

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 61 (1968)  
**Heft:** 2

**Artikel:** Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten  
**Autor:** Tobien, Heinz  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-163603>

### **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:** 15.07.2025

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

# Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten <sup>1)</sup>

von HEINZ TOBIEN<sup>2)</sup>

Mit 2 Textfiguren

## INHALTSÜBERSICHT

1. Vorbemerkungen . . . . .	549
2. Typen und Genese tertiärer Vorkommen . . . . .	551
2.1. Füllungen von Karstspalten . . . . .	551
2.2. Marine Sedimente . . . . .	553
2.3. Brackwassersedimente . . . . .	555
2.31 Grössere Becken . . . . .	555
2.32 Aestuarie . . . . .	556
2.4. Quellabsätze . . . . .	557
2.5. Lacustrine Sedimente . . . . .	559
2.51 Kleine Seebecken . . . . .	559
2.52 Binnenseen grösserer Ausdehnung . . . . .	562
2.53 Restseen mit Evaporiten . . . . .	562
2.6. Braunkohlen . . . . .	653
2.7. Fluviolakustrine Sedimente von Molasse-Charakter . . . . .	564
2.8. Flussablagerungen . . . . .	566
2.9. Saisonbedingte Kontinentalablagerungen . . . . .	567
2.10. Subaërische vulkanische Aschen . . . . .	569
3. Schlussbemerkungen . . . . .	570
4. Zusammenfassung . . . . .	571
5. Literatur . . . . .	572

## 1. Vorbemerkungen

Die rasche Evolution der Säugetiere ist ein wesentliches Charakteristikum des Känozoikums, das – mit Tertiär und Quartär – ca. 65 bis 70 Millionen Jahre umfasst. Tertiäre Säugetiere lieferten und liefern viele Beiträge zum Problem der organischen Evolution, eben wegen der raschen Umbildungsgeschwindigkeit vieler Merkmale oder Merkmalskomplexe in vielen Gruppen. Tertiäre Säugetiere sind deswegen – und wegen ihres – im Vergleich zu anderen Wirbeltieren in älteren Erdperioden – relativ häufigen Vorkommens und ihrer relativ weiten Verbreitung wichtige Hilfsmittel der Tertiär-Stratigraphie, vor allem bei weiträumigen intra-, ja sogar interkontinentalen stratigraphischen Vergleichen und Korrelationen.

<sup>1)</sup> Nach einem Vortrag anlässlich der Jahresversammlung der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft, Bern 27. 4. 1968.

<sup>2)</sup> Anschrift des Verf.: Prof. Dr. H. Tobien, Johannes-Gutenberg-Universität, Paläontologisches Institut, D 65 Mainz, Saarstrasse 21.

Im Vergleich zum Auftreten von Wirbellosen im Tertiär – sowohl im kontinentalen wie marinen Bereich (Muscheln, Schnecken, Foraminiferen, Ostracoden, Nannoplankton, Pflanzenreste usw.) zeigen sich jedoch Unterschiede: Säugetiervorkommen sind – vor allem die reichhaltigen – mehr oder weniger punktförmig, auf räumlich eng begrenzte Lokalitäten oder kleine Areale beschränkt. Dies gilt zwar auch in manchen Fällen für Nicht-Wirbeltierfossilien, aber keinesfalls in dem Ausmass, wie es für tertiäre Säugetiere zu gelten hat. Meist sind Nicht-Wirbeltiere innerhalb der sie tragenden Sedimente weiter, gewissermassen diffuser verteilt als dies bei Säugern der Fall ist.

Dieses enger begrenzte Vorkommen von Säugern ist einer der Gründe für die im Vergleich zu anderen Tertiär-Organismen relative Seltenheit von Säugerresten im Tertiär. Andererseits fordert dieser Sachverhalt besonders zur Frage nach der Entstehung derartiger Vorkommen auf.

Vor die Frage nach der Genese ist zunächst die Frage nach der Art und Weise des Vorkommens und der Konzentration von tertiären Säugerresten gestellt. Zunächst: gibt es nur eine Art, einen Typus von Säugerlagerstätte, oder sind mehrere vorhanden? Tatsache ist, dass es verschiedene Typen gibt, wie immer man fossile Säugerkonzentrationen auch klassifizieren mag. Versucht man, die Art und Weise des Vorkommens tertiärer Säuger zu systematisieren und verschiedene Typen herauszustellen, so besteht eine Möglichkeit darin, das geologische Auftreten in den Vordergrund zu stellen, weil damit auch die hier interessierende Frage der Genese der Lagerstätten verknüpft ist. Tertiäre Säugerreste – vor allem in grösseren Mengen – können auftreten in:

1. Füllungen von Karstspalten
2. Marinen Sedimenten
3. Brackwasser-Sedimenten
4. Quellabsätzen
5. Lacustrinen Ablagerungen
6. Braunkohlen
7. Fluviolakustrinen Sedimenten von Molasse-Charakter
8. Flussablagerungen
9. Saisonbedingten Kontinentalablagerungen
10. Vulkanischen Aschen.

Dieses sind nur einige wichtigere Typen. Sicherlich gibt es noch andere Möglichkeiten des Vorkommens (Einschluss von Knochen in tertiären Laven, in rein äolischen Sedimenten z. B.) aber sie dürften seltener sein, und vor allem bildeten sie keine Anreicherungen. Ferner sind intermediäre oder Übergangstypen zwischen den oben genannten bekannt oder denkbar.

Die angeführte Liste vermittelt einen Eindruck von der Mannigfaltigkeit des geologischen Vorkommens tertiärer Säugetieranreicherungen. Ihr Auftreten in verschiedenen Lithofazies ist nicht zuletzt ein Grund für die gute Brauchbarkeit der Säugetiere als Zeitmarken und stratigraphische Konnektierungshilfen in den verschiedenen Faziesräumen des Tertiärs.

Nachstehend sollen die genannten Lagerstättentypen anhand von Beispielen etwas geschildert und dabei auf ihre Genese eingegangen werden.

## Typen und Genese tertiärer Vorkommen

### 2.1. Füllungen von Karstspalten

Spaltenfüllungen sind stets an kalkige und/oder dolomitische Gesteine gebunden, die heute meist – relativ zur Umgebung – hochgelegene Plateaugebiete bilden. Die Entstehung der Spalten steht in Verbindung mit der Ausbildung eines Karstwasser-Systems, das in den karbonatischen Gesteinen zur Bildung von Hohlräumen, Klüften, Spalten usw. infolge Auflösung durch das Karstwasser führte. In diese Hohlräume wurden von der Oberfläche her die Verwitterungslehme und Residualtone eingeschwemmt und mit ihnen die Überreste verendeter Säugetiere, anderer Wirbeltiere und von Wirbellosen (Schnecken, Insekten), die auf der damaligen Landoberfläche lebten.

Mehrere Faktoren unterscheiden Karstspalten-Füllungen von Säugerfundstellen in «stratifizierten» d.h. im Schichtverband liegenden, Tertiär-Sedimenten (DEHM 1961 a: 61):

1. Stratifizierte Sedimente werden in relativen Senkungsgebieten abgelagert. Spaltenfüllungen bilden sich in relativen Hochgebieten. So stellt das nordalpine Molasse-Becken ein ausgedehntes Senkungsgebiet dar, das im Laufe des Oligozäns und Miozäns mit marinen, brackischen und Süßwasser-Sedimenten angefüllt wurde. Sie haben an zahlreichen Stellen in Österreich, Deutschland und der Schweiz Säugerreste geliefert (s. u. S. 564). Nördlich davon liegt in der Schweiz und in Süddeutschland das aus Kalken und Dolomiten des Malm bestehende Plateau des Tafeljura: Ein im Tertiär wie heute – im Vergleich zum Molassebecken – hochgelegenes Gebiet. Es enthält zahlreiche Spaltenfüllungen, mit oft reichen Säugerfaunen tertiären Alters.

2. Stratifizierte Sedimente haben eine  $\pm$  grosse horizontale Ausdehnung, oft hunderte von km<sup>2</sup>, wie z.B. das nordalpine Molassebecken. Spaltenfüllungen sind punktförmige Vorkommen von extrem lokalem Charakter in einer stratigraphisch meist wesentlich älteren Umgebung.

3. Stratifizierte Ablagerungen haben über weitere Entfernung oft einheitlichen Habitus. In einer Spaltenfüllung kann sich auf kurze Erstreckung der Sedimentcharakter beträchtlich ändern: Ton, Lehm mit Sand, und ohne sandige Beimengungen, die Farben können von kräftigem Rot bis zu hellbraun und gelblich wechseln, auch grünliche Farbtöne kommen vor. Schichtung kann in ein und derselben Spalte teils vorhanden sein, daneben fehlen, Beimengungen von Brauneisen-Konkretionen («Bohnerz-Körner») sind schlierig und unregelmässig in einer Spaltenfüllung verteilt: Ein Sedimentationsbild, das mit der Turbulenz des abgelagernden Karstspaltenwassers in Zusammenhang steht.

4. Stratifizierte Sedimente befinden sich im Lagerungsverband mit älteren Schichten im Liegenden und jüngeren im Hangenden. Bei Spaltenfüllungen ist eine Schichtung in diesem Sinne nicht vorhanden. Daher kann das Alter einer Spaltenfüllung nur von der Fauna her bestimmt werden, nicht aus dem Lagerungsverband. Gewöhnlich liegt zwischen dem die Wände der Spalte bildenden Gestein und ihrer Füllung ein so grosser zeitlicher Hiatus, dass er als Datierungshilfe praktisch ausscheidet (z. B. tertiäre Spaltenfaunen in Malm-Kalken des schweizerischen und schwäbisch-fränkischen Tafeljura).

5. In Sedimenten ist der Fossilgehalt oft gering, aber über einen grösseren Bereich gleichmässig verteilt. In Spalten findet sich sehr oft eine enorme Konzentra-

tion von Skelettresten, Knochen und Zähnen auf engstem Raum. Viele Spalten stellen Massenvorkommen tertiärer Säugetiere dar. Eine Zusammenstellung von DEHM (1961 a: 64) macht dies ersichtlich:

Paläozän von Walbeck (Mitteldeutschland): 15000 Objekte (Spalte im Muschelkalk)

Eozäne Spalten der Schweiz: Viele tausend Objekte (Spalten im Malm)

Unteroligozän von Frohnstetten (Württemberg): Hunderttausende, vielleicht über 1 Million Objekte (Spalte im Malm)

Phosphorite des Quercy (S-Frankreich): Hunderttausende Fundstücke (Spalten im Malm)

Oberoligozän von Gaimersheim (Bayern): Über hunderttausend Objekte (Spalte im Malm)

Mittelmiozän von Wintershof-West (Bayern): etwa hunderttausend Objekte (Spalte im Malm)

Mittelmiozän von Schnaitheim (Württemberg): einige tausend Objekte (Spalte im Malm)

Unterpliozän von Polgardi (Ungarn): über 8000 Fundstücke (Spalte im Malm)

Die Entstehung der Konzentrationen von Säugerskelettresten in derartigen Spalten kann man sich mit DEHM (1961 a: 64) und ZAPFE (1954) etwa folgendermassen vorstellen: Wassergefüllte Wannens und Dolinen auf dem  $\pm$  trockenen Karstplateau haben als Tränkstellen die verschiedensten Tiere, so auch Säugetiere angelockt. Dies galt für Pflanzenfresser und Raubtiere gleichermaßen, wobei die Carnivoren an solchen Tränkplätzen noch dazu ihre Nahrung fanden. Durch Unglücksfälle oder als Beutereste von Raubtieren gerieten die Kadaver oder Reste davon auf den Boden der Höhlen und Wannens. Bei Weiterlösung und/oder durch nachfolgende Einbrüche des Kalkgesteines wurden die Skelettreste zusammen mit dem Bodensediment der Wannens, überwiegend aus den Residuallehm- und -tonen bestehend, in tiefere Teile des Karstsystems verschwemmt und hier in Spalten, Klüften usw. endgültig abgelagert.

Oft sind in Spaltenfüllungen Kleinsäuger und andere Kleinwirbeltiere häufig. Sie sind Beutereste von Tag- und Nachtraubvögeln oder wurden durch Versteck- oder Wohnmöglichkeiten in den Karstdolinen angelockt. Sie verendeten hier und wurden, zusammen mit den Höhlensedimenten, ebenfalls in tiefere Teile des Karstsystems verschwemmt.

Die oberflächennahen Höhlen, Karstwannens, Dolinen, Ponore usw. wurden später abgetragen. Was man in den heutigen fossilführenden Spalten vor sich hat, sind nur die mehr oder weniger tiefen Teile des Karstsystems.

Knochen und Zähne aus derartigen Spaltenfüllungen sind fast immer in sehr gutem Zustand, unverdrückt, nicht deformiert, vor allem die Schädelreste oft vorzüglich erhalten. Im Hinblick auf die Entstehungsweise der Spalten sind jedoch vollständige Skelette oder noch im Verband befindliche Teile davon selten. So hat die miozäne Spalte von Neudorf a. d. March (= Děvinská Nová Ves, ČSSR) zusammengehörige Skeletteile des Gibbonartigen *Pliopithecus* und des ausgestorbenen Unpaarhufers *Chalicotherium* geliefert (ZAPFE 1960: 9–10).

Alte Angaben, vor allem aus dem vorigen Jahrhundert, liessen die Ansicht aufkommen, dass in ein und derselben Spaltenfüllung Faunengemische verschiedenen stratigraphischen Alters vorkommen würden. Beachtung der Fundumstände, vor

allem getrennte Ausbeutung jeder einzelnen Spalte zeigten jedoch, dass Faunemischungen in ein und derselben Spalte keineswegs die Regel, sondern Ausnahmen sind (DEHM 1961 a: 59–61).

Da Spaltenfüllungen bei ihrer Entstehung an Karstphänomene und damit an Kalkplateaus einer gewissen Hochlage gebunden sind, kann man in den Säugerfaunen neben Waldformen auch Bewohner offener Landschaften erwarten, was auch der Fall ist. Mit dem durch die Entstehungsweise bedingten Überwiegen der landbewohnenden Säugetiere in den Spaltenfaunen steht in Einklang, dass unter den sonstigen Tierresten ausgesprochene Wasserbewohner: Krokodilier, Süßwasserschildkröten, Fische und Süßwasserschnecken sehr selten sind. Salamander und Frösche kommen jedoch vor, gewöhnlich zusammen mit Kleinsäugetern. Wie diese dürften sie aus den Gewöllen von Raubvögeln stammen.

Mittel- und Westeuropa sind besonders reich an Spaltenfaunen. S. 552 wurden bereits einige genannt. Hervorzuheben ist der Schwäbisch-Fränkische Jura mit ca. 100 Vorkommen, die vom Mitteleozän bis in das jüngere Pliozän reichen (DEHM 1961 b: 44), und seine Fortsetzung in den schweizerischen Tafel- und Faltenjura<sup>3</sup>). Dazu kommen jungpliozäne Spalten im Muschelkalk und Dogger entlang der östlichen Rheintal-Verwerfung (TOBIEN 1948, 1951). In Frankreich haben ausser dem Quercy-Plateau (s. oben S. 552) die Umgebung von Lyon (DECHASEAUX 1961: 467) und Montpellier (THALER 1962, 1964) tertiäre Spaltenfaunen unterschiedlichen Alters geliefert. Weiterhin sind aus Österreich (BACHMAYER & ZAPFE 1960: 21), aus der Tschechoslowakei (FEJFAR 1966), Ungarn (KRETZOI 1952: 5, 31) und Polen (KOWALSKI 1962: 410) Karst-Faunen pliozänen Alters bekanntgeworden.

Im Gegensatz dazu sind in aussereuropäischen Erdteilen Spaltenfunde mit tertiären Säugern recht selten<sup>4</sup>). Dies hängt neben primären Ursachen (Fehlen von Karstphänomenen tertiären Alters in Kalkgebieten, Fehlen der Faunenreste in vorhandenen Spaltenfüllungen), teils mit der noch geringeren Erforschung, teils aber auch mit den Fundumständen zusammen: Viele Spaltenfaunen in Europa sind durch Steinbruchbetrieb oder sonstige wirtschaftliche Nutzungsbestrebungen (Bohnerze für Eisengewinnung, Phosphatabbau für Landwirtschaft) aufgefunden worden.

Eine Übersicht über die tertiären und pleistozänen Höhlen-, Karst- und Spaltenfaunen mit Literaturhinweisen gibt HELLER (1953).

## 2.2 Marine Sedimente

Vorkommen von Landsäugetieren in marinen Sedimenten sind normalerweise in küstennahen Flachwasserablagerungen zu erwarten. Europa weist eine grössere Zahl derartiger Fundplätze auf. Dies wird verständlich aus der Tatsache, dass während des Tertiärs neben den Rändern auch das Innere des europäischen Kontinentes in grösserem Ausmass von marinen Transgressionen betroffen wurde. Damit waren die Möglichkeiten für die Anreicherung von Landsäugetieren in marinen Sedimenten in stär-

<sup>3</sup>) Eine vollständige Zusammenstellung dieser, wie auch aller anderen tertiären Säugervorkommen der Schweiz findet sich in der Osteologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums, Basel in Form eines Katasters, der von Dr. J. HÜRZELER erarbeitet wurde (siehe DAWSON 1967, TOBIEN 1968 a).

<sup>4</sup>) Besser steht es mit Höhlen- und Spaltenfaunen pleistozänen Alters. Hier sei nur an die *Australopithecus*-Fundstellen Südafrikas und die *Pithecanthropus*-Lokalität Choukoutien bei Peking erinnert.

kerem Masse gegeben als z. B. in Nordamerika. Hier sind nur die Ränder des Kontinentes in relativ schmalen Streifen an der atlantischen, pazifischen und Golfküsten-Seite überflutet worden.

Marine Flachwassersedimente liefern – neben ästuarinen Bildungen – die Masse der marinen Säuger (Robben, Wale, Sirenen), manchmal in vollständigen Skeletten. Hier wären z. B. die Funde der Sirene *Halitherium* aus dem Mitteloligozän von Brislach bei Basel (SCHAUB 1954: 177) und aus gleichaltrigen Schichten des Mainzer Beckens (WILHELM 1962, SCHAEFER 1962) sowie die 219 Skelette langschnauziger Delphine aus dem Miozän Antwerpens (ABEL 1931: 314) zu nennen. Hierher kann man auch die im marinen Miozän Japans und bei San Francisco angetroffenen Skelette von *Paleoparadoxia* zählen. Diese Gattung gehört zu den immer noch rätselhaften marin-amphibischen Desmostylisten, die im Jungtertiär im Nordpazifik verbreitet waren (MITCHELL & REPENNING 1963, MITCHELL 1966).

Die Erhaltung der Skelettreste von Landsäugetern in marinen Ablagerungen ist im allgemeinen nicht sehr günstig. Vollständige Skelette sind m. W. überhaupt nicht bekannt, ebensowenig noch im Verband befindliche Skeletteile. Selten sind Reste von Unterkiefern und Schädeln, meist liegen nur isolierte Zähne, Zahnbruchstücke und Knochenfragmente vor.

Dieser Befund wird unter der Annahme verständlich, dass Landsäugerreste in marinen Sedimenten durch Bäche, Flüsse und Ströme vom benachbarten Festland oder auch direkt vom Ufer aus in den ufernahen Flachwasserbereich verfrachtet wurden. Sie haben daher einen oft langen Transportweg hinter sich. Zusammen mit der Weiterbewegung der eingespülten Reste durch Wellen und Meeresströmungen kommt es zu einer weitgehenden Zerlegung und Zerstückelung, vielfach auch Abrollung der Zähne und Skeletteile.

Trotz der vielfach schlechten Erhaltung sind Säugerreste, die gleichzeitig mit den marinen Wirbellosen in derartigen ufernahen Flachwassersedimenten eingebettet wurden, von besonderer Bedeutung für die Stratigraphie. Sie erlauben die Vergleichung und «Zusammenschaltung» von Altersdatierungen, die einerseits an Hand der marinen Evertebraten (Mollusken, Foraminiferen, Plankton z. B.), andererseits mittels der Landsäugetiere ermittelt wurden. Ähnliches gilt für nichtmarine säugerführende Ablagerungen, die in einem engen stratigraphischen Verband mit marinen Evertebraten führenden Sedimenten stehen.

Ein Beispiel für den ersten Fall bilden die miozänen Fundstellen der oberen Meeresmolasse von Brüttelen (Kt. Bern) (STUDER 1896) und Baltringen (Württemberg) (DEHM 1951) im nördlichen Voralpengebiet. Hier fanden sich in Konglomeraten bzw. groben, glaukonitischen Sanden die fragmentierten und gerollten Reste von 10 bzw. 25 Säugerarten, zusammen mit Haifischzähnen, in Baltringen auch mit Zahnwalen und marinen Mollusken<sup>5)</sup>. Hierher gehört auch die aus 38 Arten, davon 35 Land- und Meersäuger, bestehende Fauna aus küstennahen, marinen Sanden (mit zahlreichen Fischresten) von Neudorf/March (= Devinská Nová Vés, ČSSR) am Ostrand des Wiener Beckens. Dort sind ebenfalls nur fragmentarische, ± stark gerollte Reste angetroffen worden (THENIUS 1952: 33).

<sup>5)</sup> STUDER 1896: 3: «Häufig liegt ein Haifischzahn oder eine Meeresmuschelschale angepresst an einen zertrümmerten Säugetierknochen.»

Ein ähnliches Vorkommen ist neuerdings aus dem Obereozän (Auversien) des Pariser Beckens bekannt geworden. Bei Guépelle (Seine-et-Oise) sind schon seit langem marine Evertibraten, vor allem Mollusken, bekannt, vor einigen Jahren kamen dazu noch Säugetiere (POMEROL et al. 1965: 264). In einem 0,6 bis 1,0 m mächtigen Sandkalk mit 200 Arten von Muscheln und Schnecken fanden sich in einer kleinen Linse von 1,2 m Ausdehnung die zertrümmerten, aber nicht gerollten Zähne, Kiefer- und Knochenreste von 10–11 obereozänen Säugerarten, die synchron eingebettet waren.

In allen 4 Fällen war es möglich, die stratigraphischen Datierungen, die sich aus den marinen Organismen ergaben, mit denen, welche die Säuger lieferten, in Beziehung zu setzen und dadurch in verschiedenen Faziesräumen entwickelte biostratigraphische Gliederungen zu verknüpfen.

Der andere Fall – Wechsellagerung kontinentaler und mariner Schichten – kommt ebenfalls nicht selten vor. Ein gutes Beispiel wurde von der pazifischen Küste Nordamerikas aus der Caliente Range nördlich Los Angeles (Californien) durch REPENNING & VEDDER (1962) bekanntgemacht (Fig. 1). In 3 Profilbereichen, die in 8 bzw. 7,7 km Abstand in west-östlicher Richtung, d. h. vom Pazifik landeinwärts, einander folgen, ist eine Wechsellagerung mariner Sandsteine und sandiger Siltsteine mit Muscheln und Schnecken mit feinklastischen kontinentalen Lagen mit Säugetieren zu beobachten. Die Gesamtmächtigkeit des Profils, das vom Untermiozän bis zum Mittelpliozän reicht, beträgt im Westen ca. 2300 m und nimmt nach Osten auf ca. 1600 m ab. Im Westen überwiegt die marine Fazies, die sich nach Osten in einzelne «Zungen» aufspaltet, die marinen Vorstößen entsprechen, und mit entsprechenden Sediment-«Zungen» kontinentaler, von Osten kommender Vorstöße wechsellagert.

Innerhalb der kontinentalen Fazies lassen sich mittels der Säuger 5 Stufen (Arikarean [Untermiozän] bis Hemphillian [Mittelpliozän]), innerhalb der marinen Fazies mittels der Muscheln und Schnecken 3 Stufen [Vaqueros bis Neroly usw.] auseinanderhalten. Ihre stratigraphisch-chronologischen Beziehungen und Begrenzungen lassen sich durch die Wechsellagerung recht präzise angeben (Fig. 1, S. 558).

Eine K-A-Datierung des Barstovian der Caliente fm. in den östlich anschliessenden Cuyama Valley Badlands ergab ein Alter von 15,2 Mio. Jahren (JAMES 1963: 13).

Die Annahme liegt nahe, dass in derartigen Ablagerungen des marinen, bewegten Flachwassers Landsäugerfunde aus älteren – nichtmarinen Schichten aufgearbeitet seien. KLAEHN (1923) hat sogar grundsätzlich für alle Landsäugerfunde in marinen Sedimenten eine sekundäre Umlagerung aus stratigraphisch älteren Schichten angenommen. Dem hat WEIGELT (1927: 93) mit guten Gründen und zu Recht widersprochen. Sicher sind einzelne Fälle sekundärer Einlagerung bekannt (z. B. TOBIEN 1966a). Bei den meisten Vorkommen, so auch in den von KLAEHN zitierten Fällen, hat sich jedoch mit fortschreitender Kenntnis gezeigt, dass eine synchrone Einschwemmung der Landsäuger in den marinen Bereich vorliegt.

## 2.3 Brackwassersedimente

### 2.31 Grössere Becken

In den europäischen Tertiärbecken sind vielfach marine Sedimente von brackischen Serien im Hangenden oder Liegenden begleitet (Pariser Becken [Eozän], Mainzer Becken [Oligozän], Wiener Becken [Miozän]). Hierin sind ebenfalls Landsäugetiere

angetroffen worden, wobei die Anreicherungen unter ähnlichen Bedingungen erfolgten, wie in der vollmarinen Fazies: In einen derartigen Sedimentationsraum werden vom benachbarten Festland mehr oder weniger vollständige Skelettreste eingeschwemmt und durch Strömungen, Wellengang weiter zerlegt, verfrachtet und schliesslich eingebettet.

Hierbei kann es auch zu Frachtsonderungsprozessen kommen, die durch unterschiedliche Transportverhältnisse bedingt sind: Der oberstampische (= oberoligozäne) Cyrenenmergel des Mainzer Beckens ist am «Gross» westlich Alzey (30 km SSW Mainz) lokal in einer organogenen Trümmerkalkfazies entwickelt, die im wesentlichen aus einem groben, in küstennahem Flachwasser offensichtlich stark bewegten Mollusken-schalen-Schill besteht. Hier sind einige Zähne von *Anthracotherium* (= nashorn-grosser Paarhufer von schweineartigem Habitus) angetroffen worden (SCHOTTLER 1936: 32). 1500 m nördlich davon entfernt sind bei Heimersheim in typischer Cyrenen-mergelfazies – grünlichgraue mergelige Tone – zahlreiche Reste von Kleinsäu-gern (vor allem Einzelzähne und Knochenfragmente von Nagern und Insectivoren) und anderen Kleinwirbeltieren gefunden worden (TOBIEN 1954). Die grössten beim Aus-graben und Schlämmen vieler Zentner des Rohmaterials angetroffenen Knochenreste waren das Unterkieferfragment eines kleinen, marderartigen Raubtieres und Schild-krötenpanzerfragmente von einigen cm<sup>2</sup> Grösse.

Die grosswüchsigen Anthracotherien vom «Gross» und die Kleinsäuger von Hei-mersheim (ca. 16 Arten) gehörten sicherlich zur gleichen Faunengemeinschaft, die auf dem nahe westlich bzw. nordwestlich gelegenen Festlande gelebt hat. Durch unter-schiedliche Transportverhältnisse wurden die Faunenelemente postmortal getrennt und andersartig verteilt: Im stark bewegten Wasser und dem entsprechend groben Sediment des Schillkalkes kamen nur die grösseren Skelettreste zur Einbettung. In dem wesentlich ruhigeren Wasser, das die feinkörnigen Cyrenenmergel zur Ablage-rung brachte, waren Skelettreste offenbar nur unterhalb gewisser, relativ niedriger Dimensionen transportfähig.

Derartige postmortale Frachtsonderungen sind naturgemäss im marinen und Süsswasserbereich ebenfalls denkbar und auch realisiert. Sie kommen sogar bei subaerisch transportierten vulkanischen Aschen vor (s. unten S. 570).

### 2.32 Aestuarie

Aestuarine und Delta-Ablagerungen sind durch Wechselfolgen mariner, bracki-scher und limnischer Sedimente mit entsprechenden Evertebratenfaunen sowie, nicht selten, auch Landflore, charakterisiert. Da sie in Sedimentationsräumen, die inter-mediär zwischen meerischem und Süsswasserbereich liegen, gebildet wurden, dürften sie am ehesten unter dem Typus der Brackwassersedimente zu behandeln sein.

Die marinen, vor allem aber die brackischen und limnischen Lagen können auch eingeschwemmte Landsäugerreste enthalten. Ähnlich wie in vollmarinen Sedimenten finden sich hier ebenfalls meistens Einzelzähne, Schädel-, Kiefer- und Knochenfrag-mente, seltener ganze Skelettelemente; vollständige Skelette fehlen oder sind sehr grosse Ausnahmen.

Das alttertiäre Hampshire-Becken an der Südostküste Englands ist in seinem obereozänen bis oligozänen Anteil das Aestuar eines vom westlich gelegenen Festland kommenden Stromes. Die limnischen und brackischen Partien enthalten neben

Evertebraten und Landpflanzen artenreiche Säugetierfaunen des Jungozäns und Alt-oligozäns. Sie wechsellagern mit marinen Horizonten, die umfangreiche Mollusken- und Mikrofaunen (Foraminiferen, Ostracoden) führen (RAYNER 1967: 350, 356).

Eine ähnliche Deltabildung, die vor allem durch ihre Säugetierfaunen berühmt geworden ist, findet sich in der Fayum-Depression südlich Kairo (THENIUS 1959: 253): Über den mittel- und obereozänen marinen Serien der Mokattam-Stufe mit Nummuliten, archaischen Sirenen und Urwalen folgen fluviomarine, aestuarine Schichten. Es sind Deltabildungen eines Urniles mit verkieselten Treibhölzern, Lungenfischen, Riesenschildkröten, Krokodilen, straussartigen Laufvögeln und der ältesten afrikanischen Landsäugetierfauna. Sie weist u.a. die Vorfahren der Proboscidier, die ältesten höheren Primaten, Huf-, Raub- und Nagetiere mit teils europäisch-asiatischen, teils afrikanischen Verwandtschaftsbeziehungen auf.

In den fluviomarinen Schichten dieses alten Nildeltas sind die Erhaltungsbedingungen für die eingeschwemmten Landsäugetier offenbar günstiger als in ähnlichen Vorkommen anderwärts gewesen. So sind weitgehend vollständige Schädel der primitiven Proboscidier *Moeritherium*, *Palaeomastodon*, *Phiomia*, grosser Klippschliefer, und des elefantengrossen *Arsinoitherium* gefunden worden. Neuerdings kennt man auch ein fast komplettes *Moeritherium*skelett (SIMONS 1964).

Ähnlich wie Säugetierreste in marinen Sedimenten sind auch die Vorkommen in Aestuaren und Deltabildungen gut geeignet, stratigraphische Gliederungen, die auf marinen, limnisch-fluviatilen und brackischen Tieren sowie Landpflanzen beruhen, zusammenzuschalten und gegenseitig zu übertragen. In weitem Masse sind hierfür die aestuarinen Folgen des Hampshire-Beckens und der Insel Wight herangezogen worden, vor allem für den Vergleich mit den gleichaltrigen Serien im Pariser und belgischen Tertiärbecken (BLONDEAU et al. 1965: 200).

## 2.4 Quellabsätze

Die Überlieferungsmöglichkeiten tertiärer Quellabsätze sind nicht besonders günstig. Quellen liegen überwiegend in Gebieten, die nachfolgender Abtragung besonders ausgesetzt sind. Gelegentlich kommt es jedoch zur Erhaltung vor allem kalkiger Quellsedimente. Ein bekanntes Beispiel ist der Thermalsinter von Böttingen auf der Schwäbischen Alb (13 km nördlich Tuttlingen/Donau) (HÖLDER 1957, WESTPHAL 1959).

In einer 400 m langen, 10 m breiten Spalte trat im Obermiozän eine Thermalquelle aus, beide bedingt durch den jungtertiären Vulkanismus auf der Schwäbischen Alb. Das in dem kohlenstoffreichen Wasser gelöste Calciumkarbonat wurde in Sinterkalklagen an den Wänden der Spalte und ausserhalb davon ausgeschieden. Dieser Kalktuff enthält Lagen von Blättern, zahlreiche Insekten und Myriapoden, ferner Spinnen, Asseln und Skorpione. Sie wurden rasch vom ausfallenden Kalk übersintert und sind als Hohlformen erhalten.

Von Wirbeltieren sind Abdrücke von Vogelfedern sowie Skelette und Skelettreste von Fröschen, Eidechsen, Schlangen und Säugetieren bekannt, allerdings nur in wenigen Funden. Die Säugetiere gehören zu Fledermäusen, hamsterartigen (*Cricetodon*) und pfeifhasenartigen (*Prolagus*) Nagern. Ähnlich den Wirbellosen liegen auch die meisten Wirbeltiere in Hohlraumerhaltung vor, wobei sich der Skelettrest im Hohl-

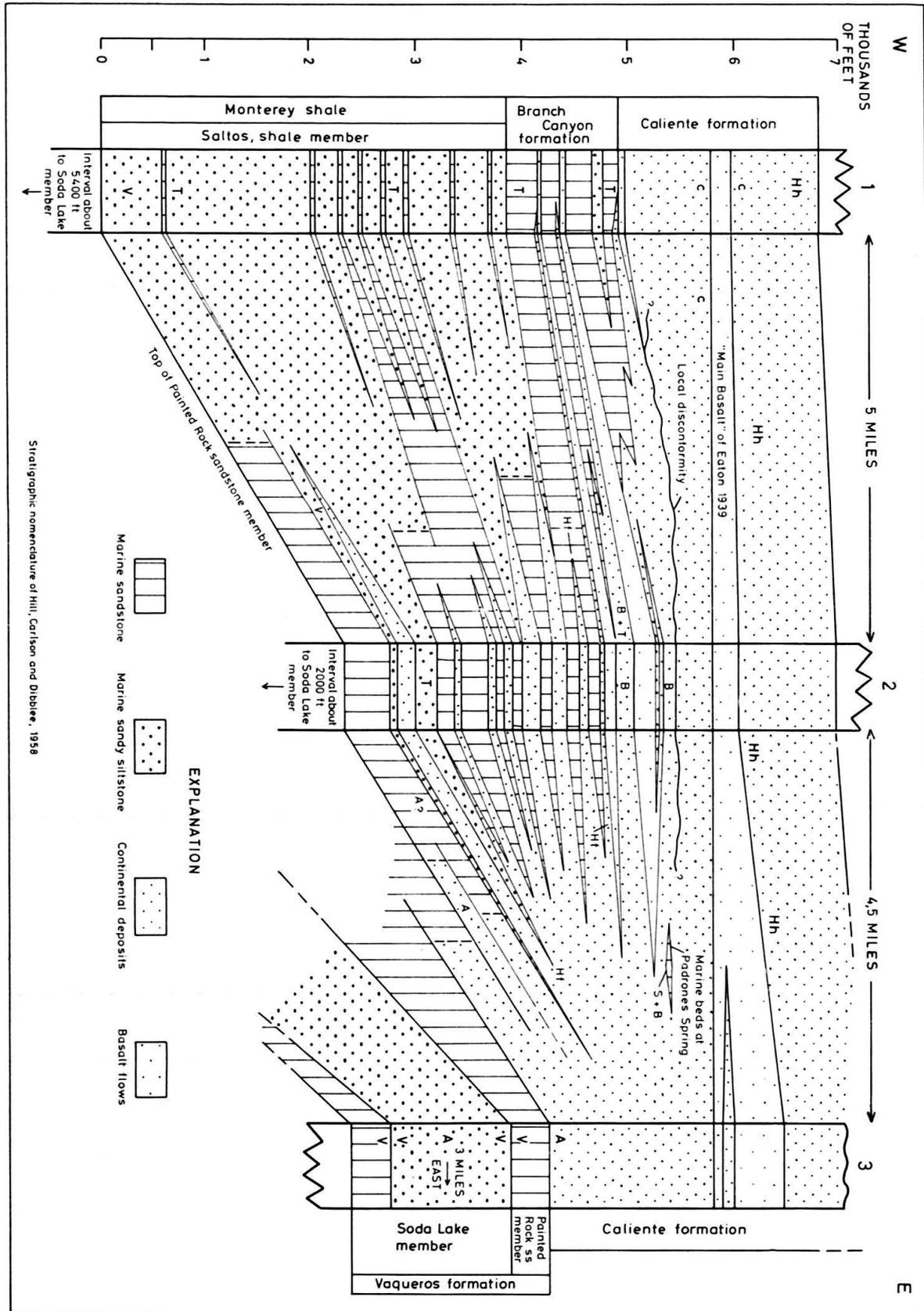


Fig. 1 Verzahnung mariner, molluskenförender Schichten mit kontinentalen, säugerförenden Schichten im Miozän und Pliozän der östlichen Caliente Range (nördl. Los Angeles, Kalifornien/USA). Erklärung der Abkürzungen: Kontinentale Säugerstufen: Hh: Hemphillian (Mittelpliozän); C: Clarendonian (Unterpriozän); B: Barstovian (Obermiozän); Hf: Hemingfordian (Mittelmiozän); A: Arikareean (Untermiozän). Marine Molluskenstufen: V: Vaqueros (Untermiozän); T: Temblor (Mittelmiozän); S: Neroly + Cierbo + Briones (Obermiozän). (Nach REPENNING & VEDDER 1962).

raum befindet, dieser selbst dem ehemaligen Weichkörper entspricht. Hierbei können auch Abdrücke und Abformungen der Weichteile überliefert sein, z. B. Flughaut und Ohrenpartie an den Fledermausresten.

### 2.5 Lakustrine Sedimente

Unter den Süßwasserablagerungen mit Seencharakter können 3 Typen – z. T. mit Übergängen – unterschieden werden: 1. Ablagerungen kleiner Seebecken mit Durchmessern von einigen hundert Metern, 2. Süßwassersedimente von seeartigem Habitus mit grösserer flächenhafter Ausdehnung: Mehrere bis viele Zehner km<sup>2</sup>. Vielfach stellen sie Aussüßungen vorhergehender mariner und/oder Brackwassersedimentationsbecken dar, was für den erstgenannten Typus im allgemeinen nicht gilt, 3. kontinentale Restseen mit Evaporiten (Gips, Anhydrit).

#### 2.51 Kleine Seebecken

Das europäische Tertiär hat eine ganze Anzahl von Säugerlagerstätten dieser Art aus nahezu allen Stufen geliefert. Ein typisches Beispiel hierfür ist das Höwenegg (JÖRG 1953, JÖRG, REST & TOBIEN 1955, TOBIEN & JÖRG 1959, TOBIEN 1959a). Die Fundstelle liegt im nördlichen Bodenseegebiet, 8 km nördlich von Engen (Hegau). In einer 15 m mächtigen Wechselfolge von Süßwassermergeln und eingeschwemmten vulkanischen Tuffen wurden im Laufe planmässiger Grabungen von 1950–1963 ausser pflanzlichen Resten (vor allem Blättern und *Celtis*-Früchten) Ostracoden, kleine Süßwasserschnecken der Gattungen *Planorbis* und *Ancylus*, Süßwasserfische (Weissfische, Welse, Schleien), eine fusslose Eidechse der Gattung *Ophisaurus* (JÖRG 1965), Land-, Sumpf- und Weichschildkröten sowie zahlreiche Reste von Säugetieren angetroffen. Nach letzteren ergibt sich als Alter der Seeablagerungen Unterpliozän (Pontium).

Unter den Säugetieren herrschen vor: ein grosses *Hipparion* (dreizehiger Pferdeverwandter) sowie Antilopen der Gattung *Miotragocerus*. Ferner sind 2 Nashörner (*Aceratherium* und *Dicerorhinus*), der krallenbewehrte, pferdegrosse, ausgestorbene Unpaarhufer *Chalicotherium*, ein geweihloser Zwerghirsch der Gattung *Dorcatherium*, ein Muntjac-Hirsch mit einfachem Gablergeweih, die Rüsseltiere *Mastodon* und *Deinotherium*, der pfeifhasenartige *Prolagus* sowie Raubtiere (der löwengrosse *Machairodus* mit dolchartigen oberen Eckzähnen und der Hyänenvorfahr *Ictitherium*) angetroffen worden. Bemerkenswert an diesem Vorkommen ist, dass ein grosser Teil der Säugerfunde aus  $\pm$  vollständigen Skeletten besteht (Fig. 2). So liegen vor von:

*Hipparion*: 13 Skelette oder Teile davon

*Miotragocerus*: 12 Skelette oder Teile davon

*Aceratherium*: 2 Skelette.

*Dorcatherium* und der Muntjac-Hirsch sind ebenfalls durch ein Skelett, *Deinotherium* durch grosse Teile davon vertreten. Daneben sind zahlreiche Einzelfunde dieser und der anderen genannten Säuger getätigt worden.

Für die Todesursache der Säugetiere können nur Vermutungen angegeben werden: Ertrinken im See als Folge von Vulkanausbrüchen (die durch die Tuffite im Profil an-

gezeigt sind), Jagd durch Raubtiere, Unglücksfälle beim Tränken oder Tod auf dem Festland mit anschliessender Einschwemmung der Kadaver in den See. Die Skelette liegen im wesentlichen in einem Schichtstoss von ca. 4 m verteilt, die Anfrachtung der Kadaver auf den Seegrund hat sich somit über einen längeren Zeitraum abgespielt. Stärkere Wasserbewegung kann dabei nicht vorhanden gewesen sein, sonst wären die Skelette nicht im Verband geblieben. Stillwasserverhältnisse sind damit angezeigt (siehe hierzu auch JÖRG 1956: 205). Aus Fig. 2 ist jedoch eine West-Ost-Orientierung der Wirbelsäulen mit nach Westen gewendeten Schädeln bei der überwiegenden Zahl der Skelette ersichtlich. Aus der Mächtigkeitsabnahme der Fundschichten nach Westen sowie aus anderen Sedimentmerkmalen ist in westlicher Richtung die Uferregion des ehemaligen Seebeckens, das nach den geologischen Befunden (SCHREINER 1963: 411) einen Durchmesser von ca. 1 km hatte, zu suchen.

Offenbar sind die auf den Seeboden abgesunkenen Kadaver in West-Ost-Richtung eingeregelt worden, wobei der Kopf als eine Art Anker wirkte und in das Strömungsluv zeigte. Hinweise auf die Wirksamkeit einer schwachen Bodenströmung geben auch die unvollständig überlieferten *Hipparion*- und Antilopenskelette. Ihre Extremitäten, z. T. auch Schädel und Halswirbelsäule, sind noch in der Einbettungslage angeordnet (Fig. 2), die fehlenden Skelettelemente wurden offensichtlich vor der endgültigen Zudeckung durch Sediment durch diese Strömung abtransportiert. Gleiche, West-Ost orientierte Einregelungserscheinungen konnte Herr Dozent Dr. ROTHAUSEN-Mainz an Lagen von Pflanzenhäcksel und kleinen, turmförmigen Landschnecken der Gattung *Abida* mit statistischen Methoden ermitteln.

Dass die Erhaltung vollständiger Landsäugerskelette in derartigen kleineren Seebecken mit Stillwasserverhältnissen am Seeboden ein Charakteristikum dieses Lagerstättentypus ist, bezeugt auch die mitteleozäne (lutetische) Fundstelle von Messel, 6 km nördlich Darmstadt (Hessen). (TOBIEN 1955a, 1957a, MATTHESS 1966). Das Sediment dieser ca. 3/4 km<sup>2</sup> grossen Lokalität ist ein dunkler, bituminöser Pelit, der aus einer gyttjaartigen Stillwasserablagerung hervorgegangen ist. Das ehemalige Seebecken dürfte – nach den gegen die heutigen Ränder auftretenden, gröber klastischen Sedimenten zu schliessen – nicht wesentlich grösser als der heutige Umfang des Vorkommens gewesen sein.

Ausser Nadeln von Süsswasserkieselchwämmen (HEIL 1964), eingeschwemmten und/oder eingewehten Blättern, Samen, Früchten und Insekten finden sich Wirbeltiere aller Klassen. Als eigentliche Seebewohner kommen vor: Barsche, kleine Lachsartige sowie die heute nur noch in nordamerikanischen Binnengewässern lebenden grossen Raubfische *Amia* und *Lepisosteus*.

Als «amphibische» Formen kann man den Frosch *Propelodytes*, die Sumpf- und Weichschildkröten sowie die Krokodilier (BERG 1966) gelten lassen. Landbewohner sind verschiedene Vogelarten, darunter ein riesiger Laufvogel der auch im Eozän Nordamerikas verbreiteten Gattung *Diatryma* (BERG 1965) sowie die Säugetiere.

Unter ihnen sind – ähnlich wie bei den anderen Wirbeltieren – teilweise in vollständigen Skeletten vertreten: Insektivoren, ein Condylarthre (*Kopidodon*) mit raubtierhaften Zügen, Fledermäuse, Nagetiere sowie 2 Arten der pferdeartigen Unpaarhufergattung *Propalaeotherium*.

Sauerstoffmangel am Seeboden sowie Feinkörnigkeit des Sedimentes haben ferner zur Erhaltung von Weichteilen geführt: Melanophoren und Flossenhaut von Fischen,

Lage der Skelette aus den Höwenegg-Grabungen 1950-58

Stellung der Extremitäten, soweit sie während der Bergung der Skelette erschichtlich waren

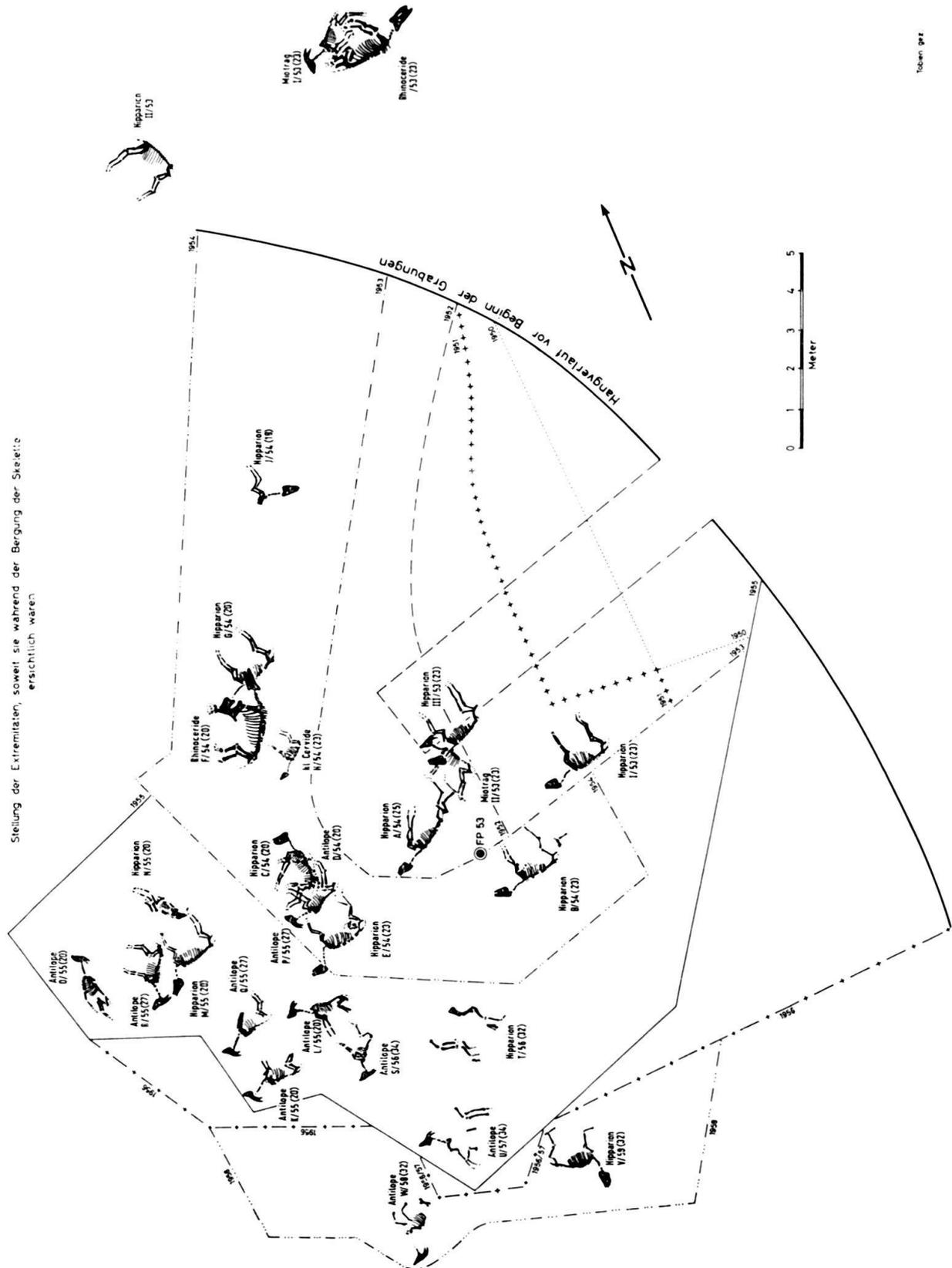


Fig. 2 Lageskizze der während der Höwenegg-Grabungen 1950-1958 angetroffenen Säugetierskelette. Linien mit Jahreszahlen markieren den Fortschritt der Grabungen in der Richtung von Ost nach West in den Jahren 1950-1958. (Nach TOBIEN & JÖRG 1959). 6)

6) Für die Überlassung des Druckstockes bin ich dem Vorstand des Naturwiss. Vereins Karlsruhe zu besonderem Dank verbunden.

Federn von Vögeln, Flughaut bei Fledermäusen und Schwanzhaare von *Propalaeotherium* und des murmeltiergrossen Nagers *Ailuravus* (TOBIEN 1957a).

Mehr oder minder vollständige, im Verband befindliche Skelette und – in extremen Fällen – Weichteilüberlieferung sind Charakteristika dieses an Stillwasser gebundenen Lagerstättentypus.

### 2.52 Binnenseen grösserer Ausdehnung

In Seeablagerungen grösserer Ausdehnung sind Verfrachtungen stärkeren Ausmasses und damit Zerlegung der Skelette in kleine und kleinste Einzelteile zu erwarten, wengleich ganze Skelette oder Teile davon vorkommen können. Letzteres ist aber nur ausnahmsweise der Fall. Dieser Lagerstättentypus ähnelt darin den marinen und Brackwasservorkommen.

Ein Beispiel bieten die Hydrobienschichten des jüngeren Aquitaniums in der kalkig-mergeligen Randfazies am Westrand des Mainzer Beckens. Der grosse Steinbruch von Budenheim (westlich Mainz) liefert hieraus seit Jahrzehnten Säugetiere. Sie kommen in zweierlei Weise vor: Selten und verstreut in den gut geschichteten Kalken und Mergeln finden sich Reste grösserer Arten, darunter auch zusammenhängende Skeletteile und sehr selten, wie ein von ROMAN (1924) beschriebenes Skelett des Nashornes *Dicerorhinus tagicus* erwies, auch vollständige Objekte.

Angereichert in bestimmten, tonig-mergeligen, dünnen Lagen zwischen Kalkbänken kommen ferner Kleinsäuger (Insectivoren, Kleinraubtiere, Fledermäuse, Nager, der hasengrosse primitive Paarhufer *Cainotherium*, hasenartige Nager usw.) zusammen mit Resten von Süsswasserfischen (Otolithen), mm-grossen Hautverknöcherungen von *Ophisaurus* (fusslose Eidechse) vor. Durch Schlämmen und Sieben grösserer Mengen des Sediments – im Zentnerbereich – können Kieferbruchstücke, Einzelzähne und isolierte, oft fragmentierte Skeletteile in grösserer Menge gewonnen werden. Im Gegensatz zu den selteneren und weiter verstreuten Resten der grösseren Säuger sind die Micromammalier dichter und gleichmässiger in den mergeligen Tonlagen verstreut. Offensichtlich wurden die kleinen Skelettreste durch schwache Strömungen am Boden des Seebeckens auf einen grösseren Bezirk verteilt.

Ein weiteres, hierher gehörendes Beispiel, in dem die biostratonomischen und ökologischen Befunde besonders beachtet und dargestellt werden, liefert die aus 23 Arten bestehende Säugerfauna von Vösendorf aus den pannonen (= unterpliozänen) Ablagerungen eines grösseren, etwa den Bereich des heutigen Wiener Becken einnehmenden Süsswassersees (PAPP & THENIUS 1954).

### 2.53 Restseen mit Evaporiten

Zu den historisch ältesten Fundstellen fossiler Säugetiere gehört die von CUVIER zu Anfang des vorigen Jahrhunderts beschriebene Fauna aus den obereozänen bzw. unteroligozänen Gipsvorkommen des Montmartre im Stadtgebiet von Paris. 3 mehrere m mächtige Gipsbänke sind durch Mergel mit Ostracoden und einer spärlichen brackisch-marinen Molluskenfauna getrennt (DE LAPPARENT 1967: 21). Die Gipslager, deren oberstes die berühmte Fauna geliefert hat, sind in weitgehend abgeschlossenen Binnenseen entstanden. Diese sind aus einer Brackwasserfazies, die sich nach Nord-Westen in einen Golf öffnete, hervorgegangen. Unter der Einwirkung eines warmen

Trockenklimas erfolgte dann in den toten Restseen die Ausscheidung des  $\text{CaSO}_4$ . In die Seen wurden die Säugerreste eingeschwemmt, wobei mehrfach auch vollständige Skelette erhalten blieben (z. B. Skelette des grossen pferdeartigen Unpaarhufers *Palaeotherium magnum*, des Paarhufers *Anoplotherium*, von Nagetieren und Beuteltieren).

Ein dem Typus nach sehr ähnliches und auch gleichaltriges Vorkommen stellt die Fauna aus den Gipsen von Mormoiron (Vaucluse) im südlichen Rhônetal dar. Auch hier ist ein sehr vollständiges Skelett von *Palaeotherium magnum* mitten in einer Gipsbank angetroffen worden (ROMAN 1922).

Es wäre zu prüfen, ob die gipsführenden Mergel am Fusse des Hohenhöwen im Hegau (nördliches Bodenseegebiet) mit einer kleinen obermiozänen Säugerfauna (STEHLIN 1926, TOBIEN 1957b: 196) Ablagerungen eines ähnlichen Restsees, hier inmitten des Sedimentationsgebietes der Oberen Süsswassermolasse bzw. der Juranagelfluh, darstellen. Bisher wurde der Gipsgehalt auf Solfatarentätigkeit im Zusammenhang mit dem Hegauvulkanismus zurückgeführt.

Es ist eine offene Frage, ob derartige Lagerstätten, wie die eben geschilderten, bei Binnenseeablagerungen oder eher bei Brackwasserbildungen zu klassifizieren sind. Der abgeschlossene Charakter derartiger gipsführender Mergelserien spricht eher zugunsten einer Binnenseenatur.

## 2.6 Braunkohlen

In Braunkohlen (Ligniten) sind normalerweise die aus Calciumphosphat bestehenden Skelette der Wirbeltiere nicht erhaltungsfähig. Dies gilt in gleicher Weise für die kalkigen Skelette von Wirbellosen (Muscheln, Schnecken z. B.). Sie werden durch Huminsäuren, die während des Vertorfungs- und Inkohlungsprozesses entstehen, aufgelöst. Nur dort, wo die Huminsäuren durch kalkreiche Wässer, die in die Braunkohlensümpfe hineingelangten, neutralisiert wurden, sind Erhaltungsmöglichkeiten gegeben. Calciumkarbonatische Wässer können aus umliegenden Hochgebieten, in denen kalkige Sedimente der Abtragung unterliegen, angeliefert werden. Derartige Fälle sind selten. Ein Beispiel grösseren Ausmasses liefern die Braunkohlenvorkommen des Geiseltales südlich Halle/Saale in Mitteldeutschland (MATTHES 1958, KRUMBIEGEL 1962).

Die hier in grossen Tagebauen seit Jahrzehnten abgebauten Braunkohlen kommen in drei, durch sandige Zwischenmittel getrennten, zusammen bis zu 150 m mächtigen Flözen vor. Nach den paläontologischen Befunden gehört die «Oberkohle» und die «Mittelkohle» in das mittlere Eozän (Lutetium), die «Unterkohle», zumindest mit ihren tiefen Teilen, in das Untereozän (Cuisium) (FISCHER 1964: 71). Die Fossilvorkommen sind vor allem von WEIGELT und Mitarbeitern in den dreissiger Jahren planmässig ausgegraben und untersucht worden, die Grabungen werden bis heute durch das Geologisch-Paläontologische Institut der Universität Halle/Saale, weitergeführt. Neben Wirbellosen (Schnecken, Flusskrebse, Ostracoden, Insekten) sind vor allem Wirbeltiere, darunter zahlreiche Säugetiere, vielfach in vollständigen Skeletten, zutage gekommen: Insectivoren, Fledermäuse, Raubtiere, Nagetiere, niedere Primaten, pferde- und tapirartige Unpaarhufer, Paarhufer.

Die Fossilien sind nicht über das ganze Profil der Kohlenflöze gleichmässig verteilt, sondern lokal, auf engbegrenzte Stellen lokalisiert. WEIGELT konnte 2 Typen der-

artiger Fossilkonzentrationen unterscheiden: «Leichenfelder» und «Trichter». In den vergangenen Jahren ist ein weiterer Typus aufgefunden worden: «Bachläufe» (KRUMBIEGEL 1962: 756). Die Leichenfelder enthalten die zusammenschwemmten Kadaver von Wirbeltieren, die durch jahreszeitliche Überschwemmungen und Hochwässer erfasst und getötet wurden oder in den austrocknenden Resttümpeln umkamen. 17 solcher Leichenfelder wurden bis 1961 ausgegraben, die ersten mit einer Ausdehnung von mehreren hundert m<sup>2</sup> (WEIGELT 1934, 1939).

Die Trichter entsprechen kleinen Teichen meist von mehreren Zehnern m<sup>2</sup> Fläche (WEIGELT 1934, 1939), die in saisonbedingten Trockenzeiten für viele Wasserbewohner der Braunkohlenwälder (Wasserschnecken, Fische, Salamander, Schildkröten, Krokodile) letzte Zufluchtsplätze bildeten. Landbewohnende Wirbeltiere, darunter auch die Säuger, suchten diese Wasserstellen als Tränkplätze auf, wobei manche unter ihnen verunglückten, in den Teichen ertranken und am Boden mit ihren Skeletten vielfach vollständig konserviert wurden. Die Trichter sind durch Auslaugung des im tieferen Untergrunde lagernden permischen Salzes entstanden. Die dabei entstehenden Hohlräume stürzten teilweise ein, wobei sich auf der eozänen Landoberfläche kleinere, dolinenartige Senken bildeten, die sich in den Regenzeiten mit Wasser füllten, wobei diese Teiche in Trockenzeiten als Tierfallen fungierten.

Die Uferstreifen ehemaliger Bachläufe, die in das Braunkohlenmoor hineinfließen, haben stellenweise Ansammlungen von Säugetierleichen geliefert. Die Tiere dürften in den morastigen Uferzonen der Bäche, zu denen sie zur Tränke zogen, umgekommen oder Krokodilen zum Opfer gefallen sein. Manche dieser Bachläufe mündeten in Trichter, wobei sich um die Trichter flache Tümpel bildeten, die ebenfalls als Tierfallen wirkten (Fundstellentyp: «Einsturztrichter-Bachlauf», KRUMBIEGEL 1962: 759).

Ähnlich wie in den Vorkommen mit Stillwasserbedingungen (kleine Süßwasserseen, Restseen mit Evaporiten) sind auch für die Geiseltallagerstättentypen vollständige, im Verband befindliche Skelette bezeichnend. Geringe Transportweiten und keine Mehrfachtransportierung der Kadaver sind hierfür massgebend.

Eine Besonderheit der Geiseltalvorkommen bildet die stellenweise extrem günstige Erhaltung von Weichteilen und nichtknöchernen Geweben: So beschrieb VOIGT (1938) Epithelzellen der Flughaut und Knorpelzellen vom äusseren Ohr einer Fledermaus, quergestreifte Muskulatur vom Femur einer anderen Fledermaus, Epithelzellen mit Zellkern aus einer Froschepidermis, Haare von Säugern, Federn von Vögeln, Chromatophoren von Fischen usw. Sauerstoffarmes Stillwasser ist auch hierfür mitverursachend.

### 2.7 *Fluviolakustrine Sedimente von Molassecharakter*

Die höheren Teile der tertiären Sedimentfüllung des Molassebeckens im nördlichen Vorland der Alpen werden als obere Süßwassermolasse bezeichnet. Sie hat zahlreiche Fundpunkte mit Säugetieren geliefert. Die Sedimente bestehen dort, wo sie Säugerreste enthalten, aus Sanden und/oder weichen Sandsteinen mit eingeschalteten Konglomeratlinsen, aus Silten, Schluffen, Tonen und Mergeln. Die Sedimente bezeugen teils Flussläufe mit Überschwemmungsarealen, teils langsam fließende Gewässer, Altwässer und Seen.

Die Säuger weisen auf obermiozänes (tortonisch-sarmatisches) Alter hin, die höchsten Lagen gehören eventuell schon in das untere Pliozän (Pontium, DEHM 1949: 28). Aus dem deutschen Anteil der oberen Süßwassermolasse sind nahezu 200 Säugerfundstellen – darunter allerdings auch solche mit nur wenigen Objekten – bekannt geworden (DEHM 1955: 87). Ähnlich dicht sind die Funde im österreichischen und schweizerischen Anteil der Oberen Süßwassermolasse.

Die Erhaltung der Fundstücke ist recht charakteristisch: Vollständige Skelette oder Skeletteile sind selten. Dazu gehören z. B. Funde der Rüsseltiere *Mastodon* und *Deinotherium*, der Schweineartigen *Hyotherium* und *Listriodon*, des Unpaarhufers *Chalicotherium* (DEHM 1949: 4). Vorherrschend sind jedoch isolierte, oft fragmentierte Knochen und Zähne, manchmal durch Transport im fließenden Wasser abgerollt, dazu Schädel und Unterkieferbruchstücke. Hierin bestehen Ähnlichkeiten mit marinen Säugerlagerstätten (s. o. S. 554).

Häufig sind die Überreste zusammengeschwemmt und bilden dünne Lagen und Linsen in den Sanden und Silten, während das über- und unterlagernde Sediment fossilifer ist oder nur spärliche und verstreute Reste enthält. In diesen Anreicherungs-lagen finden sich in Begleitung der Säuger fast immer Fluss- und Teichmuscheln (*Unio*, *Anodonta*), Land- und Süßwasserschnecken, Ostracoden, Süßwasserfische, Land-, Sumpf- und Weichschildkröten (Testudiniden, Emydiden, Trionychiden) und Krokodile; Fische und Reptilien dabei in ähnlicher Erhaltung wie die Säuger. An manchen Plätzen kommen dazu noch meist schlecht erhaltene Pflanzenreste. Dies sowie der ökologische Charakter der Säugetiere selbst spricht für ein Waldbiotop mit mehr oder weniger dichten, teils trockeneren, teils feuchteren Wäldern, die von vielen Flüssen und Bächen, Altwässern und eingeschalteten Seen durchzogen waren, deren Lage und Verlauf während der Sedimentation der Oberen Süßwassermolasse sich ständig geändert haben dürfte.

Durch Alterstod, Unglücksfälle oder als Jagdbeute verendete Säugetiere gerieten in die Gewässer, ihre Skelette wurden in selteneren Fällen  $\pm$  vollständig eingebettet, häufiger jedoch weiter transportiert und wieder abgelagert, was sich mehrfach wiederholen konnte. Dabei wurden die Skelettreste fragmentiert, auch abgerollt und schliesslich in den erwähnten « Aufarbeitungslagen » zusammengeschwemmt und konzentriert.

Unter ähnlichen fluviolakustren Bedingungen wie im nordalpinen Molassebecken dürften auch viele tertiäre Säugervorkommen im Aquitainebecken Südfrankreichs entstanden sein. Zwischen den alpidisch gefalteten und als Sedimentlieferant fungierenden Pyrenäen im Süden und den jurassischen Kalkplateaus bzw. dem kristallinen Grundgebirge des Zentralplateaus im Norden liegt ein Sedimentationstrog, der zumindest in seinem zentralen und östlichen Teil von Süßwassersedimenten molasseartigen Charakters angefüllt ist.

Ausserhalb Europas findet sich in den Siwalikhügeln Nordwestindiens ein vergleichbares Vorkommen. Die in ihrem tertiären Anteil bis über 4000 m mächtige Siwalikserie klastischer, fluviolakustriner Sedimente ist im südlichen Vorland des Himalaya in einem molasseartigen Trog abgelagert worden. Sie enthält neben Landpflanzen und Evertebraten reiche Säugerfaunen in einem Lagerstättentypus, der dem der Oberen Süßwassermolasse sehr ähnlich ist und vom Mittelmiozän bis in das Pleistozän reicht (DEHM, OETTINGEN-SPIELBERG & VIDAL 1958: 6).

## 2.8 Flussablagerungen

Vorzeitliche Flussablagerungen haben – entsprechend dem Verlauf des ehemaligen Stromes – mehr oder weniger linienförmige Erstreckung im Gegensatz zu den oben behandelten fluviolakustren, flächenhaft ausgedehnten Sedimenten vom Molasse-typus. Ein gutes Beispiel für tertiäre Flußsedimente stellen die sog. «Dinotherien-sande» Rheinhessens, südlich und südwestlich von Mainz, dar. Es sind heute isolierte Reste von meist groben Sanden und Schottern unterpliozänen (pontischen) Alters, die diskordant auf untermiozänen (aquitanen) Kalken und Mergeln des Rheinhessischen Plateaus liegen. Die Vorkommen sind jedoch in unverkennbarer Nord-Süd-Richtung angeordnet. Sie stellen einen unterpliozänen Ur-Rheinlauf dar, der westlich des heutigen Rheines gelegen war, einen westlichen Ur-Nahe- und einen östlichen Ur-Main-Nebenfluss erhielt (BARTZ 1936: 223). Unter den Geröllkomponenten der Schotter finden sich solche südlicher Herkunft, sie erweisen damit eine ähnliche Orientierung des Gewässernetzes wie heute.

Seit fast 150 Jahren sind in diesen Sanden bei Eppelsheim, Bermersheim, Esselborn, Westhofen, am Wissberg bei Gau-Weinheim Säugetiere, neben seltenen Vogel-, Schildkröten und Süßwasserfischresten, gefunden worden. Vollständige Skelette sind nicht bekanntgeworden, selten sind im Verband befindliche Skeletteile; so Schädel, Unterkiefer und weitere Skelettelemente eines Mastodonten, der von HAUPT 1906 ausgegraben wurde (siehe KLAHN 1931: 306, 316–320)<sup>7)</sup>. Es überwiegen mehr oder weniger vollständige Schädel- und Unterkieferreste, isolierte Zähne und fragmentierte Knochen. Zu den bemerkenswertesten Funden gehört der 1836 von KAUP (dem ersten Beschreiber der Fauna) und KLIPSTEIN ausgegrabene vollständige Schädel von *Deinotherium giganteum*, der sich heute im Britischen Museum, London, befindet. Ausgrabungen vor dem II. Weltkrieg haben gezeigt, dass die Säugerreste überwiegend an der Basis der Sande und Schotter, manchmal in Auskolkungen des ehemaligen Flussbettes in den unterliegenden aquitanen Kalken besonders angereichert waren (WAGNER 1947a: 4, 1947b: 174).

Auch hier sind Unglücksfälle, Flutkatastrophen, Jagdbeuten und normaler Alterstod in erster Linie als Todesursachen der Landsäuger zu nennen. Die dadurch in den Fluss geratenen Kadaver wurden flussabwärts verfrachtet, zerfielen beim Transport, die Knochen des Skelettes gerieten aus den Gelenkverbindungen, wurden weiter transportiert, eingebettet, wohl auch durch Verlegung der Flussmäander, durch saisonbedingte Hochwässer wieder aufgearbeitet und schliesslich an Orten nachlassender Fliessgeschwindigkeit endgültig eingesedimentiert. Lebensspuren von Insekten (Puppenwiegen von Dermestiden) auf Knochenoberflächen lassen darauf schliessen, dass Kadaverteile vor der endgültigen Verwesung von Muskulatur, Bändern, Sehnen und Periostrakten zeitweise am Ufer oder auf Sandbänken trocken gelegen haben müssen (TOBIEN 1965: 446).

Auffallend ist, dass unter den ca. 40 Säugerarten nur sehr grosse und mittelgrosse Formen (*Deinotherium*, Mastodonten, Nashörner, pferdeartige Hipparionen, Chalicotherien, Schweineartige, primitive Hirsche, Säbeltiger, Bären-, Hundeartige und Menschenaffen) vertreten sind. Die kleinsten seither angetroffenen Arten gehören Fisch-

<sup>7)</sup> Schädel und Unterkiefer wurden von BERGOUNIOUX & CROUZEL 1960 als *Tetralophodon curvirostris* n. sp. beschrieben.

ottern und Bibern an (TOBIEN 1955b: 20, 25, HÜNERMANN 1966: 231). Eigentliche Mikromammalier (Nagetiere, Insektivoren, Fledermäuse, Kleinraubtiere) fehlen gänzlich. Dies mag mit den Transportbedingungen zusammenhängen. Die groben Sande und Schotter deuten auf Sedimentation in rasch fließendem Gewässer hin, in dem nur grössere Objekte erhalten blieben und abgelagert wurden, während die zerbrechlicheren, zarten Knochen von Kleinwirbeltieren entweder zerrieben oder an Orten mit schwächster Strömung und entsprechend feinkörnigem Sediment eingebettet wurden.

Aus den Dinotheriensanden sind neben den synchronen Säugerarten pontischen Alters auch Zahnreste des oligozänen Paarhufers *Anthracotherium* bekanntgeworden (SCHOTTLER 1936: 59). Sie stammen aus oligozänen Sedimenten, die durch den unterpliozänen Urrhein aufgearbeitet wurden und befinden sich somit auf sekundärer Lagerstätte. Aber auch für einige Elemente der eigentlichen Dinotheriensandfauna ist eine sekundäre Aufarbeitung, in diesem Falle aus obermiozänen Schichten, behauptet worden. Für diese Formen, darunter gewisse Raubtiere und Schweineartige, hat sich aber nachweisen lassen, dass sie entweder auch in anderen Unterpliozänfaunen Europas als Durchläufer («Superstiten») aus dem Obermiozän vorkommen oder aber evoluiertes als ihre obermiozänen Vorläufer sind (TOBIEN 1955b: 28, HÜNERMANN 1961: 132). Danach dürfte die Dinotheriensandfauna, mit Ausnahme der oligozänen Elemente, chronologisch einheitlich sein.

Wie jedoch die Anthracotherienfunde lehren, ist auch bei Ablagerungen des stärker bewegten Süßwassers, ähnlich wie in marinen Sedimenten (s. oben S. 555), mit einer Aufarbeitung älterer Schichten des Untergrundes und damit der Einlagerung stratigraphisch älterer, heterochroner Faunenelemente zu rechnen<sup>8)</sup>. Die tatsächlich beobachteten Fälle sind jedoch relativ selten und können durch genaue morphologische Untersuchung, manchmal schon durch stärkere Abrollung oder andersartigen Erhaltungszustand meist erkannt werden.

Ein nach Entstehung, Alter und ökologischer Zusammensetzung den rheinhessischen Dinotheriensanden sehr ähnliches Vorkommen ist Charmoille (Berner Jura): Grobsandige und konglomeratische Ablagerungen eines von den Vogesen nach Süden gerichteten unterpliozänen Flußsystems enthalten eine ebenfalls nur aus grossen und mittelgrossen Säugern bestehende, in z. T. fragmentierten Einzelementen vorliegende Säugerfauna (H. SCHAEFER 1966).

### 2.9 Saisonbedingte Kontinentalablagerungen

Im Mittelmeergebiet, im Vorderen Orient und in Ostasien findet sich nicht selten ein Lagerstättentypus, der Anreicherungen von Säugerresten in oft dichter Packung in linsen- oder nesterartigen Vorkommen enthält. Beispiele hierfür bieten vor allem die sog. *Hipparion*-Faunen des Unterpliozäns (Pontiums), wie Veles (heute Titov-Veles, Jugoslawien), Pikermi bei Athen, Samos (Ägäis), viele Lokalitäten der chinesischen *Hipparion*-Fauna (KURTÉN 1953: 52 ff.). Auch Maragheh (NW-Iran) ist hierher zu stellen (TOBIEN 1968 b: 55–57), ebenfalls wohl die meisten der türkischen Fundorte (OZANSOY 1965).

Kennzeichnend für diesen Lagerstättentypus, zu dem auch eine Reihe der nordamerikanischen Säugerfundorte, speziell der Great Plains und in den intramontanen Senken der Rocky Mountains zu rechnen sein dürften, ist:

<sup>8)</sup> So machte DEHM (1949: 15) einen eozänen *Lophiodon*-Zahn aus der obermiozänen Oberen Süßwasser-Molasse von Stätzing bei Augsburg bekannt.

1. Das Vorkommen von noch im Verband befindlichen Skeletteilen.
2. Das Zusammenvorkommen verschiedener Altersstufen der gleichen Spezies in statistischer Gruppierung.
3. Das Vorherrschen einer oder weniger Spezies in bestimmten Nestern eines Fundgebietes, während andere Arten zurücktreten, die dann in benachbarten Linsen häufig auftreten können.

Zu 1. Von Pikermi, Samos und Veles sind artikulierte Extremitätenteile von *Hipparion* und anderen Huftieren bekannt und beschrieben (ABEL 1927: 155, SCHLOSSER 1921: 23, 33, 36). Bei unseren Grabungen in Maragheh 1967 (TOBIEN 1968b: 55) fanden sich in fast allen 9 von uns untersuchten Knochenlinsen neben Einzelknochen zusammenhängende Wirbelsäulenteile, distale Extremitäten, Schädel mit anhängendem Unterkiefer oder vordersten Halswirbeln von *Hipparion*, Giraffen, Antilopen oft in wirrer Lagerung. Dieser Befund erweist einen nicht sehr langdauernden und nicht sehr weitreichenden Transportvorgang, da bei der definitiven Einbettung die Einzelknochen zumindest noch durch Bänder und Sehnen im Verband gehalten worden sind.

Zu 2. SCHLOSSER (1921: 23) und besonders KURTÉN (1953: 55–69) haben die Altersgruppierung von *Hipparion*, Antilopen, Nashörnern, anderen Huftieren und des hyänenartigen *Ictitherium* in den pontischen Faunen von Veles bzw. Nordchina untersucht. Mittels der Gebisse liessen sich z. B. bei *Hipparion* Altersstadien von 0–2 Monaten bis zu 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahren und zu voll erwachsenen bis senilen Individuen auseinanderhalten. Hier wie bei den anderen Huftieren und *Ictitherium* zeigt sich ferner bei größeren Materialmengen und statistischer Auswertung, dass die verschiedenen Altersstadien zu Gruppen angeordnet sind, die offensichtlich altermässig jeweils um 1 Jahr differieren. SCHLOSSER (1921) und vor allem KURTÉN (1953: 69 ff.) folgerten daraus, dass derartige Konzentrationen von Säugerresten durch plötzliche Vernichtung von Herden oder Teilen davon infolge jahreszeitlich bedingter Hochwässer und Überflutungen zustande gekommen seien.

Damit würden in diesem Lagerstättentypus echte Populationen einer Art oder Unterart, bzw. Teile davon vorliegen. Die in derartigen Konzentrationen vertretenen Individuen haben gleichzeitig gelebt und sind in der Folge eines katastrophalen Ereignisses gleichzeitig zugrunde gegangen. Dies würde im strengen Sinne der Definition einer Population entsprechen. Die Vorteile dieses Lagerstättentypus für populationsgenetische Untersuchungen sind offensichtlich und von KURTÉN (1953) bereits ausgewertet worden. Die bisher behandelten Vorkommen sind demgegenüber das Ergebnis eines mehrere oder viele Generationen umfassenden und entsprechend lange andauernden postmortalen Anreicherungs- bzw. Ausleseprozesses. Definitionsgemäss – im Sinne der Genetik – stellen sie keine Populationen dar, wenngleich sie in vielen Fällen wie Populationen angesehen werden können. Für die meisten Vorkommen niederer Vertebraten und von Wirbellosen gilt Ähnliches<sup>9)</sup>.

Zu 3. KURTÉN (1953: 71) hebt diesen Sachverhalt für die von ihm untersuchten chinesischen *Hipparion*faunen hervor. Wir fanden Ähnliches in den von uns untersuchten neun Knochennestern («pockets») im Unterpliozän östlich Maragheh: In einer Knochenlinse herrschten die Reste von *Hipparion*, in einer anderen solche von Antilopen, in einer dritten die von Giraffen vor (TOBIEN 1968b: 56). Offensichtlich

<sup>9)</sup> Mit BRINKMANN (1929) können derartige Individuenmengen als «Pleten» bezeichnet werden.

haben die saisonbedingten Regenfluten und Hochwässer Herden verschiedener Arten, bzw. Artengruppen erfasst und zu den Knochenlinsen zusammengeschwemmt.

### 2.10 *Subaerische vulkanische Aschen*

Gewisse tertiäre Säugervorkommen stehen im stratigraphischen Verband mit vulkanischen Gesteinen, teils Laven, teils Tuffen und Aschen oder beiden. Darauf beruhen die Möglichkeiten radiometrischer, absoluter Altersdatierungen mittels der Kalium-Argon-Methode, die in Nordamerika zu so bemerkenswerten Ergebnissen geführt hat (EVERNDEN, SAVAGE, CURTIS & JAMES 1964). Vielfach finden sich die Säugerreste auch direkt in den Tuffen, wobei 2 Möglichkeiten gegeben sind: Einmal können die Tuffe in ein Seebecken eingespült oder auch unmittelbar durch die Eruption eingeworfen und zusammen oder alternierend mit den eigentlichen Seesedimenten abgelagert worden sein. Bei dieser subaquatischen Sedimentation verhalten sich die Tuffe nicht anders als klastische Sedimente. Viele der mit Pryoklastika vergesellschafteten Säugerfundpunkte gehören diesem Typus an, wie z. B. die unterpliozäne Höwenegg-Schichtfolge (s. oben S. 559, abgesehen von den in das Seebecken eingeflossenen Tuffmuren) oder die obermiozäne Seebeckenfüllung von Oeningen am Bodensee (RUTTE 1956: 163) oder die im deutschen und schweizerischen Bodenseegebiet weit hin verfolgbaren Tufflagen in der Oberen Süßwassermolasse (HOFMANN 1959).

Daneben existiert aber noch ein 2. Typus: Vulkanische Tuffe und Aschen, die auf dem festen Lande, nicht unter permanenter Wasserbedeckung, abgelagert wurden und bei denen der Massentransport in Form von Schlammströmen, Muren und dgl. erfolgte.

In Deutschland sind 2 derartige Vorkommen bekannt: Limburg an der NW-Ecke des kleinen vulkanischen Kaiserstuhlgebirges im südlichen Oberrheingraben, 25 km nordwestlich Freiburg i. Br. (TOBIEN 1958, 1959b: 21) und Echzell, an der Südwestecke des Vogelsbergvulkanes, 34 km nordnordöstlich Frankfurt/Main, einer ebenfalls tertiären Vulkanruine (TOBIEN 1953). Beide Lokalitäten gehören in das ältere Miozän (Burdigalium).

An der Limburg ist eine Wechselfolge von vulkanischen Tuffen, Basalt- und Limburgitströmen aufgeschlossen (Geolog. Landesamt 1959: 95). In 2 feinkörnigen Tufflagen sowie in einer kleinen, nur wenige Meter horizontal ausgedehnten und in einen der Limburgitströme eingelagerten Tufflinse fanden sich Reste von Kleinsäufern (Insektivoren, kleiner Marderartiger, Nager, Hasenartiger) sowie Kleinreptilien. Grösste angetroffene Skelettelemente waren ein Rhinocерiden-Backenzahnfragment sowie einige, nur wenige cm<sup>2</sup> grosse Plattenfragmente von Land- oder Sumpfschildkröten. Ausgesprochene Wasserbewohner (Fische, Süßwassermollusken) fehlen, ebenso fehlen klastische oder karbonatische Sedimente, die auf eine perennierende, subaquatische Sedimentation schliessen lassen.

Ähnlich sind die bei Echzell angetroffenen Verhältnisse: In 2,5 bis 3 m tief aufgegebenen, zersetzten Tuffen mit grossen Auswürflingen, vor allem im tieferen Teil, fanden sich in einer Lage in 2,2 bis 2,5 m Tiefe zahlreiche Reste grosser Säuger (Mastodonten, Rhinocерiden, grosser Amphicyonide, Schweineartiger) zusammen mit wenigen Kleinsäufern. In 1,1 m Tiefe wurde eine ca. 20–30 cm starke, feinkörnige Tufflage ohne Bomben, angefüllt mit Kleinsäufern und anderen Kleinwirbeltieren an-

getroffen. Auch hier fehlen Fische und sonstige vollaquatische Organismen sowie nichtvulkanogene Sedimente, die auf dauernde Wasserbedeckung schliessen lassen. Kieferfragmente, Einzelzähne, isolierte, überwiegend zerbrochene Einzelknochen sowie viele Knochensplitter bilden in beiden Fällen das Knochengut, im Verband befindliche Skeletteile fehlen gänzlich.

Vermutlich ist in beiden Lokalitäten die Ortsstellung der Skelettreste durch einen subaerischen Massentransport, durch Schlammströme, Tuffmuren u. dgl. erfolgt, wobei in Echzell – mit oberem Kleinsäuger- und tieferem Großsäugerhorizont – möglicherweise Frachtsonderungsprozesse mitgespielt haben; in ähnlicher Weise wie bei subaerisch transportierten Sedimenten durch Schichtfluten u. dgl. Frachtsonderungen nach Korngrößen erfolgen.

Die Tuffe der John-Day-Formation in Oregon (USA) mit ihren reichen Oligomiozänen Säugerfaunen dürften hinsichtlich ihrer ebenfalls nicht subaquatischen Bildungsweise auch zu diesem Lagerstättentypus gehören (RENSBERGER 1965).

### 3. Schlussbemerkungen

Die oben skizzierten Lagerstättentypen tertiärer Säugerfaunen sind nicht an bestimmte Zeiten gebunden. Spaltenfüllungen können sich während des ganzen Tertiärs gebildet haben, wenn die Voraussetzungen dafür gegeben waren. Gleiches gilt für Lagerstätten des marinen, brackischen und Süßwasserbereiches, wie für jene, die unter nichtpermanenter Wasserbedeckung entstanden sind.

Hinsichtlich der Frage des Ortes gilt zunächst, dass die Ansammlungen von Säugerresten, wie aller anderen Organismenreste, an Orte der Sedimentbildung geknüpft sind. Welcher Art die Sedimentbildung ist, hängt von den jeweiligen geologischen, palaeogeographischen, strukturellen, sedimentologischen, klimatischen usw. Gegebenheiten ab. Sie sind nach Zeit und Ort nicht überall gleich gewesen. So gibt es in Europa eine Anzahl von Säugerfundstellen, die in Braunkohlen liegen. Dagegen fehlt dieser Typus in den USA und den angrenzenden Teilen Kanadas nahezu völlig, obwohl dort tertiäre Säugerlagerstätten in einem Umfang und in einer stratigraphischen Geschlossenheit vorliegen, wie sonst kaum in der Welt. Ähnliches gilt für Karstspaltenlagerstätten tertiären Alters (TOBIEN 1966b). Andererseits ist die saisonbedingte Gruppe, in Sedimenten mit flood-plain-Charakter, in Nordamerika in mehreren Stufen des Tertiärs häufig, ebenso – im Unterpliozän – in Südosteuropa und im Vorderen Orient. In Mitteleuropa ist dieser Typus dagegen nicht vertreten, offensichtlich, weil hier die Bildungsvoraussetzungen geologischer und klimatischer Art fehlten.

Nicht immer finden sich Säugetiere zugleich dann, wenn die Bildungsbedingungen der betreffenden Sedimente erfüllt sind: es gibt viele Spaltenfüllungen und viele küstennahe marine Flachwasserablagerungen, ohne dass darin Säuger vorhanden sind. In manchen Fällen lassen sich die Ursachen dafür angeben (Lignite enthalten nur dann Wirbeltierreste, wenn die Huminsäuren zu Kalkhumaten neutralisiert wurden)<sup>10</sup>, in vielen Fällen bleiben sie unklar oder im Dunkel.

<sup>10</sup> Eventuell ist dies einer der Gründe dafür, dass in den tertiären Ligniten Alaskas Landsäugetiere bisher fehlen. Ihre Auffindung wäre von grösstem biogeographischem Interesse (siehe DORR JR. 1964).

Eine prinzipielle Schwierigkeit in der Deutung der Entstehung vieler Säugervorkommen ist die oft nur mit Vermutungen, manchmal gar nicht zu beantwortende Frage nach Zeit, Ort und Ursache des Todes der in der Lagerstätte vorhandenen Individuen bzw. ihrer Reste. Eher ist die Rekonstruktion jener Vorgänge möglich, die von der Leiche bis zur endgültigen Einbettung der von ihr übrigbleibenden mehr oder weniger vollständigen Skelettreste führen.

Vielleicht dürfte trotzdem eine systematische Analyse aller grösseren Säugervorkommen des Tertiärs – innerhalb und ausserhalb Europas – nach genetischen Gesichtspunkten in diesen Fragen grössere Klarheit schaffen, als es mit den obigen, ja nur skizzenhaften und unvollständigen Ausführungen möglich ist<sup>11</sup>). Dann könnte die Kenntnis der Genese von Säugerlagerstätten womöglich eine Hilfe für die Suche nach neuen sein.

Die Aufklärung der Entstehung von Säugerlagerstätten des Tertiärs ist schliesslich interessant unter folgendem Gesichtspunkt: Die meisten Säugervergesellschaftungen, wie viele andere Fossilvorkommen ebenfalls, sind keine Biocoenosen, sondern stellen Grabgemeinschaften dar. In ihnen sind Angehörige verschiedener Biotope durch biostratonomische Prozesse und Transportvorgänge postmortal zusammengetragen und dabei aus dem ursprünglichen biocoenotischen Verband herausgerissen worden. Manche Lagerstätten kommen einer Biocoenose oder Ausschnitten davon nahe, auch was Gliederung und Altersaufbau der Populationen angeht, wie etwa die S. 568 oben erwähnten, unter saisonbedingten Verhältnissen plötzlich vernichteten und wenig weit transportierten Säugervergesellschaftungen.

Andere sind von der Struktur einer Biocoenose weiter entfernt. Zum Beispiel dort, wo es aufgrund langer Transportweiten und/oder Mehrfachtransportierungen zu Frachtsonderungen gekommen ist, wie z. B. bei manchen kleinsäugerführenden Horizonten im stratifizierten Tertiär, wo eine postmortale Auslese der unter den gegebenen Strömungsverhältnissen gerade noch transportablen Skelettelemente bzw. -partikel erfolgte.

Andererseits ist eine wichtige Aufgabe der Säugetierpaläontologie die Rekonstruktion der Lebensgemeinschaften, in denen die in den Taphocoenosen angetroffenen Arten lebten, ihre Aufteilung und Rückversetzung in die ursprünglichen Biotope. Hier sei nur auf die Ansätze SHOTWELL'S (1955) hingewiesen. Eine solche Aufgabe würde zweifellos durch eine intimere Kenntnis der Vorgänge, die zu den meist vorliegenden Grabgemeinschaften führten, erleichtert werden.

#### 4. Zusammenfassung

Ein Versuch wird gemacht, tertiäre Säugerlagerstätten nach ihrem geologischen Vorkommen zu klassifizieren, gewisse Typen herauszufinden und ihre Genese darzustellen. Dazu dienen Beispiele aus dem kontinentalen, marinen, Brackwasser-, Süsswasser- und vulkanischen Bereich.

Auf Bedeutung und Schwierigkeiten im Hinblick auf die Suche nach neuen Lagerstätten sowie für die Rekonstruktion der ursprünglichen Biocoenosen wird hingewiesen.

---

<sup>11</sup>) Zu einem ersten Versuch, 111 wichtigere deutsche tertiäre Säugervorkommen nach geologischen Gesichtspunkten zu ordnen, siehe TOBIEN 1961: 472.

## RÉSUMÉ

Dans ce travail on essaie de classer des gisements de mammifères tertiaires selon leurs situations géologiques, d'en caractériser certains types, et de démontrer leur genèse, en se servant d'exemples du régime continental, marin, saumâtre, d'eau douce et volcanique.

Ce travail illustre également l'importance et les difficultés quant à la recherche des gisements nouveaux et à la reconstruction des biocénoses originaires.

## SUMMARY

An attempt is made for a classification of Tertiary mammalian localities by means of their geological occurrences, to find out certain types and to explain their origin. This is demonstrated by examples from the continental, marine, brackish, freshwater and volcanic environment.

The importance and the difficulties of searching new localities and reconstructing the original biocenoses are indicated.

5. LITERATUR<sup>12)</sup>

- ABEL, O. (1927): *Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit*. 2. Aufl. VII+714 S., Jena.
- (1931): *Das Skelett der Eurhinodelphiden aus dem Oberen Miozän von Antwerpen*. Mém. Mus. Roy. Hist. naturelle, 48, 191–334.
- BACHMAYER, F. & ZAPFE, H. (1960): *Paläontologische Ausgrabungen des Naturhistorischen Museums. Erschliessung einer neuen Fundstelle*. Veröff. Naturhist. Mus., N.F. Nr. 3, 21–23.
- BARTZ, J. (1936): *Das Unterpliocän in Rheinhessen*. Mitt. Oberrh. geol. Ver., 25, 119–226.
- BERG, D. (1965): *Nachweis des Riesenlaufvogels Diatryma im Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen*. Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch. 93, 68–72.
- (1966): *Die Krokodile, insbesondere Asiotosuchus und aff. Sebecus?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen*. Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch. 52, 105, Wiesbaden.
- BERGOUNIOUX, F. M. & CROUZEL, F. (1960): *Tetralophodon curvirostris, n. sp. (Mamm., Proboscidea) aus dem Unterpliozän (Pontien) von Esselborn (Rheinhessen)*. Jber. u. Mitt. oberrh. geol. Ver., N.F. 42, 109–121.
- BLONDEAU, A., CAVELIER, C., FEUGUEUR, L. & POMEROL, CH. (1965): *Stratigraphie du Paléogène du bassin de Paris en relation avec les bassins avoisinants*. Bull. Soc. géol. France [7] 7, 200–221.
- BRINKMANN, R. (1929): *Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mittelljurassischen Ammoniten*. Abh. Ges. Wiss. math.-nat. Kl., N.F. 13/3, Göttingen.
- DAWSON, M. R. (1967): *A Register of the Tertiary Mammal-Bearing Localities of Switzerland*. J. Paleont. 41, 1278–1279.
- DECHASEAUX, C. (1961): *Principaux Gisements de Mammifères: France*. In PIVETEAU, J., *Traité de Paléontologie*, VI, vol. 1, 466–498, Paris.
- DEHM, R. (1949): *Das jüngere Tertiär in Südbayern als Lagerstätte von Säugetieren, besonders Dinosauriern*. N. Jb. Mineral. etc., Abh., 90, Abt. B., 1–30.
- (1951): *Zur Gliederung der jungtertiären Molasse in Süddeutschland nach Säugetieren*. N. Jb. Geol. u. Paläont., Mh., 1951/5, 140–152.
- (1955): *Die Säugetier-Faunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung*. Erl. Geol. Übersichtskte. d. Süddeutsch. Molasse 1: 300000, 81–88, München.
- (1961a): *Spaltenfüllungen als Lagerstätten fossiler Landwirbeltiere*. Mitt. Bayer. Staatsslg. Pal. hist. Geol. 1, 57–72.
- (1961b): *Über neue tertiäre Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura- und Muschelkalk-Gebietes*. Mitt. Bayer. Staatsslg. Pal. hist. Geol. 1, 27–56.

<sup>12)</sup> Entsprechend dem nur exemplarischen Charakter der vorstehenden Ausführungen bringt das Literaturverzeichnis nur eine Auswahl einschlägiger Schriften. Sie wurde möglichst so getroffen, dass die zitierten Arbeiten den Zugang zu weiterer Literatur geben.

- DEHM, R., OETTINGEN-SPIELBERG, TH. ZU, & VIDAL, H. (1958): *Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan I. Die Münchner Forschungsreise nach Pakistan 1955–1956*. Bayer. Akad. Wiss., math. nat. Kl., Abh., N.F., H. 90, 12 S.
- DORR, jr., J. A. (1964): *Tertiary Non-Marine Vertebrates in Alaska – The Lack Thereof*. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. 48, Nr. 7, 1198–1203.
- EVERNDEN J. F., SAVAGE, D. E., CURTIS, G. H. & JAMES, G. T. (1964): *Potassium-Argon Dates and the Cenozoic Mammalian Chronology of North America*. Amer. J. Sci. 262, 145–198.
- FEJFAR, O. (1966): *Neue Funde der Säugetiere aus dem Tertiär und Pleistozän der Tschechoslowakei*. Lynx, ser. nova 6, 23–30.
- FISCHER, K.-H. (1964): *Die tapiroiden Perissodactylen aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales*. Geologie 13, Beih. 45, 1–101.
- Geologisches Landesamt in Baden-Württemberg (1959): *Erläuterungen zur geologischen Exkursionskarte des Kaiserstuhls 1 : 25 000*. 139 S., Freiburg i. Br.
- HEIL, R. (1964): *Kieselschwamm-Nadeln im Ölschiefer der Grube Messel bei Darmstadt*. Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch. 92, 60–67.
- HELLER, F. (1953): *Die Karsterscheinungen in ihrer Bedeutung für die Stammesgeschichte der Säugetiere und des Menschen*. Sitz-Ber. Phys.-med. Sozietät Erlangen 76, 16–78.
- HÖLDER, H. (1957): *Fledermaus im Marmorsarg*. Aus der Heimat, 65. Jg. (1957), H. 3/4, 43–48, Öhringen.
- HOFMANN, F. (1959): *Die vulkanischen Aschenablagerungen in der Molasse des thurgauischen Seerückens und ihre Beziehungen zu den Eruptionen am Schienerberg und im Hegau*. Schr. Ver. Geschichte d. Bodensees u. seiner Umgebung 77, 86–93.
- HÜNERMANN, K. A. (1961): *Die Suidae (Artiodactyla, Mammalia) aus den Dinotheriensanden (Unterpliozän = Pont) Rheinhessen (SW-Deutschland)*. Diss. Univ. Tübingen, 152 S.
- (1966): *Der Bau des Biber-Prämolaren und seine Verwendbarkeit für die Systematik der Castoridae (Rodentia, Mammalia)*. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 125 (Festband Schindewolf) 227–234.
- JAMES, G. T. (1963): *Paleontology and Nonmarine Stratigraphy of the Cuyama Valley Badlands, California*. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 45, 154 S.
- JÖRG, E. (1953): *Die Schichtenfolge der Fossilfundstelle Höwenegg (Hegau)*. Jber. u. Mitt. oberrh. geol. Ver. 35, 67–87.
- (1956): *Geologische und biostratonomische Beobachtungen an der unterpliozänen Fossilfundstätte Höwenegg/Hegau*. Schr. Ver. Geschichte und Naturgesch. d. Baar u. d. angrenzenden Landesteile in Donaueschingen, H. 24, 198–207.
- (1965): *Ophisaurus acuminatus nov. spec. (Anguidae, Rept.) von der pontischen Wirbeltier-Fundstätte Höwenegg/Hegau*. Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. 24/1, 21–30.
- JÖRG, E., REST, H. & TOBIEN, H. (1955): *Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg/Hegau 1950–1954*. Beitr. naturkundl. Forsch. Südwestdeutschland 14/1, 21 S.
- KLÄHN, H. (1923): *Die Beziehungen zwischen miozänen Sedimenten und den darin liegenden Landsäugetern*. Jber. u. Mitt. Oberrh. geol. Ver., N.F. 12, 152–158.
- (1931): *Rheinhessisches Pliozän, besonders Unterpliozän im Rahmen des mitteleuropäischen Pliozäns*. Geol. u. Palaeont. Abh., N.F. 18/5, 279–340.
- KOWALSKI, K. (1962): *Les Micro-Mammifères du Pliocène et du Pléistocène Inférieur de la Pologne*. in: *Problèmes actuels de Paléontologie*, 409–416, Paris.
- KRETZOI, M. (1952): *Die Raubtiere der Hipparionfauna von Polgárdi*. Ann. Inst. Geol. Publ. Hungarici 40/3, 42 S.
- KRUMBIEGEL, G. (1962): *Die Fossilfundstellen der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales*. Wiss. Z. Univ. Halle Math.-Nat. 11/6, 745–762.
- KURTÉN, B. (1953): *On the Variation and Population Dynamics of fossil and recent Mammal Populations*. Acta Zool. Fennica 76, 122 S.
- LAPPARENT, A. F. DE (1967): *Région de Paris. Excursions géologiques et voyages pédagogiques*. 195 S. Paris.
- MATTHES, H.-W. (1958): *Die mitteleozäne Säugerfauna des Geiseltales und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen*. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat., 7/1, 37–62.
- MATTHES, G. (1966): *Zur Geologie des Ölschiefervorkommens von Messel bei Darmstadt*. Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch. 51, 87 S.
- MITCHELL, E. (1966): *Faunal Succession of Extinct North Pacific Marine Mammals*. Norsk Hvalfangst-Tidende 1966, Nr. 3, 47–60.

- MITCHELL, E. & REPENNING, CH. A. (1963): *The Chronologic and Geographic Range of Desmostylians*. Contrib. Sci. Los Angeles County Mus. 78, 20 S.
- OZANSOY, F. (1965): *Etude des Gisements Continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie*. Mém. Soc. Géol. France, N.S. 44/1, Mém. 102, 1–92.
- PAPP, A. & THENIUS, E. (1953): *Vösendorf – ein Lebensbild aus dem Pannon des Wiener Beckens*. Mitt. Geol. Ges. Wien 46, 1–109.
- POMEROL, CH., DAMOTTE, R., GINSBURG, L., MONTENAT, CH., LORENZ, J. & TOUTIN, N. (1965): *Étude paléontologique et sédimentologique du Bartonien inférieur (Auversien) dans la localité-type du Guépelle (Seine-et-Oise)*. Bull. Soc. géol. France [7] 7, 257–267.
- RAYNER, D. H. (1967): *The Stratigraphy of the British Isles*. X+453 S., Cambridge.
- RENSBERGER, J. M. (1965): *Subdivisions of the John Day Fauna: Preliminary Report*. Abstr. for 1964 Geol. Soc. Amer. Inc., Special Paper 82, 272–273.
- REPENNING, C. A. & VEDDER, J. G. (1962): *Continental Vertebrates and their stratigraphic Correlation with marine molluscs, Eastern Caliente Range, California*. U.S. Geol. Surv., Prof. Paper 424, C-235 – C-239.
- ROMAN, F. (1922): *Monographie de la Faune de Mammifères de Mormoiron (Vaucluse), Ludien Supérieur*. Mém. Soc. Géol. France. Paléont. 25/1, 39 S.
- (1924): *Contribution à l'étude de la Faune de Mammifères des Littorinenkalk (Oligocène Supérieur) du Bassin de Mayence*. Travaux Lab. Géol. 7, Mém. 6, 54 S.
- RUTTE, E. (1956): *Die Geologie des Schienerberges (Bodensee) und der Öhninger Fundstätten*. Neues Jb. Geol. u. Paläontol., Abh. 102/2, 143–282.
- SCHAEFER, H. (1966): *Die pontische Säugetierfauna von Charmoille (Jura bernois) I. Einleitung. Rodentia*. Verhandl. Naturf. Ges. Basel 77/1, 87–96.
- SCHÄFER, W. (1962): *Halitherium: Fossil und Leiche*. Natur u. Museum, 92/2, 53–56.
- SCHAUB, S. (1954): *Die fossilen Säugetiere im Basler Naturhistorischen Museum*. Basler Jahrbuch, 154–178.
- SCHLOSSER, M. (1921): *Die Hipparionenfauna von Veles in Mazedonien*. Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-physikal. Kl. 29, Abh. 4, 55 S.
- SCHOTTLER, W. (1936): *Die Anthracotherien des Mainzer Beckens*. Notizbl. Hess. Geol. L.-Anst., Darmstadt, f. d. Jahr 1935, (5) H. 17, 25–71.
- SCHREINER, A. (1963): *Geologische Untersuchungen am Höwenegg/Hegau*. Jh. geol. Landesamt Baden, Württemberg, 6, 395–420.
- SHOTWELL, J. A. (1955): *An approach to the Paleoecology of Mammals*. Ecology 36, 327–337.
- SIMONS, E. S. (1964): *Yale Peabody Museum. Soc. Vertebrate Paleontology, News Bull.* 70, 14–15.
- STEHLIN, H. G. (1926): *Notiz über die Säugetierfauna aus dem Gipston am Hohenhöwen*. Schr. Ver. Gesch. u. Naturgesch. Baar etc., 16, 284–286.
- STUDER, TH. (1896): *Die Säugetierreste aus den marinen Molasseablagerungen von Brüttelen*. Abh. schweiz. paläont. Ges. 22/1 (1895), 47 S.
- THALER, L. (1962): *Sur les résultats des recherches de Mammifères d'âge anté-quatenaire, dans les dépôts de cavernes et de fissures de l'Hérault, en 1960 et 1961*. C. R. Acad. Sc. 254, 2207–2209.
- (1964): *Un gisement de Micro-mammifères du Miocène inférieur en Languedoc Méditerranéen, Bouzigues (Hérault)*. Cursillos y conferencias (Instituto «Lucas Mallada», C.S.I.C. Espagne) 9, 289–292.
- THENIUS, E. (1952): *Die Säugetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March (ČSR)*. Neues Jb. Geol. u. Paläontol., Abh. 96/1, 27–136.
- (1959): *Handbuch der stratigraphischen Geologie. Tertiär: II. Teil. Wirbeltierfaunen*. XI+328 S., Stuttgart.
- TOBIEN, H. (1948): *Mastodon (Anancus) arvernensis CR. et JOB. von Dinglingen westl. Lahr i.B.* Mitt.-Bl. Bad. Geol. L.-A., 43–45.
- (1951): *Die Aufzeichnungen H. G. Stehlins über die pliozänen Säugerreste von Herbolzheim bei Freiburg/Br.* Mitt.-Bl. Bad. Geol. L.-A. 1950, 78–84.
- (1953): *Eine miozäne Säugerfauna aus vulkanischen Tuffen des Vogelsberges*. Z. deutsch. geol. Ges. 105/1953, 588.
- (1954): *Eine stampische Kleinsäugerfauna aus der Grenzregion Schleichsand/Cyrenenmergel von Heimersheim bei Alzey (Rheinhessen)*. Z. deutsch. geol. Ges. 106, 565–566.
- (1955a): *Die mitteleozäne Fossilfundstätte Messel bei Darmstadt*. Der Aufschluss 6, 2. Sonderheft, 87–101.

- TOBIEN, H. (1955b): *Neue und wenig bekannte Carnivoren aus den unterpliozänen Dinotheriensanden Rheinhessens*. Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch. 83, 7–31.
- (1957a): *Zur Paläontologie des mitteleozänen Ölschiefer-Vorkommens von Messel bei Darmstadt*. Z. deutsch. geol. Ges. 109, 665–666.
  - (1957b): *Die Bedeutung der unterpliozänen Fossilfundstätte Höwenegg für die Geologie des Hegaus*. Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg 2, 193–208.
  - (1958): *Das Alter der Eruptionen am Limberg (Kaiserstuhl)*. Z. deutsch. geol. Ges., Jg. 1958, 110, 1. Teil, 4–5.
  - (1959a): *Hipparion-Funde aus dem Jungtertiär des Höwenegg (Hegau)*. Aus der Heimat 67, 121–132.
  - (1959b): *Geologische Exkursionskarte des Kaiserstuhls. Erläuterungen*. 21–23, Freiburg i.Br. (Herausgeber: Geol. Landesamt i. Baden-Württemberg).
  - (1961): *Principaux gisements de Mammifères en Allemagne*. In: PIVETEAU, J. (edit.): *Traité de Paléontologie*, VI, Vol. 1, 472–476, Paris.
  - (1965): *Insekten-Fraßspuren an tertiären und pleistozänen Säugetierknochen*. Senck. leth. 46a, Weiler-Festschr., 441–451, Frankfurt a.M.
  - (1966a): *Ein Entelodon-Molar (Artiodactyla, Mamm.) aus dem Alt-Tertiär von Nordhessen*. Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch. 94, 9–18.
  - (1966b): *Das kontinentale Tertiär Nordamerikas und seine Säugervorkommen*. Z. deutsch. geol. Ges., Jg. 1964, 116, 1029.
  - (1968a): *Ein Katalog der tertiären Säuger-Fundorte in der Schweiz*. Paläont. Z. 42, 1/2, 127–129.
  - (1968b): *Paläontologische Ausgrabungen nach jungtertiären Wirbeltieren auf der Insel Chios (Griechenland) und bei Maragheh (NW-Iran)*. Jb. Vereinigung «Freunde der Univ. Mainz», 51–58.
- TOBIEN, H. & JÖRG, E. (1959): *Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg/Hegau 1955–1959*. Beitr. naturkundl. Forsch. Südwestdeutschl. 18/1, 175–181.
- VOIGT, E. (1938): *Tierische Weichteile aus der Braunkohle des Geiseltales bei Halle/S.* Natur u. Volk 68/2, 111–117.
- WAGNER, W. (1947a): *Die unterpliozäne Wirbeltierfauna vom Wissberg bei Gau-Weinheim in Rheinhessen*. Wiss. Veröff. Techn. Hochschule Darmstadt, 1, 11 S.
- (1947b): *Das Gebiet des unterpliozänen Ur-Rheins in Rheinhessen und seine Tierwelt*. Die Naturwissenschaften, 34/6, 171–176.
- WEIGELT, J. (1927): *Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung*. XVI+227 S., Leipzig.
- (1934): *Die Geiseltalgrabungen des Jahres 1933 und die Biostratonomie der Fundschichten*. Nova Acta Leopoldina, N.F. 1, H. 4 u. 5, 552–600.
  - (1939): *Die Biostratonomie der Geiseltalgrabungen in den Jahren 1937/38*. Nova Acta Leopoldina, N.F. 7, Nr. 47, 83–94.
- WESTPHAL, F. (1959): *Neue Wirbeltierreste (Fledermäuse, Frösche, Reptilien) aus dem obermiozänen Travertin von Böttingen (Schwäbische Alb)*. Neues Jb. Geol. u. Paläont., Abh., 107/3, 341–366.
- WILHELM, W. (1962): *Eine versteinerte Seekuh aus dem Alzeyer Meeressand*. Natur und Museum 92 (2), 51–53.
- ZAPFE, H. (1954): *Beiträge zur Erklärung der Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen*. Beih. z. Z. Geologie 12, 58 S., Berlin.
- (1960): *Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinská Nová Ves), Tschechoslowakei*. Schweiz. Palaeont. Abh., 78, 293 S.

