die sich bloss auf eine oder zwei Zahnsorten aufbauen, können unter Umständen sehr in die Irre führen.

Sodann muss die Dokumentation in chronologischer Hinsicht eine kontinuierliche sein. Wo wir bei unsern Spekulationen genötigt sind, grössere Zeiträume zu überspringen, kommt ein hypothetisches Element in die Rechnung, das die Zuverlässigkeit des Ergebnisses selbst dann gefährden kann, wenn die Tiere uns auch in osteologischer Hinsicht bekannt sind.

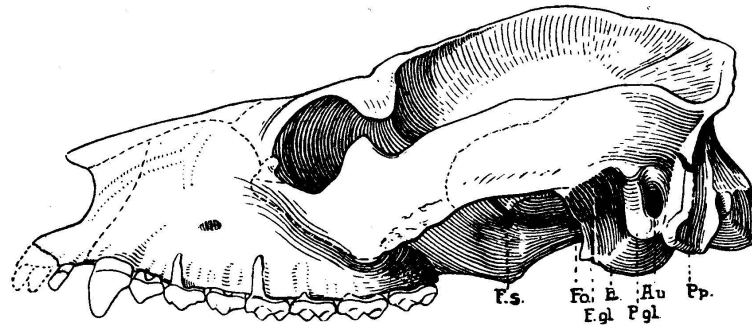


Figur 3. *Tapirus hyracinus* Gervais, Schädel. — Oberes Ludien, Phosphorit von Lamandine (Quercy). —  $\frac{2}{3}$ .

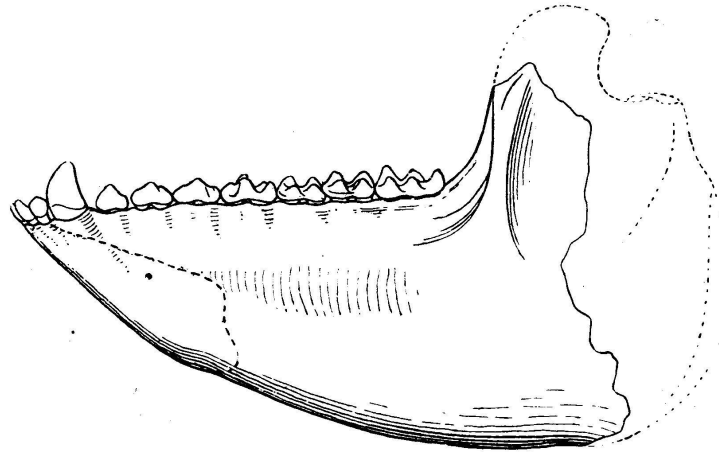
F. op. Foramen opticum. — B. Bulla ossea. — P. gl. Processus postglenoïdalis. — P. m. Processus mastoïdeus. — P. p. Processus paramastoïdeus. — Au. Ohröffnung.

Gerade in diesen beiden Beziehungen ist nun aber das Belegmaterial, das uns heute aus unserm mittleren und obern Eocän vorliegt, ein ungewöhnlich günstiges. Unsere Bohnerzfundorte haben, neben den eingangs hervorgehobenen Nachteilen, den grossen Vorzug, dass sie uns die Gebisse in bemerkenswerter Vollständigkeit überliefern. Andererseits haben wir es, wie Sie vorhin sahen, mit einer geschlossenen Serie fossilführender Horizonte zu tun.

Je grösser die Zeitspanne ist, durch die wir eine bestimmt gerichtete Entwicklung verfolgen können, desto bündiger können selbstverständlich unsere Schlüsse ausfallen.



a



b

*Figur 4 a. Mixtotherium cuspidatum* Filhol, var. *Bruni* St. Schäde in Profilansicht. Unteres Ludien?, Phosphorite des Quercy. —

F. s. Fissura sphenoidalis. — F. o. Foramen ovale. — F. gl. Fossa glenoidea. — B. Bulla ossea. — P. gl. Processus postglenoidalis.

— Au. Ohröffnung. — P. p. Processus paramastoideus.

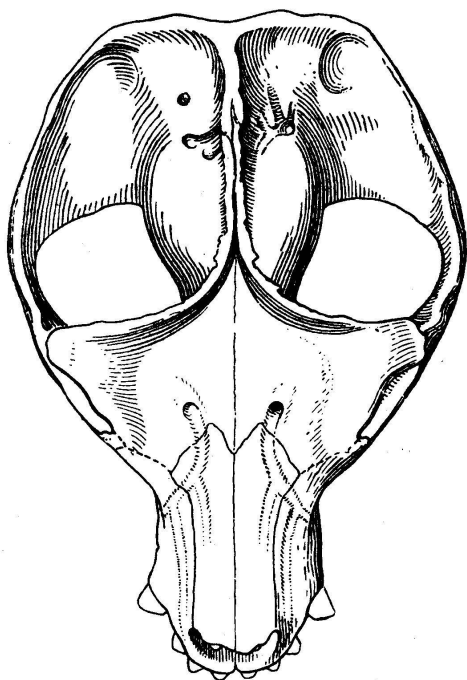
*Figur 4 b. Mixtotherium cuspidatum* Filhol, Mandibel. Oberes Ludien?, Phosphorite des Quercy. —  $\frac{1}{2}$ . —

Nach dieser Methode ist es gelungen, die meisten der im Bohnerzgebilde vorkommenden Säugetierformen in einen präzisen genealogischen Zusammenhang zu bringen, so dass die traditionellen *Arten*, welche durch bestimmte, zeitweilig mehr oder weniger fixierte Merkmale gekennzeichnet sind, sich nunmehr zu *Stammlinien* zusammenschliessen, deren

Charakteristikum in der bestimmten Richtung der ihnen innewohnenden Entwicklungstendenz liegt.

Einige wenige Beispiele solcher stammesgeschichtlicher Umwandlung möchte ich Ihnen im Bilde vorführen.

Nur um Ihnen wenigstens einen teilweisen Begriff von der äussern Erscheinung einiger dieser Eocäntiere zu geben, zeige ich Ihnen zunächst einige Schädelbilder.



Figur 5. *Mixtotherium cuspidatum* Filhol, Schädel in Stirnansicht.  
Gleiches Original wie Figur 4 a. —  $\frac{1}{2}$ . —

Dieses erste Bild (Figur 1) gibt den Schädel eines Pferdchens von Jagdhundgrösse wieder, des kleinsten bis jetzt bekannten Angehörigen des Genus Paläotherium, *Palaeotherium lautricense*. Wie Sie sehen, ist bei unverkennbarer physiognomischer Aehnlichkeit mit dem rezenten Verwandten, der Gesichtschädel kürzer. Die Zahnkronen sind noch relativ niedrig und im Zusammenhang damit ist die Zahnreihe weniger von der Augenhöhle weggerückt. Wahrscheinlich sahen sich alle diese Eocänpferde äusserlich sehr ähnlich.

Neben den pferdeartigen Unpaarhufern spielen die mehr erwähnten Lophiodonten, die sich mehr an die Tapire und Nashörner anschliessen, eine Hauptrolle. Figur 2 gibt einen Schädel von *L. leptorhynchum* wieder. Das Nasenrohr ist, wie Sie sehen, bis weit nach vorne geschlossen; Lophiodon hatte im Gegensatz zu Tapir keinen Rüssel. Andererseits hatte es im Gegensatz zu Rhinoceros auch kein Horn auf der Nase. Von beiden rezenten Verwandten unterscheidet es sich durch die an Raubtiere erinnernde Ausbildung der obern und untern Eckzähne. Der obere ist an dem hier wiedergegebenen Fundstück abgebrochen.

Die äussere Erscheinung der Paarhufer ist im ganzen mannigfaltiger als die der Unpaarhufer. Ich muss mich darauf beschränken, Ihnen zwei stark mit einander kontrastierende Schädelformen aus dieser Gruppe vorzuführen.

Figur 3 bezieht sich auf *Tapirulus hyracinus*, ein Tierchen von Fuchsgrösse, über dessen systematische Stellung, wie sein Name noch andeutet, lange Zeit Unklarheit geherrscht hat. Das feingeschnittene, längliche Schädelchen hat gar nichts Extravagantes an sich. Die Zahnreihe ist geschlossen und von den vordern Backenzähnen zu den Schneidezähnen findet, wie Sie beachten wollen, ein ganz allmählicher gestaltlicher Uebergang statt, ohne irgendwelche Hervorhebung des Eckzahnes. Es ist dies eine Einrichtung, die bei einer ganzen Reihe von Paarhuferstämmen der Eocänzeit wiederkehrt.

Figur 4 zeigt Ihnen eine ganz andre Physiognomie. Der Schädel rührt von *Mixtotherium cuspidatum*, einem etwas grössern Tiere her. Massive, weit vorspringende Jochbogen und ein hoher Sagittalkamm — die einem mächtigen Schläfenmuskel zum Ansatz gedient haben — setzen sich an eine auffällig kleine Gehirnkapsel. Die wenig geräumige Augenhöhle ist etwas nach vorn gerichtet, die Schnauze vergleichsweise kurz. Die Eckzähne sind nach Karnivorenart verstärkt. Ganz abenteuerlich ist die etwa an die rezenten Brüllaffen erinnernde Gestalt des Unterkiefers.

Figur 5 gibt denselben Schädel in Stirnansicht wieder.

Wir gehen nun zur Betrachtung einiger *stammesgeschichtlicher Wandlungen des Gebissgepräges* über.

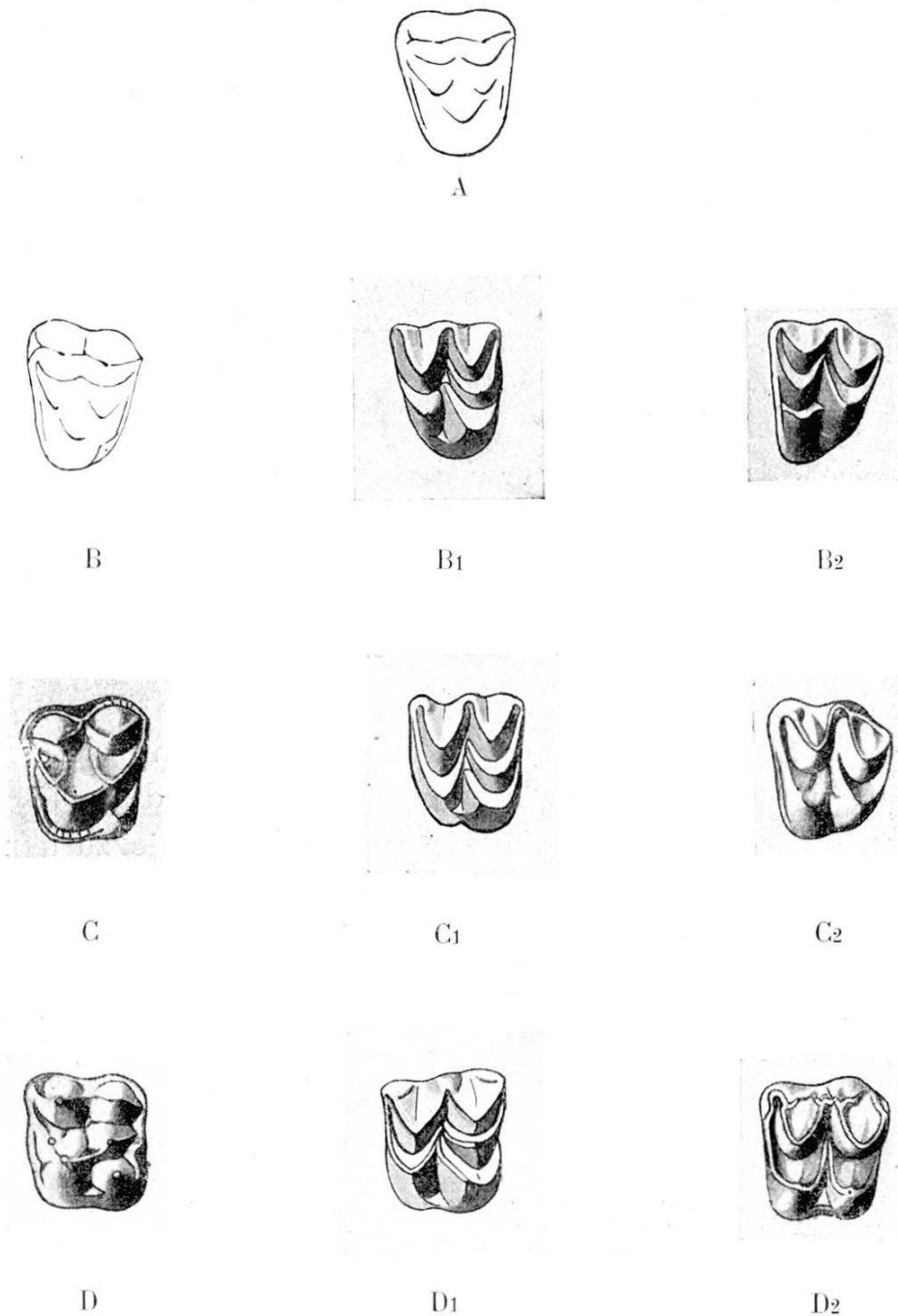
Die Zähne, die Sie in Figur 6 zusammengestellt sehen, sind vorletzte obere Backenzähne der linken Seite von verschiedenen Paarhufern.

Die Kronen der obern Backenzähne zeigen bei den Paarhufern des jüngern Tertiärs und schon des Obereocäns in der Regel vier ins Viereck gestellte Haupthügel, zwischen die sich dann, je nachdem, sei es in der Hinterhälfte, sei es in der Vorderhälfte, sei es in beiden, noch weitere etwas kleinere Elemente einreihen können. Sie sehen solche Zahnformen in der untersten Linie unseres Bildes, als D, D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub> bezeichnet.

Schon vor längerer Zeit ist man nun aus Gründen, auf deren Auseinandersetzung ich mich hier nicht einlassen kann, zu der Anschauung gelangt, dass diese quadrangulären Zahnformen auf einen triangulären Urplan zurückzuführen seien. Auf die Frage nach der Art und Weise, in welcher die Umwandlung des triangulären in den quadrangulären Plan erfolgt ist, hat aber erst die genauere Untersuchung der so abundanten Paarhuferfauna des europäischen Mittel- und Obereocäns eine abschliessende Antwort gebracht. Sie lautet dahin, dass seltsamerweise *drei verschiedene Sektionen der Paarhufergruppe auf drei ganz verschiedenen Wegen zu ihren quadrangulären Molarkronen gelangt sind*.

Die lineare Skizze in Figur A zeigt Ihnen, wie wir uns ungefähr den triangulären Urplan eines solchen Zahnes vorzustellen haben. Er weist drei ins Dreieck gestellte Haupthügel auf, zwei äussere und einen innern und auf den Verbindungslinien, welche von letztem zu erstern führen, zwei kleine Zwischenhügel.

In Figur B sehen Sie diesen Urplan bereits etwas modifiziert, der Innenhügel ist etwas nach vorn gerückt und der Schmelzkragen, der die Krone auf der Hinterseite



*Figur 6.* Linke obere Molaren von Artiodactylen, zur Illustration der drei Bahnen, in welchen sich der Grundplan umgewandelt hat. — A. Urplan, konstruiert. — B. Primitiver Dichobunide, konstruiert. — C. Hyperdichobune nobilis. — D. Dichobune leporina. — B<sub>1</sub>. Oxacron Courtoisi. — C<sub>1</sub>. Cainotherium spec. — D<sub>1</sub>. Cainotherium laticurvatum. — B<sub>2</sub>. Pseudamphimeryx Renevieri. — C<sub>2</sub>. Dacrytherium ovinum. — D<sub>2</sub>. Dichodon cuspidatum. — Mit Ausnahme von D<sub>2</sub> vergrößert.



umgibt, hat in der Gegend zwischen Innenhügel und hinterem Zwischenhügel eine kleine Verdickung entwickelt. In Figur C schwillt diese Verdickung an und in Figur D erlangt sie die Bedeutung eines Haupthügels, während gleichzeitig der ursprünglich zentral gestellte Innenhügel des Urplanes ganz in die vordere Kronenhälfte rückt. In dieser Reihe B-C-D ist also der trianguläre Plan dadurch in einen quadrangulären übergeführt worden, dass sich hinten innen an der Krone ein *neues* Element, ein sogenannter Hypoconus, entwickelt hat.

In der zweiten Kolonne ist der Umwandlungsprozess ein ganz anderer. Sie sehen hier zunächst in B<sub>1</sub> den Innenhügel des Urplanes etwas nach hinten — anstatt wie in B nach vorn — verschoben, zugleich den vordern Zwischenhügel des Urplanes etwas erstarkt und nach innen gerückt. In C<sub>1</sub> akzentuieren sich diese Veränderungen und in D<sub>1</sub> hat der vordere Zwischenhügel die Bedeutung eines Haupthügels erlangt und nimmt die vordere Innenecke einer viereckigen Krone ein, während der unpaare Innenhügel des Urplanes ganz in die hintere Kronenhälfte übergegangen ist. Das Endglied dieser Reihe (D<sub>1</sub>) sieht, wenn man von der Detailstruktur der Elemente abstrahiert, demjenigen der vorigen (D) auffallend ähnlich, obgleich es auf ganz anderm Wege zustande gekommen ist.

In der dritten Reihe beginnt die Metamorphose in ähnlicher Weise wie in der ersten, der Innenhügel des Urplanes rückt nach vorn. Aber das neue Element, das wir dort auftreten sahen, bleibt aus. Das Endziel wird einfach dadurch erreicht, dass der hintere Zwischenhügel des Urplanes erstarkt und nach innen rückt.

Sie sehen also, dass in den drei quadrangulären Molar-  
typen D, D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub> dasjenige Element, welches die Rolle eines  
hintern Innenhügels übernommen hat, jedesmal ein anderes  
ist; nämlich in D ein neu zum Urplan hinzugetretener  
„Hypoconus“, in D<sub>1</sub> der Innenhügel des Urplanes, in D<sub>2</sub>  
der hintere Zwischenhügel des Urplanes.

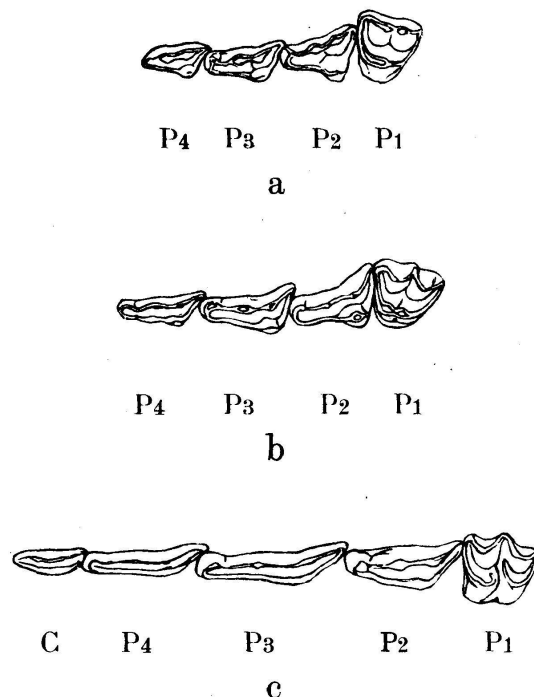
Diesem Kommentar wäre nun, wenn die Zeit es gestattete, noch mancherlei beizufügen: über das Schicksal des nicht verstärkten Zwischenhügels, der, wie Sie aus Figur D<sub>2</sub> ersehen, in gewissen Stammlinien atrophiert; über die mannigfaltigen Wandlungen der Detailstruktur u. s. f. Ich beschränke mich auf die eine, vielleicht nicht ganz überflüssige Bemerkung, dass von den drei Reihen bloss die mittlere ein und derselben Stammlinie, oder wenigstens eng verwandten und völlig parallel entwickelten Stammlinien entnommen ist. In den beiden andern Sektionen sind wir vorderhand noch nicht in der Lage, bestimmte Stammlinien durch alle drei Stadien zu verfolgen. Aber kleinere Teilstücke dieser Metamorphosen liegen uns in so beträchtlicher Zahl vor, dass an der Tatsächlichkeit derselben nicht im geringsten zu zweifeln ist. —

Die meisten Paarhufer haben sogenannte heterodonte Gebisse, d. h. ihre vordern, an Stelle von Milchzähnen tretenden Backenzähne — die sogenannten Prämolaren — sind bedeutend einfacher gebaut, als ihre ohne Vorläufer auftretenden hintern Backenzähne — die Molaren. Einige Paarhuferstämme des Eocäns komplizieren aber — im Gegensatz zur sonstigen Regel — diese Gebisspartie etwas nach dem Vorbild der ihr vorangehenden Milchzahnreihe.

Figur 7 stellt die vier obern linken Prämolaren dreier Entwicklungsetappen einer Stammlinie aus dem Genus *Dichodon* dar, das zu dieser aberranten Gruppe gehört. Es handelt sich um Tierchen von Fuchsgrösse.

Die Komplikation betrifft, wie Sie sehen, wesentlich nur den hintersten der vier Zähne. Bei der ältesten Form, zu oberst im Bilde, ist derselbe noch sehr einfach; immerhin schon etwas komplizierter als bei andern Paarhufern, insofern als sein Aussenhügel anfängt sich zu spalten. In der zweiten Figur ist der Prozess weiter gediehen. Es sind jetzt deutlich zwei Aussenhügel vorhanden und auf der Aussenseite hat sich dort, wo sie aneinanderstossen, eine

Art Pfeiler, ein sogenanntes Mesostyle entwickelt. Ueberdies fängt nun auch der Innenhügel, der in der ersten Figur völlig einfach ist, an sich zu teilen. In der dritten Figur sind die beiden Aussenhügel weiter auseinander gerückt und haben Halbmondform angenommen, das Mesostyle ist auf der Innenseite hohl geworden, die Innenhügel haben sich



Figur 7. Stammlinie *Dichodon Rütimeyeri-Cartieri-subtile*, obere Prämolarrreihen. a. Obere P<sub>1</sub>—P<sub>4</sub> (zusammengestellt) von *Dichodon Rütimeyeri* St. Unteres Lutétien, Egerkingen. — Obere P<sub>1</sub>—P<sub>4</sub> (zusammengestellt) von *Dichodon Cartieri* Rüt. Oberes Lutétien, Egerkingen. — c. Obere P<sub>1</sub>—C (zusammengestellt) von *Dichodon subtile* St. Wahrscheinlich unteres Ludien, Mormont. —  $\frac{1}{1}$ .

gleichfalls von einander getrennt und sind halbmondförmig geworden. Von kleinen Unvollkommenheiten abgesehen, hat der Zahn jetzt die Gestalt die seinem Vorläufer im Milchgebiss und den in der Reihe hinter ihm stehenden, hier nicht mit abgebildeten Molaren eigen ist.

Gleichzeitig mit dieser Komplikation des hintersten Prämolaren vollzieht sich, wie Sie sehen, an den drei vordern Zähnen eine andere Veränderung — sie erfahren eine nam-

hafte Dehnung. Hand in Hand mit derselben muss sich selbstverständlich auch der ganze Gesichtschädel gestreckt haben. —

Die rezenten Unpaarhufer, das Pferd, das Nashorn, der Tapir sind alle homoeodont, ihre Prämolaren sind ebenso kompliziert als ihre Molaren. Zu Beginn des Mitteleocäns hatten aber alle Unpaarhuferstämme noch mehr oder weniger einfache Prämolaren und eine ganze Reihe derselben sind nun gerade während des uns beschäftigenden Zeitraumes von der Heterodontie zur Homoeodontie übergegangen.

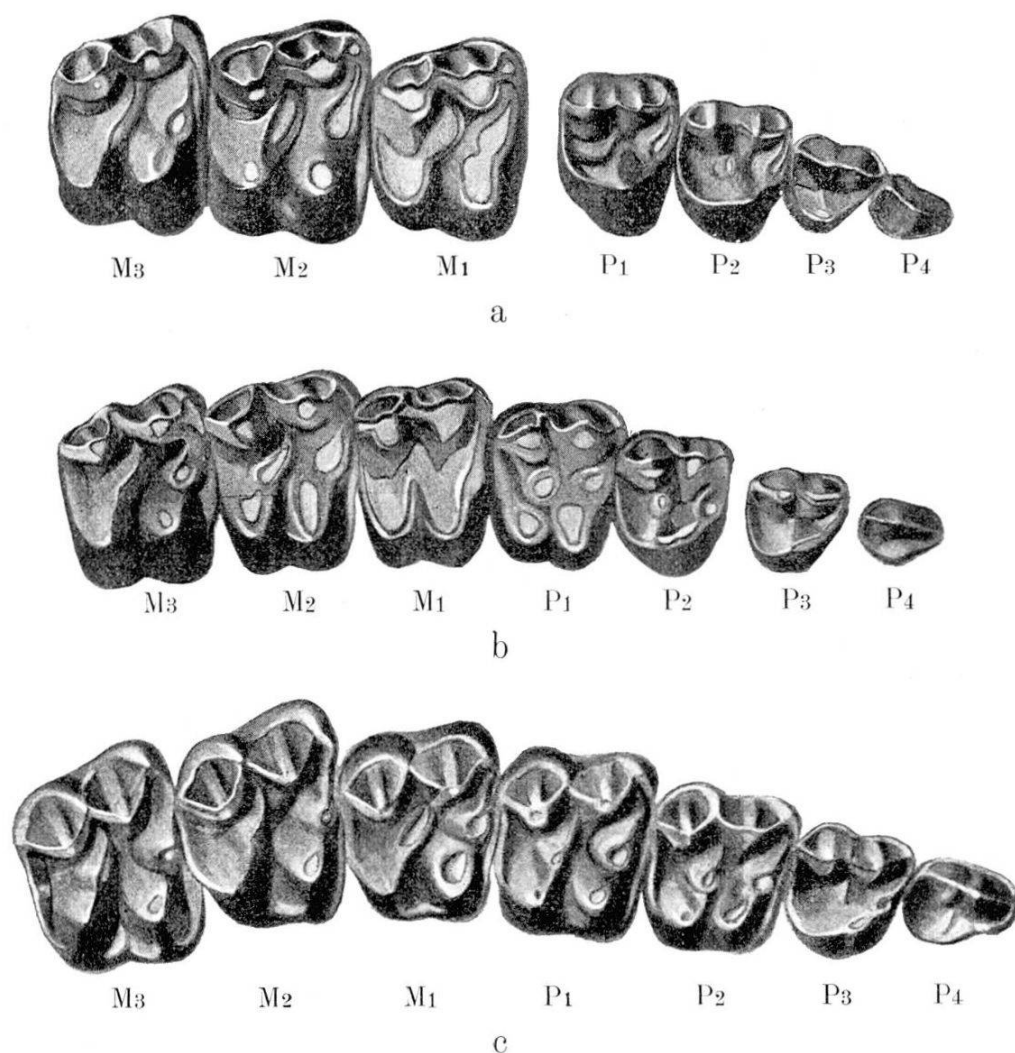
Figur 8 stellt die obern rechten Backenzahnreihen dreier Entwicklungsstadien des Stammes *Lophiotherium pygmaeum-cervulum* dar, die drei aufeinander folgenden Horizonten, dem obern Lutétien, dem Bartonien und dem untern Ludien entsprechen.

*Lophiotherium* ist eines der vielen Pferdchen, die zur Eocänzeit unsern Kontinent bevölkert haben. Es hat etwa die Grösse eines Fuchses und ist durch die ganz besondere Niedrigkeit seiner Backenzahnkronen ausgezeichnet.

Wie Sie sehen, bleiben sich die drei Zähne links im Bilde — die Molaren — durch alle drei Stadien gleich. Die vier Prämolaren — rechts im Bilde — erfahren dagegen eine bedeutende Veränderung. In der obersten Reihe sind sie alle noch wesentlich einfacher als die Molaren. In der zweiten Reihe hat dagegen der hinterste derselben —  $P_1$  — die Komplikation der letztern erreicht und in der dritten Reihe ist auch der zweithinterste —  $P_2$  — in dieses Stadium eingetreten. Der zweitvorderste Zahn steht in der untersten Reihe ungefähr auf der Komplikationsstufe, welche in der mittlern durch den drittvordersten und in der obern durch den viertvordersten repräsentiert wird.

Das Belegmaterial zur Geschichte des *Lophiotherium*-stammes, das wir gegenwärtig besitzen, ist sehr umfangreich und gestattet uns, diesen Umwandlungsprozess bis in alle Details zu verfolgen. Ausser den hier wiedergegebenen Stadien lässt sich noch eine ganze Skala von intermediären

nachweisen. Dabei ist nun sehr bemerkenswert, dass der Prozess nicht etwa in der Weise erfolgt, dass wir in dem einen Horizonte nur Individuen vom Stadium A, im fol-



Figur 8. Stammlinie *Lophiotherium pygmaeum -cervulum*, rechte obere Backenzahnreihen. a. Rechte obere  $M_3$ — $P_4$  von *Lophiotherium pygmaeum* Depéret (zusammengestellt). Oberes Lutétien, Egerkingen. — b. Rechte obere  $M_3$ — $P_4$  von *Lophiotherium* cfr. *cervulum* Gervais (zusammengestellt). Bartonien, Mormont. — c. Rechte obere  $M_3$ — $P_4$  von *Lophiotherium cervulum* Gervais (nach Depéret). Unteres Ludien, St. Hippolyte-de-Caton (Gard). —  $\frac{2}{1}$ .

genden nur solche vom Stadium B treffen u. s. f.; vielmehr beobachten wir in jedem Horizonte eine beträchtliche Variation von Individuum zu Individuum. Im obern Lutétien

kommen z. B. neben Individuen vom Stadium A progressivere Varianten vor bis zu solchen, die ganz nahe an Stadium B streifen. Im untern Ludien können wir neben Individuen vom Stadium C eine Skala von Abstufungen nachweisen, die sogar etwas über Stadium B hinaus nach rückwärts greift. Prüfen wir den Sachverhalt in statistischer Hinsicht, so zeigt sich, dass in jedem Niveau einige nahe aneinander schliessende Nuancen stark dominieren, während die Extreme nur durch vereinzelte Exemplare vertreten sind. Wir haben es in diesen Stammlinien also nicht sowohl mit einer Reihe sukzessiver deutlich gegen einander abgegrenzter Stufen, als mit einer Reihe stark übereinander greifender Variationskreise zu tun. Das Minimum, das durch Individuenreichtum stark betonte Mittel und das Maximum der Prämolarenkomplikation schieben sich von Niveau zu Niveau vor, aber ein scharfer Schnitt ist nirgends festzustellen.

Von verschiedenen Autoren ist in jüngster Zeit behauptet worden, die stammesgeschichtliche Umwandlung der Wirbeltiere sei ruckweise erfolgt. Man hat von Saltationen, von explosiver Entwicklung und dergleichen gesprochen.

Die Verfechter solcher Anschauungen haben, wie mir scheint, einen bösen Stand. Einmal liegt es in der Natur der paläontologischen Dokumentation, dass sie lückenhaft ist; wir können uns nur darüber wundern, dass sie nicht viel zahlreichere Lücken darbietet. Sodann wissen wir aus vielfältiger Erfahrung, dass die Entwicklung eines Wirbeltierstammes sich fast niemals durch eine *lange* Serie von Horizonten hindurch auf demselben Fleck Erde abgespielt hat. Wer aus einem, zwischen zwei Fossilformen konstatierten, Hiatus auf sprungweise Entwicklung schliessen will, der wird also zuvor nachweisen müssen, dass dieser Hiatus weder durch eine Lücke in der Ueberlieferung, noch durch eine geographische Verschiebung bedingt sein kann. Einen solchen Nachweis in zwingender Weise zu erbringen, dürfte aber immer ein *sehr* schwieriges Unterfangen sein. Und dazu kommt nun, dass sich die Fälle, in welchen wir, wie

in dem vorgeführten, eine ganz allmähliche Umwandlung einwandfrei feststellen können, von Tag zu Tag mehr. Je grösser die Zahl derselben aber wird, desto mehr werden sie für unsere Vorstellungen von der stammesgeschichtlichen Entwicklung im allgemeinen ins Gewicht fallen.

Mir scheinen im Gegenteil die Ergebnisse der Paläontologie immer deutlicher dafür zu sprechen, dass alle *physiologisch wichtigen* Wandlungen, wie diejenigen des Zahngepräges, der Fussstruktur u. s. f. sich unter mannigfachen individuellen Schwankungen *ganz sachte* vollzogen haben.

Damit soll indessen durchaus nicht geleugnet werden, dass das Umwandlungstempo in verschiedenen Stammlinien ein verschiedenes ist. Der vorn noch vierzehige, kurzzähnlige Tapir und das einzehige säulenzähnlige Pferd haben zweifellos irgendwo in grauer Vergangenheit einen gemeinsamen Ahnen; es ist ohne weiteres evident, dass die Umwandlung in der Entwicklungsbahn, welche von diesem Ahnen zum Pferde geführt hat, eine intensivere gewesen sein muss, als in derjenigen, die zum Tapir geführt hat.

Auch ist nicht zu bestreiten, dass ein und dieselbe Entwicklungsbahn Phasen von ungleicher Entwicklungsintensität aufweisen kann. Ein Unpaarhufer z. B. verändert sich während der Zeitspanne, während welcher er seine Prämolaren kompliziert, intensiver als vorher und nachher.

Aber solche relative Beschleunigungen verteilen sich auf *sehr* lange Zeiträume. Sie mit *Explosionen* zu vergleichen wäre eine masslose Uebertreibung. —

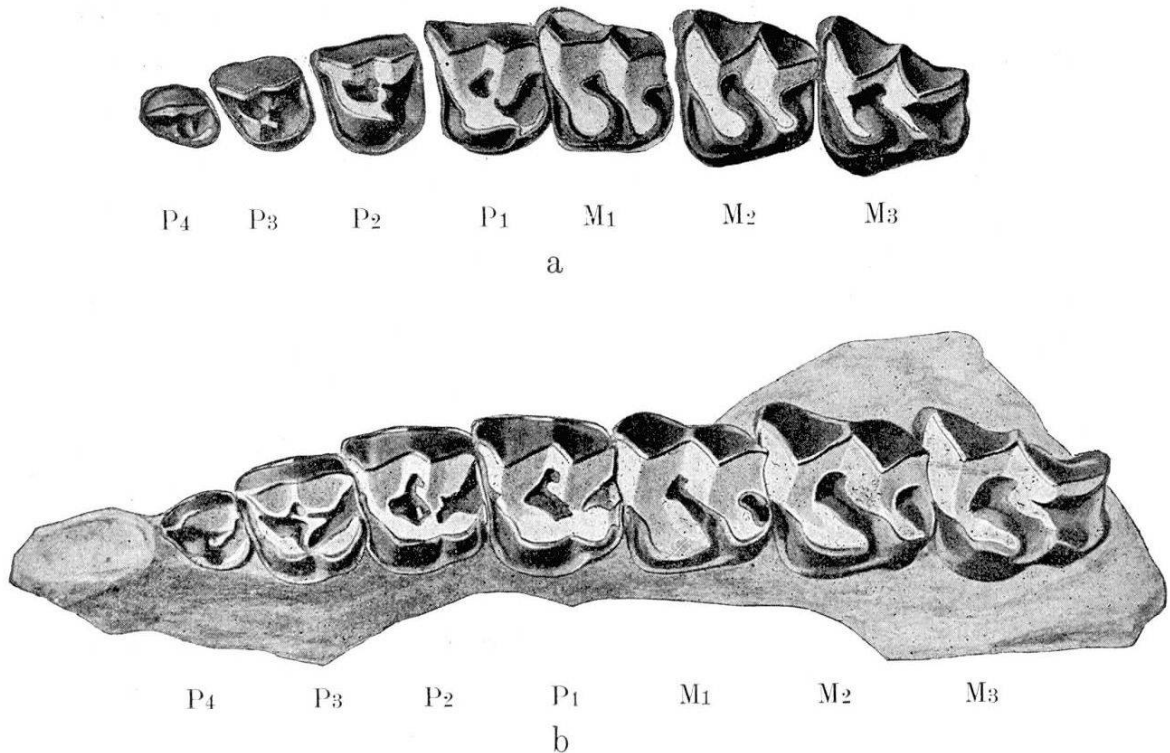
Figur 9 gibt die obere linke Backenzahnreihe zweier Entwicklungsstadien des pferdeartigen Unpaarhuferstammes *Palaeotherium eocaenum-curtum* wieder.<sup>2)</sup> Wir können diesen Stamm durch vier Horizonte verfolgen, nämlich vom oberen Lutétien durch das Bartonien und untere Ludien bis ins obere Ludien. Die hier wiedergegebenen Stadien sind

---

<sup>2)</sup> *Palaeotherium lautricense*, dessen Schädel in Figur 1 wiedergegeben ist, gehört einer zwerghaften Seitenlinie dieses Stammes an.



dem ersten und dem dritten dieser Horizonte entnommen. Die Metamorphose ist mutatis mutandis der bei *Lophiotherium* beobachteten durchaus analog, die Struktur der Prämolaren ist anfangs noch einfach, nähert sich aber dann unter mannigfachen individuellen Schwankungen mehr und mehr derjenigen der Molaren. Während aber im *Lophio-*



Figur 9. Stammlinie *Palaeotherium eocaenum-curtum*, linke obere Backenzahnreihen. a. Obere  $M_3$ — $P_4$  von *Palaeotherium eocaenum* Gervais (zusammengestellt). Oberes Lutétien, Egerkingen. — b. Obere  $M_3$ — $P_4$  von *Palaeotherium curtum* Cuvier. Unteres Ludien, Lamandine (Quercy). —  $\frac{1}{1}$ .

theriumstamm diese Veränderung nur mit einer ganz geringen Steigerung der Körpergrösse verbunden ist, wächst das vorliegende Tier vom obern Lutétien bis zum obern Ludien etwa von der Grösse eines Jagdhundes bis zu derjenigen eines Neufundländers heran. Dieses Grösserwerden der Tiere während ihrer paläontologischen Entwicklung ist eine sehr verbreitete Erscheinung, es bildet eigentlich die Regel. Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, die



Steigerung der Körpergrösse sei den strukturellen Veränderungen förderlich; sie erscheint gewissermassen als der Träger oder das Vehikel derselben.

Ausser der vorgeführten können wir noch zwei andre Paläotheriumstammlinien vom obern Lutétien bis ans Ende des Eocäns verfolgen; sie erfahren während dieser Zeitspanne eine ganz analoge Wandlung des Prämolargepräges. Drei verschiedene Stammlinien eines Genus haben hier also unabhängig von einander den langen Weg von der ausgesprochensten Heterodontie bis zu einer nahezu vollendeten Homoeodontie zurückgelegt. Während die vorgeführte Linie im obern Ludien, wie bemerkt, Dimensionen erreicht, die etwa denjenigen eines Neufundländers entsprechen, endigen die beiden andern mit solchen, die denjenigen eines indischen Tapirs und denjenigen eines Pferdes gleichkommen. Im obern Lutétien ist der Grössenunterschied zwischen den drei Stämmen geringer als im obern Ludien, aber doch schon sehr ausgesprochen. Wir müssten sie wohl noch einmal so weit, d. h. bis ins tiefste Untereocän zurückverfolgen können, um an den Punkt zu gelangen, wo sie in einem gemeinsamen Ahnen zusammentreffen.

Das sind Ergebnisse, die nicht ganz im Einklang mit den Erwartungen stehen, die man sich a priori von dem Verwandtschaftsverhältnis zwischen Arten *eines* Genus gemacht hat. Sie stellen aber nur einen Einzelfall einer durch die paläontologische Forschung der letzten Jahrzehnte mannigfach bestätigten Regel dar. *Die Stammlinien konvergieren nach dem Hintergrund der Zeiten zu unter viel spitzern Winkeln, als man zur Zeit der ersten stammesgeschichtlichen Spekulationen anzunehmen geneigt war.* —

---

Nur in ganz wenigen Worten komme ich endlich noch auf eine dritte Seite unseres Gegenstandes, die *historisch-tiergeographische* zu sprechen.

Schon seit den siebziger Jahren wusste man, dass das zuerst im europäischen Untereocän entdeckte Genus Cory-

phodon auch in Nordamerika vorkommt. In seinen letzten Arbeiten über die Böhnerzsäugetiere glaubte dann *Rütimeyer* in Egerkingen eine ganze Reihe von Genera nachweisen zu können, die bis dahin nur aus dem amerikanischen Unter- und Mitteleocän bekannt gewesen waren. Seine Erwartungen gingen dahin, die Eocänfaunen der beiden Kontinente werden sich mit der Zeit als sehr viel gleichartiger erweisen, als es zunächst noch den Anschein hatte.

Um die gleiche Zeit veröffentlichte *Max Schlosser* in München eine Abhandlung, in welcher er mit Entschiedenheit für die Anschauung eintrat, die dem untersten Untereocän angehörige Puercofauna Nordamerikas sei die Wurzelfauna der gesamten tertiären Säugetierwelt der arktischen Halbkugel, ja wohl auch derjenigen von Südamerika und Afrika; die eocänen Säugetiere Europas im speziellen seien in verschiedenen Schüben aus der neuen Welt zu uns herübergekommen, um sich hier — zum Teil nach besondern Richtungen — weiter zu entwickeln und gelegentlich auch später in verjüngter Gestalt in die alte Heimat zurückzuwandern.

Die neuen Entdeckungen und namentlich die chronologische Präzision, welche die letzten Jahrzehnte gebracht haben, haben auch auf diesem Gebiete klärend gewirkt. Man ist inne geworden, dass die eocäne Schichtenfolge einen sehr langen Zeitraum repräsentiert und dass die Kontinente während verschiedener Phasen dieses Zeitraums sich sehr verschieden zu einander verhalten haben.

Im Untereocän — das freilich, wie wir gesehen haben, entgegen *Rütimeyers* Meinung im schweizerischen Böhnerzgebilde nicht repräsentiert ist — begegnen wir in Europa und Nordamerika einer ganzen Reihe nahezu identischer Säugetierformen, welche in der Tat keinen Zweifel darüber lassen, dass zu dieser Zeit eine äusserst gangbare Brücke von Kontinent zu Kontinent geführt hat. Aber schon gegen Ende des Untereocäns scheint diese Verbindung sich gelockert zu haben und zu Beginn des uns speziell interes-

sierenden Zeitraumes bestand sie nicht mehr. Wohl beobachten wir auch im Mitteleocän noch Analogien zwischen einzelnen Säugetierstämmen von hüben und drüben, aber sie sind weitläufiger Art und werden durch die Annahme jener untereocänen Brücke hinlänglich erklärt. Und im weiteren Verlauf der Eocänzeit sind die beiderseitigen Faunen einander dann nur immer fremder geworden. Erst mit Beginn des Oligocäns tauchen dann plötzlich in Europa und Nordamerika wieder nahezu identische Gestalten auf, als Zeugen einer neuen Verbindung der beiden Kontinentalmassen. Die Veränderung, welche die europäische Säugetierfauna damals erfahren hat, ist die radikalste, die ihr während der ganzen Tertiärzeit zuteil geworden ist.

Wenn aber die europäische Säugetierfauna während des mittlern und obern Eocäns auch keine Bereicherung von Nordamerika aus erfahren hat, so ist sie doch während dieses Zeitraumes keineswegs überhaupt ohne Zuzug von aussen geblieben. Nur einen oder zwei unserer mitteleocänen Stämme können wir bis an die Basis des Untereocäns, nur eine relativ kleine Zahl derselben bis ins oberste Untereocän von Epernay zurückverfolgen. Mag dies auch zum Teil an der gewiss noch lückenhaften Kenntnis liegen, die wir gegenwärtig von den Faunen der Untereocänhorizonte haben, so kann doch kein Zweifel daran bestehen, dass zu Beginn des Mitteleocäns eine sehr namhafte Einwanderung stattgefunden hat. Und eine zweite, freilich bedeutend schwächere Einwanderung — die, nach gewissen Anzeichen zu schliessen, vom gleichen Zentrum wie diese erste ausgegangen sein könnte — lässt sich ganz zu Ende des oberen Eocäns, im obern Ludien, feststellen.

Auch die nordamerikanische Fauna ist nach dem Untereocän nicht ohne Zuzug von aussen geblieben. Insbesondere ist auch dort noch ganz zu Ende des Eocäns, zur Uintazeit, ein Auftauchen neuer Stämme zu konstatieren, und die Affinitäten einiger unter denselben scheinen darauf hinzudeuten, dass das Zentrum, welches sie ausgesandt hat,

nicht ganz ausser Beziehung zu demjenigen stand, welches zu Beginn des Lutétien und im Ludien seinen Ueberfluss an Europa abgegeben hat.

Dazu ist beizufügen, dass dann auch an dem grossen Formenaustausch des untern Oligocäns neben Europa und Nordamerika ganz deutlich ein drittes Zentrum beteiligt ist und dass einige der Wanderer, welche wir diesem dritten Zentrum zuschreiben müssen, ganz deutliche Verwandtschaftsbeziehungen zu solchen besitzen, welche im Lutétien oder im Ludien die europäische Szene betreten haben.

Wo befanden sich nun diese noch unbekannten Herde eocäner Säugetierentwicklung, deren Existenz sich in ihrer Einwirkung auf Europa und Nordamerika umso deutlicher dokumentiert, je genauer wir die in diesen Kontinenten gewonnenen Daten analysieren? Wir werden uns wohl kaum täuschen, wenn wir unsere Blicke auf die ungeheure, paläontologisch noch nahezu unerforschte Kontinentalmasse von Asien richten. Die Zukunft und hoffentlich eine nahe Zukunft wird lehren, wie viel an unsern heutigen Erwartungen zutreffend ist.

Ob Europa während der Eozänzeit auch zeitweilig mit Afrika in Verbindung gestanden hat, ist vorderhand sehr fraglich. Der Umstand, dass es im europäischen Eocän an jeder Spur von Tierstämmen, die eines altafrikanischen Ursprungs verdächtig wären, fehlt, spricht zum mindesten nicht für eine *direkte* Verbindung der beiden Kontinente. Die Beziehungen gewisser europäisch-eocäner Halbaffen zu rezenten madagassischen Stämmen deuten allerdings auf eine Kommunikation hin. Dieselbe kann aber auf einem asiatischen Umwege stattgefunden haben. Auch sind wir, dies vorausgesetzt, vorderhand nicht genötigt, sie früher als im untern Oligocän anzunehmen.

Fragen wir nun zum Schluss, wie viele der Säugetierstämme unserer Bohnerzformation sich durch den enormen Zeitraum, der uns von der Eocänzeit trennt, bis in unsere

Tage hinübergerettet haben, so muss die Antwort lauten: ausserordentlich wenige, wenn überhaupt welche.

Alle Unpaarhufer, weitaus die meisten Paarhufer und Krallenträger sind schon in Entwicklungsrichtungen engagiert, welche von denjenigen ihrer jungtertiären und rezenten Verwandten divergieren. Die Mehrzahl von ihnen ist schon im Verlaufe des Eocäns erloschen, nur ganz wenige können wir bis in die Oligocänzeit, mit der, wie vorhin bemerkt, für Europa ein neuer Tag angebrochen ist, verfolgen. Wir kennen von Egerkingen und Mormont ein kleines Schweinchen, *Choeromorus*, das möglicherweise in die Aszendenz des rezenten *Hippopotamus* gehört; wir kennen von Mormont einen winzigen wiederkäuerartigen Paarhufer, *Gelocus minor*, der vielleicht in die Ahnenreihe irgend welcher rezenter Wiederkäuer zu stellen ist; man hat einen der eocänen Halbaffen, *Necrolemur*, mit dem rezenten Genus *Tarsius* in direkte genealogische Beziehung bringen wollen. In allen drei Fällen ist aber der zeitliche Hiatus, der die zu verbindenden Formen trennt, ein so grosser, dass vorderhand an Formulierung wirklich zuverlässiger Schlüsse nicht zu denken ist.

So sind also der abgedorrten und niedergebrochenen Zweige des reichen Buschwerkes unvergleichlich viel mehr als der grün gebliebenen. Es ist dies eine Erfahrung, die uns die Tiergeschichte auf Schritt und Tritt darbietet. Immer wieder haben die wenigen überlebenden Zweige durch ihre reiche Entfaltung Ersatz geschaffen für die abgestorbenen. Nur der Mensch besitzt, so scheint es, die Macht, in diesen ewigen Verjüngungsprozess der Natur störend einzugreifen und er hat sie schon reichlich missbraucht. Mögen die Bestrebungen, ihn in elfter Stunde noch von der Vollendung seines Zerstörungswerkes abzuhalten, von Erfolg gekrönt werden.

---