

Ein Skelett von *Necromanis franconica*, einem Schuppentier (Pholidota, Mammalia) aus dem Aquitan von Auslcet im Allier-Becken (Frankreich)

Autor(en): **Koenigswald, Wighart v. / Martin, Thomas**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **83 (1990)**

Heft 3: **The Hans Laubscher volume**

PDF erstellt am: **17.05.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-166618>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Skelett von *Necromanis franconica*, einem Schuppentier (Pholidota, Mammalia) aus dem Aquitan von Saulcet im Allier-Becken (Frankreich)

VON WIGHART V. KOENIGSWALD UND THOMAS MARTIN¹⁾

ZUSAMMENFASSUNG

Ein bereits 1931 gefundenes Teilskelett von *Necromanis franconica* (QUENSTEDT 1885) aus dem Aquitan von Saulcet, aufbewahrt im Naturhistorischen Museum Basel, wird osteologisch beschrieben und soweit wie möglich mit der eoizänen *Eomanis* aus Messel, der oligozänen *Patriomanis* aus Nordamerika und verschiedenen rezenten Arten der Gattung *Manis* verglichen. Dabei werden auffallende Unterschiede im Hand- und Fuss skelett deutlich. Die zweiten Phalangen sind bei *Necromanis* gegenüber den ersten auffallend verkürzt. Die Hand ist zu einer Grabhacke differenziert, allerdings fehlen die scharf gekielten Gelenkfacetten der rezenten Formen. Im Fuss scheint der dritte Strahl nicht besonders hervorgehoben zu sein. Am Astragalus wird für *Necromanis* das Fehlen einer eingetieften Navicularfacette bestätigt. Der Schädel von «*Leptomanis*» FILHOL 1894 aus dem Quercy wird ebenfalls zu *Necromanis* gestellt.

Aus dem Vergleich zu rezenten *Manis*-Arten kann auf eine bodenbezogene Lebensweise geschlossen werden. Phylogenetisch lässt sich *Necromanis* durchaus von *Eomanis* ableiten. *Patriomanis* stellt dagegen einen eigenen Entwicklungsweig dar. Auch die rezente *Manis* lässt sich nicht von *Necromanis* mit ihren verkürzten zweiten Phalangen herleiten.

ABSTRACT

A skeleton of *Necromanis franconica* (QUENSTEDT 1885) collected in Saulcet in 1931 and housed at the Naturhistorisches Museum in Basel, is described and compared with *Eomanis* from the Eocene of Messel, the Oligocene *Patriomanis* from North America, and several extant species of the genus *Manis*. Obvious differences exist in the skeleton of hands and feet. In *Necromanis* the second phalanges are comparatively shorter than the first ones. The hand is modified as an effective digging tool by enlargement of the terminal phalanges in the medial digits. In contrast to the extant species the joints of the phalanges are wide and shallow and lack the sharp articulations. In the foot, the third toe does not seem to be strongly enlarged. The skull of «*Leptomanis*» described by FILHOL 1894 is incorporated into *Necromanis*.

In comparison to extant species of *Manis* a terrestrial mode of life can be postulated for *Necromanis*. Phylogenetically *Necromanis* may be derived from *Eomanis*. *Patriomanis*, however, belongs to a different evolutionary lineage. *Manis* as well cannot be derived from *Necromanis* since it does not share the shortened second phalanges. The navicular facet of the astragalus lacks the bowl-like cavity of the extant manids.

¹⁾ Institut für Paläontologie der Universität, Nussallee 8, D–5300 Bonn 1.

1. Einleitung

Schuppentiere (Pholidota), die heute im tropischen Afrika und Asien mit mehreren Arten der Gattung *Manis* verarbeitet sind, kommen auch im Tertiär von Europa vor. Die ältesten Belege fossiler Pholidoten sind mehrere vollständige Skelette von *Eomanis waldi* STORCH 1978 aus dem Mitteleozän von Messel bei Darmstadt (MP 11 der Säugetierstratigraphie). Nach diesen Funden sind bereits im Eozän die für diese Tiergruppe charakteristischen Hornschuppen wie auch die zu Grabhacken modifizierten Hände entwickelt (STORCH 1978a, b; STORCH & RICHTER 1987; KOENIGSWALD, RICHTER & STORCH 1981). Aus dem europäischen Oligozän und Miozän sind bislang nur Einzelknochen beschrieben worden, die nach der Revision durch KOENIGSWALD (1969) unterschiedlich grossen Arten innerhalb der Gattung *Necromanis* FILHOL 1894 zugeordnet werden. Die letzte Übersicht der europäischen Funde gibt STORCH (1978b).

Das jüngste Vorkommen der Maniden in Europa ist nicht sicher zu bestimmen. Nur auf «Mittelmiozän» können DEHM & FAHLBUSCH (1970) das Alter der Spaltenfüllung Solnhofen 1 auf der Fränkischen Alb einengen, die das Typusmaterial von *Necromanis franconica* geliefert hatte. In die Säugetierzone MN4B oder MN5 gehört die Spaltenfüllung von Vieux Collonges bei Lyon, aus der MEIN (1958) die gespaltenen Endphalangen eines kleinen Maniden abbildet. Jünger sind die Funde von *Necromanis* aus La Grive-Saint-Alban, die VIRET (1951) beschreibt. Sie dürften den Zonen MN7 oder MN8 der Säugetierstratigraphie zugeordnet werden.

Weil die Herkunft der Endphalange, die KORMOS (1934) als «*Manis hungarica*» beschrieben hat und die angeblich aus dem Pliozän von Ungarn stammen soll, höchst fraglich ist (KRETZOI 1956, S. 185), kann dieser Fund hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Auch in Nordamerika kommen Maniden im Alttertiär vor. EMBRY (1970) hat Skelettreste von *Patriomanis americana*²⁾ aus dem Chadronian von Wyoming vorgelegt, die inzwischen durch weitere Funde ergänzt werden konnten.

Gegenüber noch unbeschriebenen Funden aus der Mongolei (CIFELLI 1983) sind von dem Skelett aus Saulcet zwar kaum neue Argumente zur Diskussion der Beziehung der Pholidota zu anderen Säugetiergruppen zu erwarten, aber eine Beschreibung erscheint deswegen von Bedeutung, weil Skelettfunde für das europäische Oligozän und Miozän bisher nicht bekannt sind. Mit dem Skelett von Saulcet lässt sich einerseits die Zuordnung isolierter Skelettelemente endlich eindeutig beweisen. Das gilt für die Zusammengehörigkeit von Humerus und Femur (AMEGHINO 1905) und die Diskussion um den Astragalus (SZALAY 1977). Andererseits werden auffallende Unterschiede im Spezialisierungsgrad gegenüber *Manis* und *Patriomanis* aufgezeigt.

2. Herkunft und Umfang des fossilen Manidenskelettes

Dr. Johannes Hürzeler vom Naturhistorischen Museum in Basel hat das hier zu beschreibende Maniden-Skelett im Phryganeen-Kalk des Allierbeckens am Nordrand des Massifs Central (Frankreich) bei Saulcet gesammelt. Der Hauptfund stammt aus

²⁾ Der Artname muss *americana* statt *americanus* heissen, da die Gattungsnamen *Patriomanis*, *Necromanis* und *Manis* weiblich sind.

dem Jahre 1931 und wird in Basel unter der Nummer Sau 938 aufbewahrt. 1936 kam noch eine kleine Endphalange (Sau 2852) hinzu. Saulcet liegt im Département Allier ca. 2 km nordwestlich von St. Pourcain-sur-Sioule, etwa 18 km westlich von Montaigu-le-Blin und damit rund 60 km nördlich von Clermont-Ferrant.

Das Skelett ist leider nur unvollständig überliefert. Allerdings handelt es sich neben den stark verdrückten und wesentlich älteren Skeletten aus Messel um den vollständigsten Fund eines Maniden aus dem europäischen Tertiär. Neben dem Schädeldach sind aus dem Achsenskelett einige Wirbel und Rippenfragmente belegt.

Fast alle Langknochen sind zumindest von einer Körperseite erhalten und geben einen Eindruck von der Körpergrösse. Nach den offenen Epiphysenfugen handelt es sich um ein subadultes Tier, das die maximale Grösse noch nicht erreicht hatte. Die Elemente aus dem Hand- und Fuss skelett zeigen Besonderheiten innerhalb der Maniden. Man kann mit Sicherheit davon ausgehen, dass alle Knochen von einem einzigen Individuum stammen, weil sie in engem Zusammenhang gefunden wurden und auch nach dem Verknöcherungsgrad der Epiphysenfugen gut zusammenpassen. Kein Knochen liegt doppelt vor, und im Verband dieses Fundes gibt es kein Stück, das nicht zu dem Skelett gehören kann. Den Umfang des Skelettfundes gibt Figur 1 wieder. Nach Grösse und Form des Humerus wird das Skelett der Art *Necromanis franconica* (QUENSTEDT 1885) zugewiesen (s. Kap. 4.3.2).

Beschrieben wurde der Skelettfund bisher nicht, allerdings beruft sich HELBING (1938, S. 297) auf diesen «etwas umfassenderen Skelettfund aus dem (oberen) Aquitanien des Allierbeckens», um Fusswurzelknochen aus dem Aquitan von Mainz-Weisenau den Maniden zuzuordnen. Eine Beschreibung des Skelettes hatte er zwar «für eine spätere Mitteilung» vorgesehen; da er aber bereits 1938 starb, ist es zu dieser Bearbeitung nicht mehr gekommen.

Der Manide gehört zu den reichen Säugetierfaunen aus dem Allier-Becken, die seit FILHOL (1879) bekannt sind. Sie wurden früher häufig mit dem Ortsnamen St. Gérard-le-Puy verbunden, obwohl die aquitanen Süsswasserkalke des Allierbeckens in zahlreichen Steinbrüchen abgebaut wurden, und es sich um eine ganze Reihe von verschiedenen Fundpunkten handelt (BUCHER et al. 1985). Die hier angetroffenen Faunen werden den Säugetierzonen MN1 bis MN2a des basalen Miozäns zugeordnet. Saulcet wird in MN1 genannt (MEIN 1975), und als Typuslokalität für MN2a wurde Montaigu-le-Blin, einer der Fundorte aus dem Phryganeen-Kalk des Allierbeckens, wenige km nördlich von St. Gérard-le-Puy, ausgewählt. Ein Modell zur Sedimentation und Ökologie des Phryganeen-Kalkes geben BUCHER et al. (1985).

3. Vergleichsmaterial

Zum Vergleich konnte das Typusmaterial von *Necromanis franconica* (QUENSTEDT 1885) aus dem Institut und Museum für Geologie und Paläontologie in Tübingen und die drei Fusswurzelknochen aus Mainz-Weisenau aus dem Senckenbergmuseum Frankfurt (SMF 3379 a-c) entliehen werden. Dr. R.J. EMBRY, Smithsonian Institution in Washington, DC, stellte uns freundlicherweise Abgüsse des Fundes USNM 299960 von *Patriomanis americana* aus dem Unteroligozän (Chadronian) von Wyoming, dessen Beschreibung er selbst übernehmen wird, für den Vergleich zur Verfügung. Die

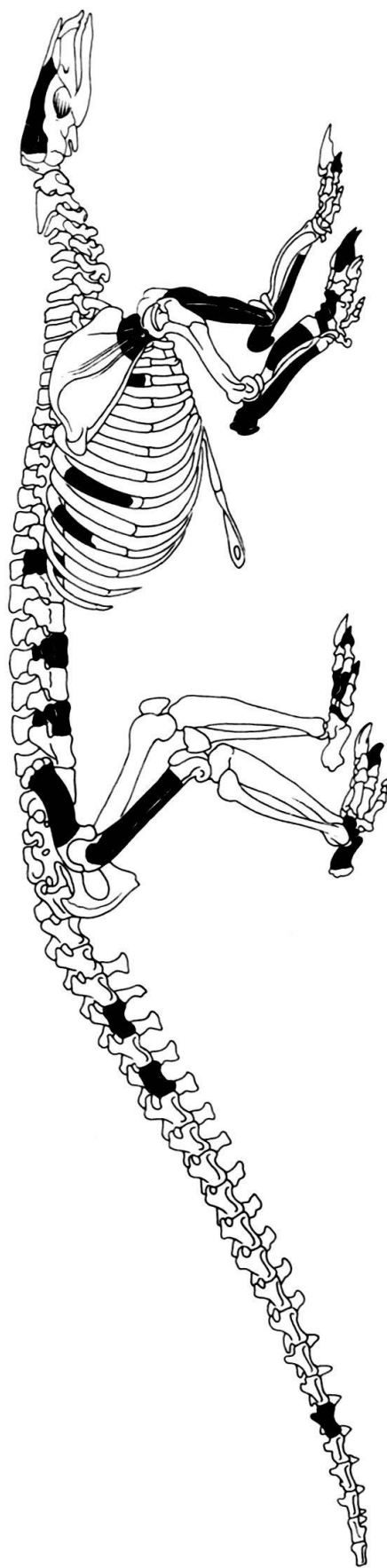


Fig. 1. Schematische Übersicht der vorhandenen Skelettelemente eingetragen in ein Skelett von *Manis* aus CUVIER (1823).

Skelettelemente sind eine wesentliche Ergänzung zu dem von ihm 1970 beschriebenen Fund.

An Rezentmaterial lagen je ein juveniles Skelett von *Manis gigantea*, *Manis tricuspis* und *Manis* sp. aus dem Senckenbergmuseum in Frankfurt sowie ein montiertes subadultes Skelett von *Manis javanica* aus dem Museum Alexander Koenig in Bonn vor. Von einem nahezu ausgewachsenen Exemplar von *Manis gigantea* aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart konnten die Extremitäten zum Vergleich herangezogen werden. Damit ist der terrestrische Anpassungstyp mit *Manis gigantea* vertreten, während *Manis javanica* nach MOHR (1961) eine Übergangsform zu den arboricolon Arten bildet.

4. Beschreibung des Fundes

4.1 Das Schädeldach

Die Schädel der Maniden sind wegen der schwachen Kaumuskulatur leicht gebaut und daher sehr zerbrechlich. Hier liegt nur ein Teil der Schädeldecke mit beiden Frontalia, Parietalia und dem linken Squamosum von (Fig. 2). Die Lage der Knochennähte auf dem Schädeldach unterscheidet sich von *Manis javanica* wie von *Eomanis*. Bei *Necromanis* bildet der Hinterrand der Nasalia einen stumpfen Winkel. Am Hinterrand der Nasalia zeigt *Eomanis* ähnliche Verhältnisse, während bei *Manis javanica* die Nasalia nahe der Sutura sagittalis weit in die Frontalia vorstossen und spitzwinklig enden.

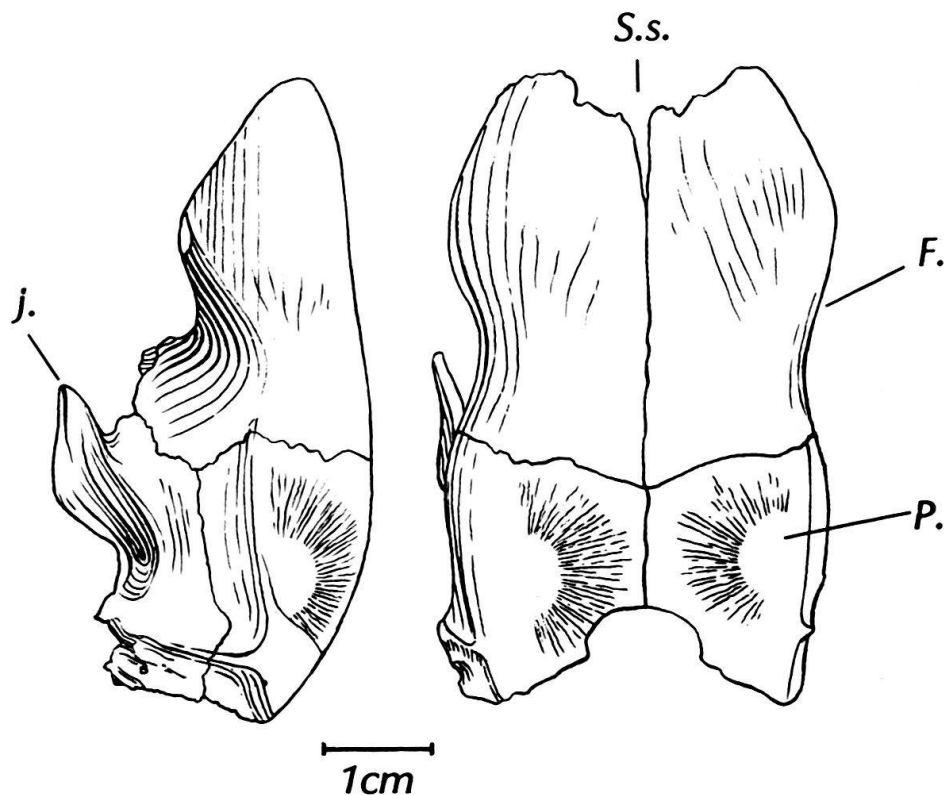


Fig. 2. Schädeldach von *Necromanis franconica* aus Saulcet, Untermiozän von lateral und dorsal. Erhalten sind die Frontalia (F.) und Parietalia (P.) sowie das linke Squamosum mit dem Jochbogenfortsatz (J.) (S.s. = Sutura sagittalis).

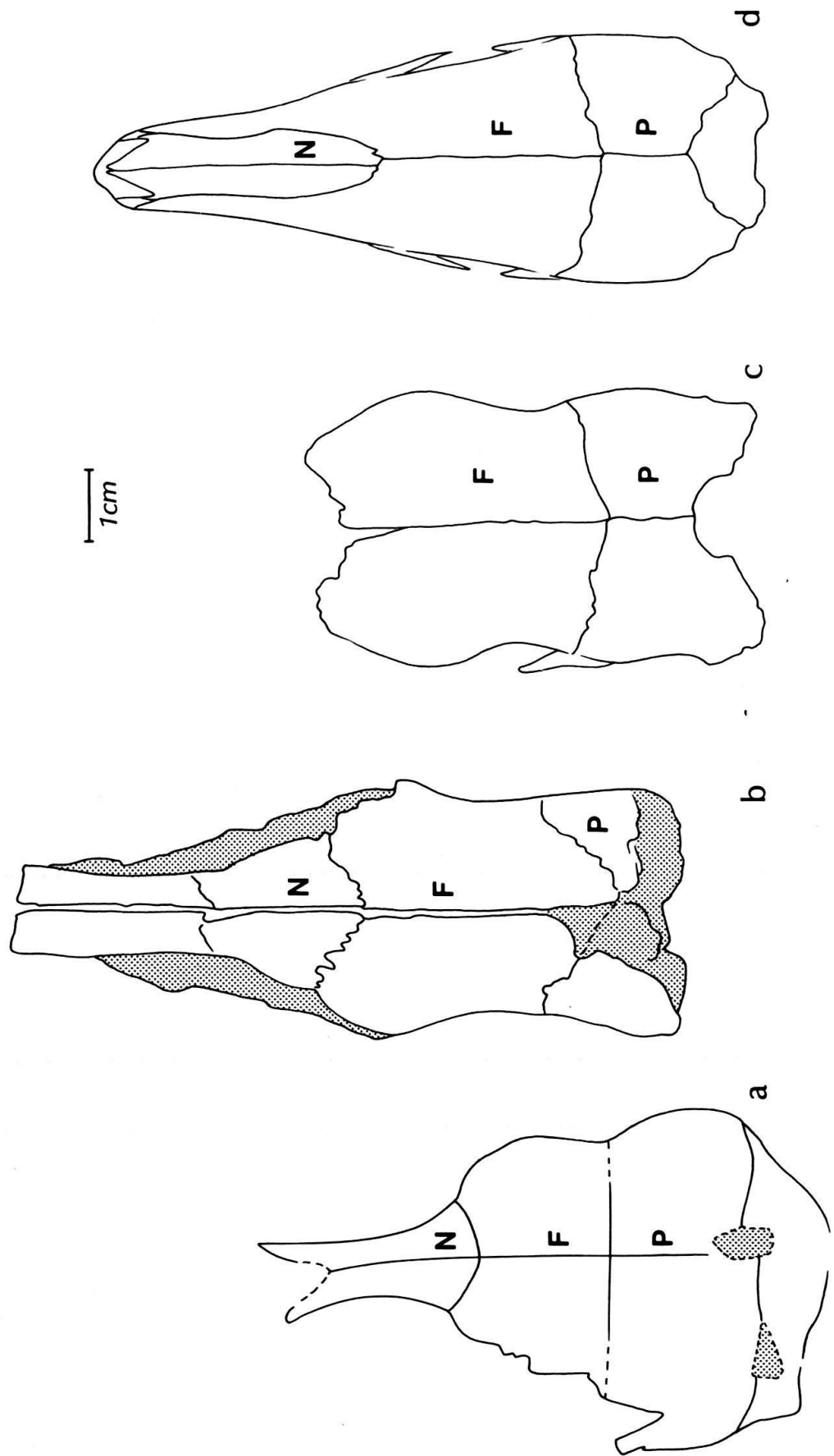


Fig. 3. Schematische Lage der Schädelnähte zwischen Nasalia (N), Frontalia (F) und Parietalia (P) bei a: *Eomanis*, b: *Necromanis* (= «*Leptomanis*») *edwardsi*, c: *Necromanis franconica* und d: *Manis javanica* (a: nach Storch 1978b, b: nach Filhol 1984).

Die Nähte zwischen Frontalia und Parietalia stossen bei *Eomanis* senkrecht auf die Sutura sagittalis (STORCH 1978, S. 509), was auch für *Manis javanica* gilt (Fig. 3). Bei dem vorliegenden Schädeldach von *Necromanis* sind die beiden Äste jedoch um etwa 10° nach vorne gerichtet. Die sonst glatten Knochen zeigen ein auffallendes Strahlenmuster (Fig. 2). Obwohl nur ein kleiner Teil des Schädeldaches vorliegt, zeichnet sich für *Necromanis* gegenüber *Eomanis* eine stärkere Streckung des Schädels ab. FILHOL (1984, Fig. 4) hat unter dem Namen «*Leptomanis*» *edwardsi* ein Schädelfragment beschrieben, das mit dem vorliegenden Schädeldach gut übereinstimmt, aber etwas schlanker zu sein scheint (Fig. 3). Die Schädelnähte zwischen Frontalia und Parietalia sind bei *Necromanis* (= «*Leptomanis*») *edwardsi* noch ein wenig stärker nach rostrad gerichtet. Dieser Schädel von *Necromanis* zeigt bereits eine starke Streckung der Nasalia. Die nomenklatorischen Folgerungen werden in Kapitel 4.3.2 gezogen.

Das Squamosum trägt den hinteren Ansatz für den bei den Maniden unvollständigen Jochbogen. Auf der Unterseite dieses Ansatzes zeigt *Necromanis franconica* eine kleine, völlig ebene Gelenkfacette für den Unterkiefer, der demnach ähnlich reduziert war wie bei der rezenten *Manis* und der älteren *Eomanis*. Die Orbita ist nach hinten unten weiter offen als bei *Manis* und lässt dadurch den Jugalfortsatz des Squamosum als schmale Spitze auslaufen.

4.2 Das Achsenskelett

Vom Achsenskelett sind lediglich ein Brust-, zwei Lenden- und drei Schwanzwirbel z.T. fragmentarisch überliefert (Fig. 4 und 5); dazu kommen drei Rippenfragmente.

Den Wirbelkörpern fehlen die Epiphysenplatten und ihre Fortsätze sind weitgehend abgebrochen. Im Vergleich zu einem subadulten Skelett von *Manis javanica* sind die Wirbelkörper etwa anderthalbfach so gross und wirken sehr massig. Auch STORCH (1978a, b) nennt die Lumbalwirbel von *Eomanis* sehr gedrungen. Der mittlere der drei Schwanzwirbel weist zweigeteilte Processus transversi auf, wie es STORCH für den neunten Schwanzwirbel von *Eomanis* angibt.

Ein Brustwirbel zeigt auf den grossen Flächen der Epiphysenfugen Vertiefungen (Fig. 5b), bei denen es sich nach ihrer röhrenförmigen Gestalt möglicherweise um Frassspuren von Insektenlarven handelt, wie sie TOBIEN (1965) beschrieben hat.

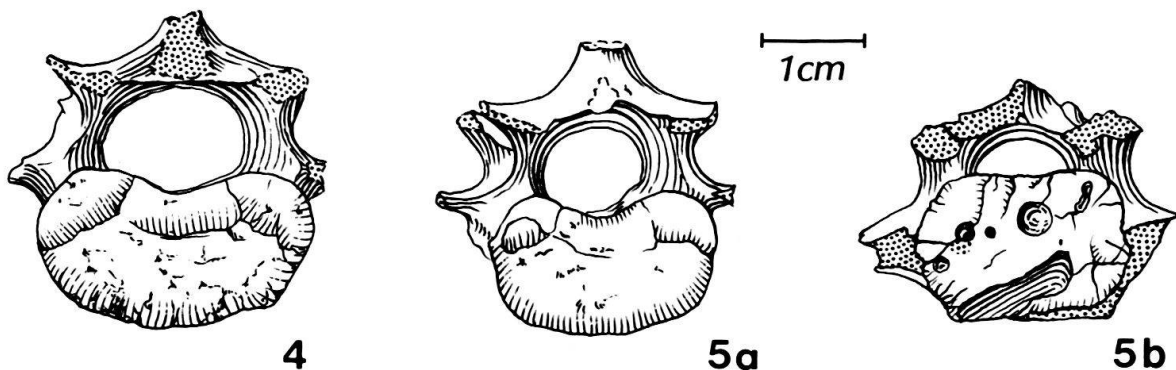


Fig. 4 und 5. Wirbel von *Necromanis franconica* aus Saulcet, Untermiozän. 4. Caudale Ansicht eines Lendenwirbels. 5. Caudale und proximale Ansicht eines Brustwirbels. Die Epiphysen sind abgefallen, die proximale Seite eines Wirbels (5b) zeigt Eintiefungen, die als Puppenwiegen von Insekten gedeutet werden.

4.3 Die vordere Extremität

4.3.1 Scapula

Von der rechten Scapula ist lediglich ein distales Bruchstück mit der Gelenkfläche erhalten. Die Gelenkpfanne ist flach, und an ihrer cranialen Seite erhebt sich ein – allerdings bestossenes – Tuberculum supraglenoidale. Die Crista scapulae ist sehr kräftig. Das Acromion ist an der Epiphysenfuge abgefallen.

4.3.2 Humerus

Vom rechten Humerus sind lediglich die Diaphyse und Teile der distalen Gelenkrolle überliefert (Fig. 6). Charakteristisch für die Maniden ist die starke Ausbiegung der Crista deltoidea, die erst kurz vor dem auffallend grossen Foramen supracondylicum mit einer deutlichen Einschnürung für eine Sehnenführung endet. Die Crista kommt von der lateralen Seite, umgreift den Knochen diagonal und lappt weit mediad über. Bei *Manis javanica* und noch auffallender bei *Manis gigantea* ist die Crista del-

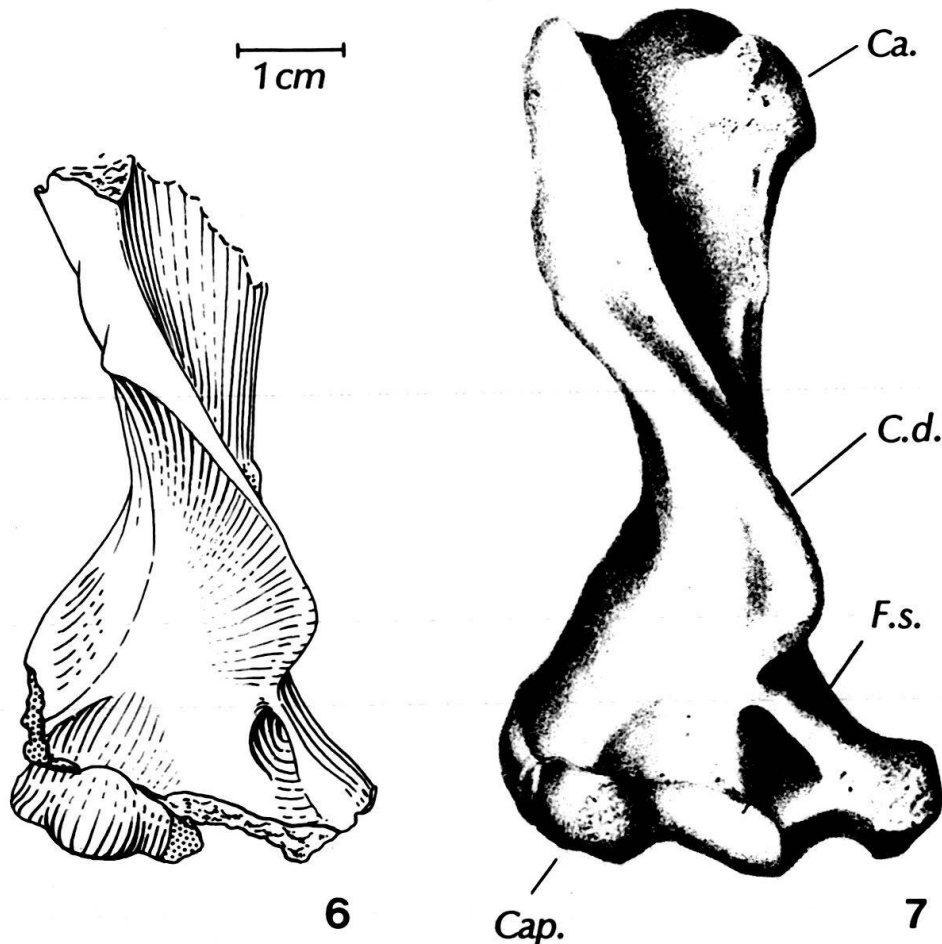


Fig. 6 und 7. Linker Humerus von *Necromanis franconica* aus Saulcet, Untermiozän, (6) im Vergleich zum Humerus des Typusexemplars von Solnhofen 1 (7). Gegenüber dem ausgewachsenen Humerus von Solnhofen stammt der kleinere Humerus von Saulcet von einem subadulten Individuum (7 aus QUENSTEDT 1885, invers). (Ca. = Caput humeri, Cap. = Capitellum der Trochlea humeri, C.d. = Crista deltoidea, F.s. = Foramen supracondylicum).

toidea stets schwächer ausgebildet. Bei der oligozänen *Patriomanis* aus Nordamerika ist die Crista zwar scharf ausgeprägt, lappt mediad aber nicht so weit über wie bei *Necromanis*. Von der distalen Gelenkrolle ist am vorliegenden Stück lediglich das Capitellum belegt, das die für Maniden typische kugelige Gestalt zeigt.

Der Humerus ist für die Artbestimmung am wichtigsten. Zur Bestimmung können einerseits die absolute Grösse und andererseits wenige morphologische Merkmale herangezogen werden. Auch wenn am vorliegenden Humerus keine Messstrecken direkt zu nehmen sind, kommt nur die grösste Art aus dem europäischen Tertiär, *Necromanis franconica* (QUENSTEDT 1885), in Betracht (Fig. 7), da *Eomanis*, *Necromanis parva* KOENIGSWALD 1969 und *N. guercyi* FILHOL 1894 wesentlich kleiner sind. Der vorliegende Humerus ist im Vergleich zum Typusexemplar von *N. franconica* aus Solnhofen 1 etwas kleiner. Seine Crista deltoidea springt nicht so weit mediad vor, und die Tuberositas deltoidea ist etwas schwächer entwickelt. Die Muskelansatzfläche über der Fossa olecrani ist glatt, während sie beim Typusexemplar deutliche Muskelmarken aufweist. Diese Unterschiede gegenüber dem Typus von *Necromanis franconica* lassen sich aber mit dem geringeren individuellen Alter erklären, weil das vorliegende Skelett wegen der offenen Epiphysenfugen von einem subadulten Tier stammen dürfte. Das Typusexemplar war jedoch voll ausgewachsen, da bei ihm alle Epiphysenfugen geschlossen sind. Zur Unterscheidung der kleineren Arten hatte KOENIGSWALD (1969) eine Einziehung im medialen Teil der distalen Gelenkung angeführt. Dieser Bereich fehlt am vorliegenden Humerus.

4.3.3 Radius

Der rechte Radius liegt ohne Epiphysen vor (Fig. 8). Die Muskelgrate sind im Vergleich zum Radius von *Necromanis franconica* aus Solnhofen 1 (Fig. 9) bei geringerer Länge der Diaphyse noch unvollständig ausgebildet. Obwohl an diesem Knochen beide Epiphysenfugen fest verwachsen sind, bleibt er grössenmässig hinter dem von HELBING (1938) abgebildeten linken Radius aus Montaigule-Blin zurück. Selbst dieser wesentlich grössere Knochen stammt von einem noch nicht voll ausgewachsenen Tier, da die distale Epiphyse abgefallen ist. Der Knochen ist im vergleichbaren Teil um 25% länger als der von Saulcet und gibt einen Eindruck von der möglichen Grössenvariabilität der Art. Bei *N. franconica* trägt das distale Gelenk wie bei *Patriomanis* (USNM 299960) auf der Vorderseite einen kurzen Kamm, der bei den vorliegenden Exemplaren von *Manis* fehlt und damit weitere Unterschiede im Handbereich erwarten lässt.

4.3.4 Ulna

Die proximalen Teile beider Ulnae sind erhalten (Fig. 10 und 11), während die stark verlängerten und kräftigen Tuber olecrani verlorengegangen sind, da sie selbständige Zentren der Verknöcherung bilden. Die Gelenkfacetten sind im Vergleich zum Typusexemplar von *N. franconica* (Fig. 12) etwas breiter und in geringerem Masse auch höher. Auf QUENSTEDTS Abbildung (1885, Abb. 12) ist nicht erkennbar, dass der mediale Flansch der distalen Humerusgelenkung abgebrochen ist. Auch die Ulnae zeigen im Vergleich mit dem Typusmaterial eine geringere Ausprägung der Muskelansätze, wie es für ein subadultes Tier zu erwarten ist.

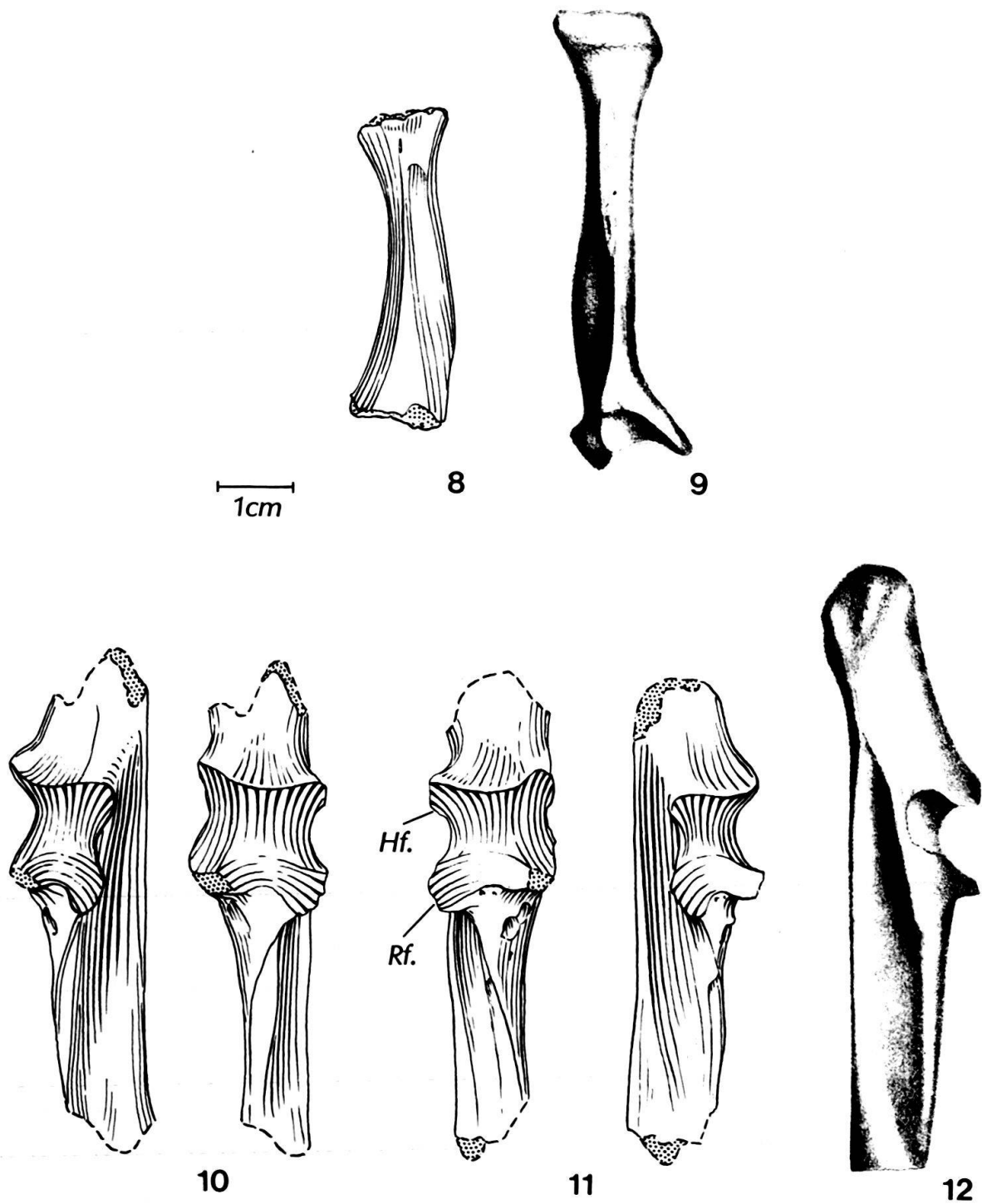


Fig. 8 bis 12. Unterarmknochen von *Necromanis franconica* aus Saulcet (8, 10, 11), Untermiozän und dem Typusexemplar aus Solnhofen 1 (9 und 12), Mittelmiozän. 8. Rechtes Radiusfragment, von der Rückseite gesehen, im Vergleich zum ausgewachsenen Radius des Typusexemplars (9). 10 und 11. Rechte und linke Ulna im Vergleich zur Seitenansicht der Ulna des Typusexemplars (12) (9 und 12 aus QUENSTEDT 1885). (Hf. = Facette für den Humerus, Rf. = Facette für den Radius).

4.3.5 Manus und nicht zugeordnete Phalangen

Das vorliegende Tier aus Saulcet war subadult und daher fehlt ein Teil der Epiphysen an den Knochen aus dem Fuss- und Handskelett. Mehrere Knochen sind an den Kanten stark korrodiert. Die Zuordnung der Knochen ist zusätzlich dadurch erschwert, dass aufgrund des unterschiedlichen Anpassungsgrades zum Teil erhebliche Abweichungen gegenüber *Manis* zu beobachten sind.

Aus der Handwurzel konnten ein Fragment vom linken Scapholunatum und das Carpale III identifiziert werden. Beide Knochen zeigen auf Ober- und Unterseite stark dorsopalmar gerundete Gelenkflächen. Von den Metapodienfragmenten wurde eines aufgrund der gedrungenen Gestalt als Metacarpale III angesprochen.

Die ersten Phalangen haben alle ihre proximale Epiphyse verloren. Die distalen Gelenke sind in der Mitte tief eingezogen und seitlich ausgestellt. Die Phalangen sind grundsätzlich länger als breit, wenn man die fehlende Epiphyse berücksichtigt. Eine Zuordnung der vier vorhandenen Stücke zu bestimmten Strahlen von Hand oder Fuss ist nicht möglich. Als zweite Phalangen werden zwei Knochen angesprochen, die in der Länge so stark reduziert sind, dass die proximalen und distalen Epiphysen unmittelbar aufeinander zu sitzen scheinen. Dass es sich um zweite Phalangen handelt, zeigt der erhabene Kiel auf der proximalen Gelenkfläche, der dorsal in einen kleinen Zapfen übergeht (Fig. 13 und 14). Die Gelenkfläche der ersten Phalange müsste eine Mittelrinne für den Führungsgrat des Metapodiums besitzen. Auf der ventralen Seite zeigt die Gelenkfläche zwischen den beiden Bandhöckern eine Inzisur.

Die tief gespaltenen Endphalangen dieses Skelettfundes sind in der Grösse sehr unterschiedlich (Fig. 15 bis 19). Die vier kleineren sind 9 bis 13 mm und eine grosse 25 mm lang. Die grosse Endphalange dürfte zur Hand gehören. Ob sie allerdings zum stark vergrößerten dritten Strahl oder zum etwas kleineren zweiten oder vierten Strahl

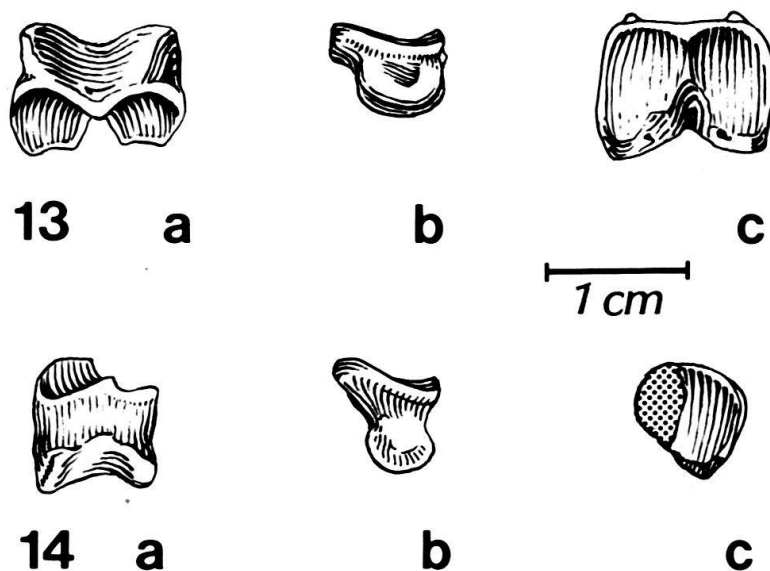


Fig. 13 und 14. Stark verkürzte zweite Phalangen von *Necromanis franconica* aus Saulcet, Untermiozän. a. von dorsal, b. von lateral, c. von proximal. Die besonders breite zweite Phalange (13) wird einem der vergrößerten Strahlen der Hand zugeordnet.

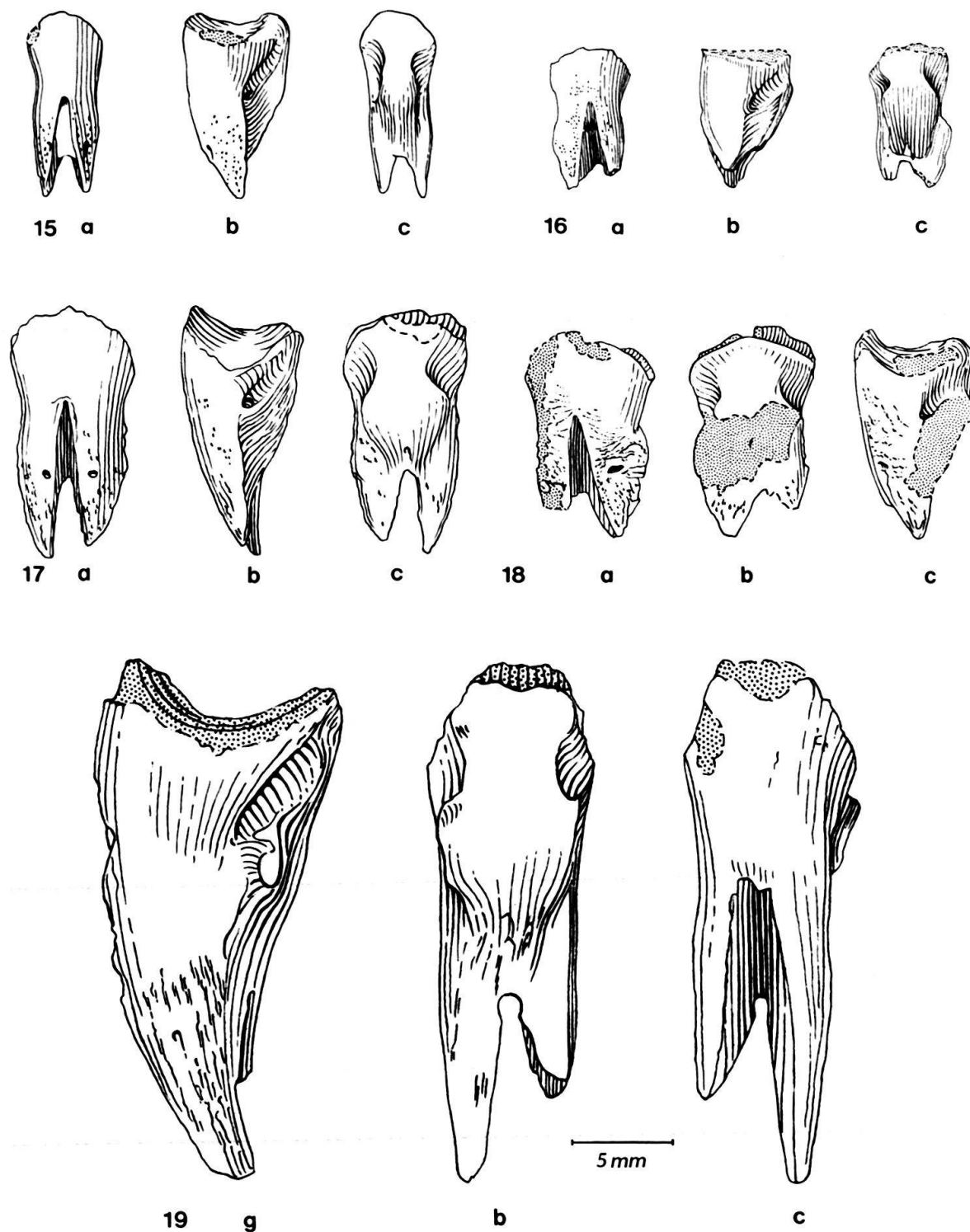


Fig. 15 bis 19. Gespaltene Endphalangen von *Necromanis franconica* im gleichen Massstab; a. von dorsal, b. von lateral, c. von volar bzw. plantar. Die besonders grosse Endphalange (19) gehört einem der mittleren Strahlen der Hand. Die übrigen können nicht zugeordnet werden. Die Endphalange von Figur 15 wurde erst 1936 (Sau 2852) gefunden. Die unterschiedliche Grösse der Phalangen dieses Individuums gemahnt zur Vorsicht bei der Zuordnung isolierter Phalangen zu einer bestimmten Art von *Necromanis*.

gehört, lässt sich aus dem Vergleich mit *Manis gigantea* nicht eindeutig feststellen, da die Endphalangen des zweiten und vierten Strahles der Hand ebenfalls stark vergrößert sind. Eine Verteilung der kleinen Phalangen auf die übrigen Strahlen der Hand und des Fusses kann nicht vorgenommen werden. Die Endphalangen besitzen zur Befestigung der Hornscheide einen charakteristischen Mittelspalt und haben auf der Unterseite auffallende Bandhöcker mit seitlichen Gruben oder Ösen. Im Unterschied zu *Manis gigantea* und *M. javanica* fehlt auf der dorsalen Seite der weit nach proximal über das Gelenk hinaus reichende Knochenzapfen.

Auch wenn die Phalangen nicht den einzelnen Strahlen zugeordnet werden können, spricht der auffallende Grössenunterschied für eine ähnliche Ausbildung von Hand und Fuss wie bei *Manis gigantea*, wo nur die drei mittleren Strahlen der Hand extrem vergrößert sind, während sämtliche Strahlen des Fusses relativ gleichmässige und kleine Endphalangen besitzen. MOHR (1961) hat bereits diesen Unterschied in der Grösse der Hornkrallen beschrieben und ihn auf die terrestrische Lebensweise bezogen, während bei den arboricolen Maniden, wie bei *Manis javanica*, sämtliche Krallen und die knöchernen Phalangen vergleichsweise deutlich länger, vor allem aber seitlich auffallend komprimiert sind.

Ein wesentlicher Unterschied existiert aber auch gegenüber *Manis gigantea*. Bei dieser Form sind die ersten Phalangen stets kürzer als die zweiten (HILDEBRAND 1974). Die Verkürzung der ersten Phalange im dritten Strahl führt als spezielle Grabanpassung u.a. bei den Phalaeonodonten, z.B. bei *Xenocranium*, zur Verschmelzung mit dem Metacarpale III (ROSE & EMRY 1983). Von *Necromanis* liegen zweite Phalangen vor, die wesentlich stärker reduziert sind als bei *Manis gigantea* oder *M. javanica*. Von allen zum Vergleich herangezogenen Arten von der Gattung *Manis* unterscheidet sich *Necromanis* grundsätzlich durch den fehlenden Blockademechanismus zwischen den Metapodien und den einzelnen Phalangen, der die Grabhand vor Disartikulation durch Überlastung schützt.

Bei *Patriomanis* aus dem Oligozän von Nord-Amerika fehlt diese Verschränkung der Kochen ebenfalls, aber hier ist weder in der Hand noch im Fuss der Mittelstrahl stark vergrößert.

4.4 Die hintere Extremität

4.4.1 Pelvis

Vom Becken liegen nur die beiden Iliumäste mit dem Rand des Acetabulum vor (Fig. 20 und 21). Die Epiphysenfugen im Acetabulum sind offensichtlich noch nicht verknöchert gewesen. Proximal vom Acetabulum ist eine Muskelgrube angedeutet, wo bei *Patriomanis* eine Tuberositas ausgebildet ist. Das Ilio-Sacralgelenk zeigt deutliche Unterschiede gegenüber *Patriomanis* und *Manis javanica*. Bei *Manis javanica* verschmelzen drei bis vier Sacralwirbel mit dem Ilium, so dass das Ilio-Sacralgelenk bis zur Mitte des Acetabulums zurückreicht. Diese Gelenkfläche reicht bei den vorliegenden Beckenfragmenten von *Necromanis* weit weniger nach hinten, so dass maximal zwei Wirbel des Sacrums mit dem Ilium gelenkt haben dürften. Die laterale Seite des Iliums zeigt Unterschiede zu *Patriomais*, die dort einen scharfen Kiel besitzt, so dass die Darmbeinschaukel tief ausgehöhlt ist. Bei *Necromanis* gibt es in diesem Bereich nur

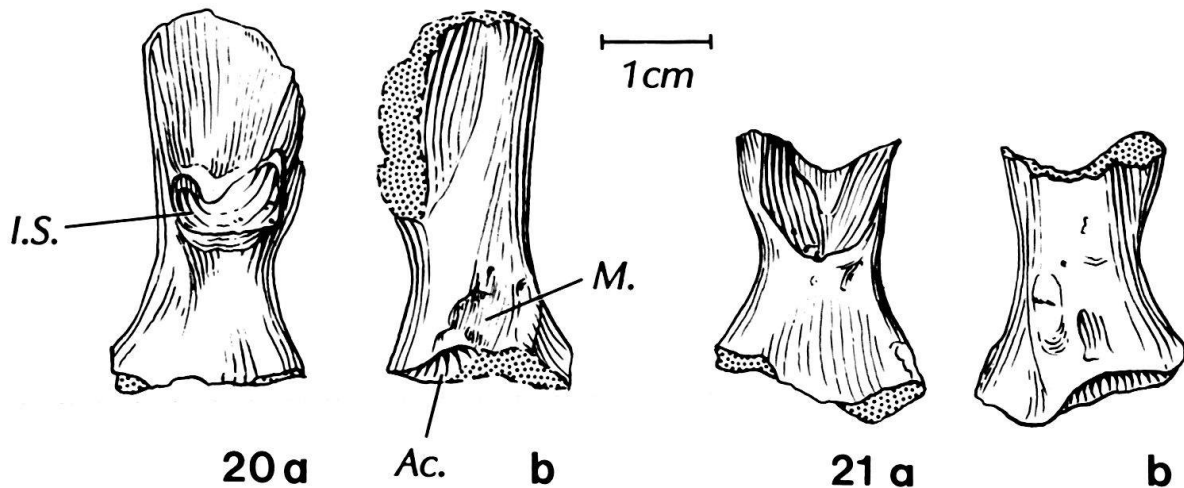


Fig. 20 und 21. Rechtes und linkes Ischium von *Necromanis franconica* aus Saulcet, Untermiozän, von mesial (a) und lateral (b). Der Rand des Acetabulums (Ac.) liegt jeweils am unteren Ende des Fragmentes. (I.S. = Ilio-Sacralgelenk, M. = Muskelgrube).

einen flachen Wulst, der auch keinen vergrößerten Darmbeinhöcker wie bei *Patriomanis* oder *Manis* erwarten lässt.

4.4.2 Femur und Fibula

Bei beiden Femora sind die Epiphysen abgefallen. Vom linken Femur ist nur ein unbedeutendes proximales Bruchstück erhalten, wogegen vom rechten Femur (Fig. 22) die Diaphyse bis nahezu an die distale Epiphyse überliefert ist. Auf der Rückseite ist die tiefe Fossa trochanterica zu erkennen, die bei *Manis* völlig fehlt, bei *Patriomanis* aber in ähnlicher Weise ausgeprägt ist. Der Trochanter minor ist kräftig ausgebildet und mit dem Trochanter major wie bei *Patriomanis* durch einen breiten Wulst verbunden.

Bei *Manis* fehlt dieser Wulst. Auf der lateralen Seite der Diaphyse zeigen die fossilen Maniden einen Trochanter tertius. Seine Lage verschiebt sich im Laufe der Phylogenie distad, so dass der entsprechende Muskelansatz bei *Manis* am distalen Gelenkende liegt (EMRY 1970). Bei *Necromanis franconica* hat der Trochanter tertius noch einen deutlichen Abstand zur distalen Epiphysenfuge. Am Femur von *Patriomanis*, das kleiner als das von *N. franconica* ist, liegt der Trochanter tertius noch relativ höher. Das vorliegende subadulte Femur bleibt grössenmässig um etwa 20% hinter einem Femur von *Necromanis franconica* aus Wintershof-West (KOENIGSWALD 1969, Abb. 4) zurück, obwohl bei jenem Stück die Epiphysenfugen ebenfalls noch offen waren, ist aber wesentlich grösser als das Femur von *Necromanis parva* vom gleichen Fundort. Von der Fibula liegt nur ein kleiner, wahrscheinlich proximaler Teil der Diaphyse vor.

4.4.3 Pes

Vom rechten Fussgelenk liegen der Calcaneus und ein grösseres Fragment des Astragalus vor (Fig. 23 und 24). HELBING (1938) hat beide Stücke bereits zur Bestimmung von drei isolierten Knochen aus dem Aquitan von Mainz-Weisenau herange-

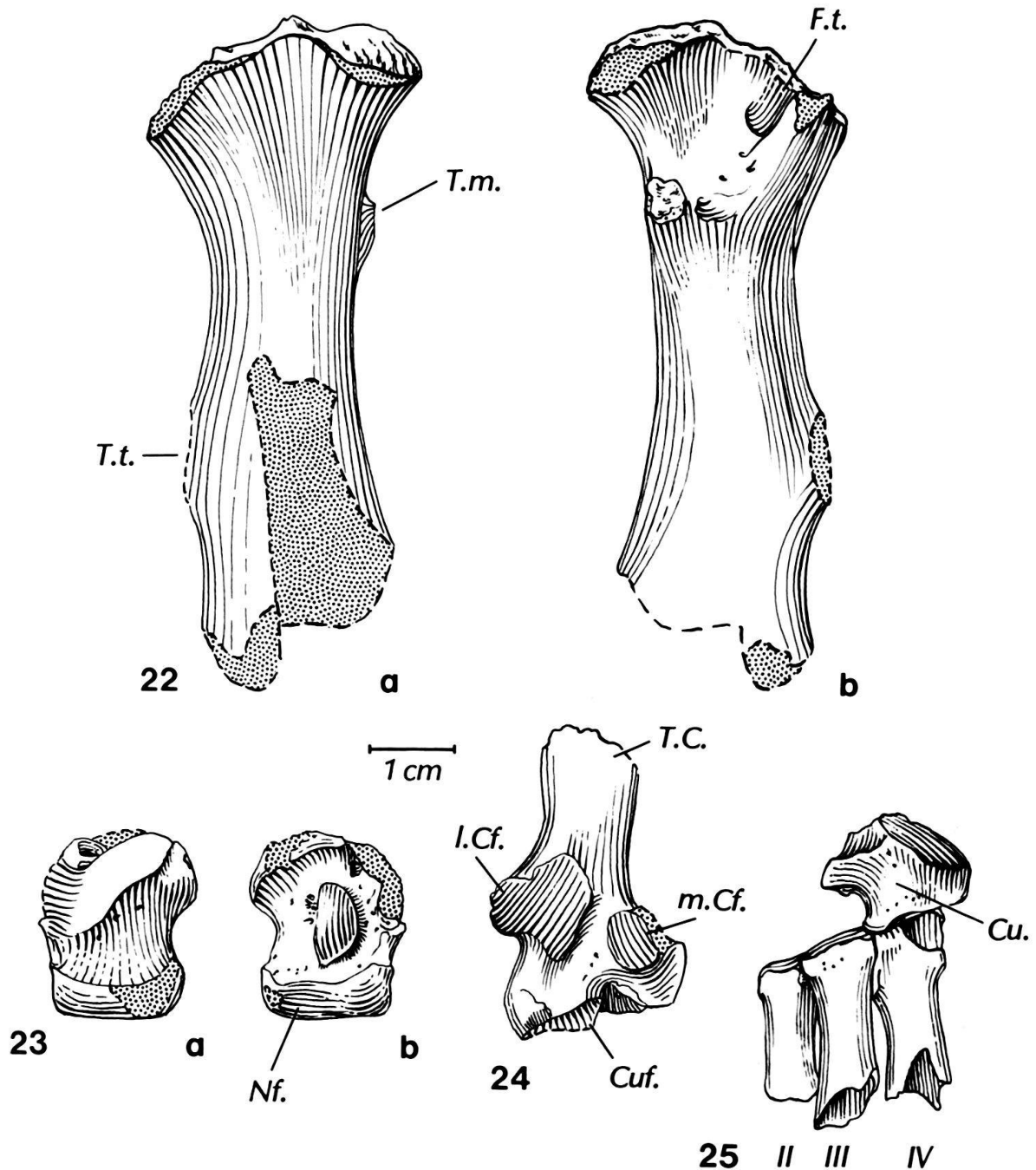


Fig. 22 bis 25. Knochenelemente der hinteren Extremität von *Necromanis franconica* aus Saulcet, Untermiozän. 22. Rechtes Femurfragment, von cranial (a) und caudal (b). Der Trochanter tertius liegt deutlich abgegrenzt oberhalb der distalen Epiphysenfuge. Die proximalen Epiphysen sind abgefallen. (F.t. = Fossa trochanterica, T.m. = Trochanter minor, T.t. = Trochanter tertius). 23. Rechter Astragalus von dorsal (23a) und von plantar (23b). (Nf. = Navicularfacette). 24. Rechter Calcaneus, bei dem der Tuber (T.C.) unvollständig erhalten ist. (Cuf. = Cuboid-facette, I.Cf. = Laterale Facette für den Astragalus, m.Cf. = mediale Facette für den Astragalus). 25. Linkes Os cuboideum (Cu.) mit den Metatarsalia II, III und IV. Im Fuss ist der dritte Strahl nicht wesentlich verstärkt.

zogen. Von der Trochlea des Astragalus ist die laterale Rolle abgebrochen (Fig. 23). Deswegen können die Proportionen des Knochens nur schwer abgeschätzt werden; auf jeden Fall ist er etwas grösser als das Stück aus Mainz-Weisenau. Deutlich sichtbar ist

die tiefe Inzisur am oberen Rand zwischen den beiden Graten der Trochlea. Hier liegt das bereits von HELBING (1938) hervorgehobene obere Astragalforamen, das SZALAY (1977) und CIFELLI (1983) als primitiv bewerten. Von besonderer Bedeutung für die verwandschaftlichen Beziehungen der Pholidota ist die Form der Gelenkfacetten am Caput des Astragalus (SZALAY 1977, CIFELLI 1983). Die Navicularfacette ist eine gleichmässige Walze, die nur auf der Unterseite abgeflacht bis leicht konkav ist. Das Weisenauer Stück zeigt eine ähnliche Form des distalen Gelenkes, wenn dessen Breite an diesem kleineren Knochen auch geringer ist. SZALAY (1977, S. 349) bewertet diese Form des Gelenkes bereits als abgeleitet. Sie unterscheidet sich jedoch deutlich von der für die Maniden typischen starken Eintiefung in der lateralen Hälfte der distalen Seite, die CIFELLI (1983, S. 21) als «bowl-like» beschreibt. Gerade in diesem Bereich ist die Walze konvex geformt.

Dem Calcaneus (Fig. 24) fehlt das letzte Stück des Tuber, das offensichtlich mit dem übrigen Teil des Knochens noch nicht coossifiziert war. Die mediale Facette zum Astragalus liegt auf einem weitausladenden Sustentaculum und hat keine Verbindung zur lateralen Facette; diese bildet auf der lateralen Seite des Calcaneus einen weiteren Vorsprung. Die Cuboidfacette ist schräggestellt.

Die Übereinstimmung der beiden Knochen mit denen aus Mainz-Weisenau ist trotz des Grössenunterschiedes so vollständig, dass auch diese zu *Necromanis franconica* gestellt werden können.

Weiterhin wird dem rechten Fuss ein Metatarsale III ohne distale Epiphyse zugeordnet. Der unvollständige Knochen erreicht 28 mm Länge und ist distal über der Epiphysenfuge auf 10 mm verbreitert, während die Diaphyse an der schwächsten Stelle nur 6 mm misst.

Von der linken Fusswurzel liegt das besonders auf der Rückseite stark bestossene Os cuboideum vor. Auch hier ist die Calcaneusfacette schräg weit nach aussen gestellt. Eine kleine Facette dürfte mit dem Oberrand des Tarsale III artikuliert haben. Die Gelenkfläche zum Naviculare ist nur unvollständig erhalten.

Dem linken Fuss werden drei Metapodien, und zwar die Strahlen II, III und IV, zugeordnet, die untereinander nahezu gleichdick sind (Fig. 25). Sie sind länger und erscheinen gleichförmiger als die Metacarpen. Obwohl die Distalenden fehlen, dürften die Strahlen III und IV deutlich länger gewesen sein als der Strahl II. Wenn diese Zuordnung zutrifft, war der Mt III innerhalb der Metatarsen nicht besonders betont. Darin liegt ein Unterschied zu *Manis javanica*, wo nicht nur der dritte Strahl der Hand, sondern in geringerem Masse auch der des Fusses betont ist. Auf die strahlenmässig nicht zuordenbaren Phalangen wurde in Kapitel 4.3.5 eingegangen.

5. Ergebnisse

5.1 Körpergrösse und Spezialisierung von *Necromanis*

Die Körpergrösse von *Necromanis franconica* kann nicht unmittelbar aus einem Grössenvergleich mit *M. javanica* erschlossen werden. Die Lumbalwirbel des vorliegenden Skeletts erreichen in Länge, Breite und Höhe des Körpers etwa 150% des subadulten Vergleichsskelettes, dessen Kopf-Rumpflänge 50 cm beträgt. Daraus würde sich für *Necromanis franconica* eine Kopf-Rumpflänge von rund 75 cm ergeben, zu

denen mindestens die gleiche Länge für den Schwanz hinzukommt. Zu anderen Ergebnissen kommt man allerdings, wenn man den Humerus zugrunde legt. Hier wurde der vollständige Humerus des Typusexemplars verwendet, der von einem adulten Tier stammt, das etwa um 20% grösser gewesen sein dürfte als das subadulte Tier aus Saulcet. Die Länge und die Diaphysenbreite des Humerus von diesem grossen Tier erreichen gerade 120% der entsprechenden Abmessungen bei *Manis javanica*. Die Breite der distalen und proximalen Gelenkung liegt dagegen bei ca. 150%. Wegen dieser augenfälligen Allometrie muss angenommen werden, dass *Necromanis franconica* ein grosser Manide mit kräftigem Körperbau und relativ kurzen Extremitäten gewesen ist.

Trotz der recht lückenhaften Überlieferung von Hand- und Fuss skelett zeigt sich für *Necromanis franconica*, dass der dritte Strahl der Hand eine stark vergrösserte Grabkrallen getragen hat. Im Fuss lassen die Metatarsalia dagegen keine derartige Verstärkung des dritten Strahls erwarten. MOHR (1961) weist darauf hin, dass bei den bodenlebenden Arten *Manis gigantea* und *M. temminckii* die Klauen – abgesehen von den Grabklauen an der Hand – wesentlich kürzer sind. Mit aller Vorsicht könnte man daraus für *N. franconica* ableiten, dass diese Form eher bodenlebend als arboricol war. Zu einer bodenlebenden Form passen auch die kräftigen aber kurzen Extremitäten, wie sie sich aus dem Vergleich mit *Manis javanica* ergeben, die nach MOHR (1961) ein Übergangsglied zu den rein arboricolen Formen darstellt. Die unterschiedliche Grösse der Endphalangen, die zum Skelett von *Necromanis franconica* gehören, macht es schwierig, isolierte Phalangenfunde, wie sie mehrfach aus dem europäischen Tertiär vorliegen, der grossen Art *N. franconica* oder der kleinen sympatrischen Art *N. parva* zuzuordnen.

5.2 Stellung von *Necromanis* innerhalb der Maniden

Die Entwicklungshöhe von *Necromanis* ist durch die stark vergrösserte Grabkrallen und die auffallend verkürzten zweiten Phalangen in der Hand zu bestimmen. Im Fuss scheint nach den Metapodien und vorhandenen Endphalangen der III. Strahl nicht vergrössert zu sein. Es spricht nichts dagegen, *Necromanis* mit diesen Merkmalen von der eoänen *Eomanis* abzuleiten, die mit ihren nachgewiesenen Hornschuppen (KOENIGSWALD, RICHTER & STORCH 1981) bereits ein echtes Schuppentier war.

Patriomanis americana unterscheidet sich von *N. franconica* nach einem von R.J. EMMY zur Verfügung gestellten Abguss (USNM 299960) darin, dass weder in der Hand noch im Fuss eine besondere Vergrösserung des dritten Strahls zu beobachten ist. Damit hat *Patriomanis* relativ ursprüngliche Proportionen in den Phalangen beibehalten und kann auch nicht von *Eomanis*, die bereits eine vergrösserte Grabkrallen in der Hand besass (STORCH 1978a, b), abgeleitet werden. Damit belegt die amerikanische *Patriomanis* eine eigene Entwicklungslinie.

Bei *Necromanis* fehlen im Gegensatz zu *Manis gigantea* und *M. javanica* die scharfen Führungsgrate und damit der Blockademechanismus zwischen den Phalangen bzw. Carpalia und Metacarpalia (STORCH 1978a). *Manis* kann aber mit den hochspezialisierten Gelenkformen nicht ohne weiteres von *Necromanis* abgeleitet werden, weil *Necromanis* mit der Verkürzung der zweiten Phalangen bereits eine andere Spezialisierungsrichtung eingeschlagen hatte. Im Fuss zeigt der Astragalus

zumindest einen weniger abgeleiteten Zustand, der nicht unbedingt zum Zustand bei *Manis* führen muss.

In der Handwurzel besitzen beide Gattungen stark dorsopalmar gewölbte Bewegungsflächen, die möglicherweise ein synapomorphes Merkmal aller Pholidoten sind und die frühe Benutzung der Hände als Grabhacken wahrscheinlich machen.

5.3 Phylogenetisch-systematische Ergebnisse

Da bei dem vorliegenden Skelett Humerus und Femur zusammen gefunden wurden, steht ausser Frage, dass beide Knochen zu einem Individuum gehören. Somit muss mit SCHLOSSER (1907) die von AMEGHINO (1905) angenommene Aufteilung der Knochen auf die Gattungen *Teutomanis* innerhalb der Pholidota und *Galliaetatus* innerhalb der Dasypoda endgültig verworfen werden.

In der Argumentation über die Beziehung der Pholidota zu den Palaeanodonta (EMRY 1970; SZALAY 1977; CIFELLI 1983) spielt der von HELBING (1983) vorgelegte Astragalus von Mainz-Weisenau eine wichtige Rolle, vorausgesetzt, dass dieser Knochen wirklich von einem Pholidoten stammt. Mit der Vorlage dieses Skelettes kann die von HELBING (1983) getroffene Zuordnung überprüft und eindeutig bestätigt werden. Ohne Zweifel handelt es sich um den Astragalus von *Necromanis franconica*, dessen einfache Navicularfacette zwar einerseits der geringeren Differenzierung des III. Strahles entspricht, aber gleichzeitig die Spezialisierung von *Manis* in einer anderen Richtung aufgezeigt. CIFELLI (1983, S. 28) zieht den unspezialisierten Zustand bei *Necromanis* als Argument dafür heran, dass sich die besondere Ausprägung dieser Facette bei *Manis* konvergent zu den Pilosa innerhalb der Edentata entwickelt hat. Das kann hier bestätigt werden.

Nachdem nun das Schädeldach von *Necromanis* bekannt ist, kann der von FILHOL (1894) als *Leptomanis edwardsi* beschriebene Schädel bewertet werden. Er fand bei der Revision der Maniden (KOENIGSWALD 1969) keine Berücksichtigung, weil seinerzeit kein vergleichbares Fossilmaterial vorlag. Der Schädel von *Leptomanis edwardsi* ist nur unwesentlich schlanker als der von *Necromanis*, der Verlauf der Schädelnähte zwischen Frontale und Parietale weicht allerdings etwas ab (siehe Fig. 3). Eine Selbständigkeit der Gattung *Leptomanis* kann damit nicht gerechtfertigt werden. Deswegen wird *Leptomanis* hier mit *Necromanis* synonymisiert. Beide Gattungen wurden von FILHOL (1894) aufgestellt. Wegen der Unterschiede im Schädelbau ist eine Abgrenzung gegenüber *N. franconica* möglich. Möglicherweise gehört der Schädel allerdings zu *Necromanis quercyi* FILHOL 1894, die FILHOL auf einen Humerus aus dem Quercy begründet hat. Die Länge der Frontalia des Schädels und die Länge des Humerus stehen in einem sehr ähnlichen Verhältnis wie die beiden Knochen aus dem Skelett von Saulcet. Allerdings reicht das für eine weiterreichende Synonymisierung nicht aus, weswegen der Schädel hier unter dem Namen *Necromanis edwardsi* (FILHOL 1894) geführt wird.

Wenn man HELBLING (1938) dahingehend interpretiert, das distale Humerusfragment aus dem Stampium von St. André bei Marseille der grosswüchsigen Art *Necromanis franconica* zuzuweisen, dann ist diese Art vom oberen Oligozän bis zum mittleren Miozän belegt. Der Holotypus aus Solnhofen 1 stellt dabei das jüngste Vorkommen dar.

Verdankungen

Die Autoren danken den Herren Dr. J. Hürzeler und Dr. B. Engesser vom Naturhistorischen Museum in Basel für die Erlaubnis, dieses seit langem in ihrem Hause aufbewahrte Skelett zu beschreiben und für zahlreiche Hinweise zur Herkunft des Fundes. Für die Ausleihe von Vergleichsmaterial danken sie Dr. F. Dieterlen, Stuttgart, Dr. R.J. Emry, Washington, Dr. R. Hutterer, Bonn, Dr. G. Storch, Frankfurt und Prof. Dr. F. Westphal, Tübingen. Frau D. Kranz, Institut für Paläontologie, Bonn, danken wir für die Sorgfalt bei der zeichnerischen Darstellung der Knochen aus Saulcet.

LITERATURVERZEICHNIS

- AMEGHINO, F. 1905: Les Édentés fossiles de France et d'Allemagne. An. Mus. Nacio. Buenos Aires 13, 175–250.
- BUCHER, H., GINSBURG, L. & CHENEVAL, J. 1985: Nouvelles données et interprétations sur la formation des gisements de vertébrés aquitaniens de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France). Geobios 18, 6, 823–832.
- CIFELLI, R.L. 1983: Eutherian tarsals from the Late Paleocene of Brazil. Amer. Mus. Novitates 2761, 1–31.
- CUVIER, G. 1823: Recherches sur les ossements fossiles 5, 1, 405, S. Paris.
- DEHM, R. 1937: Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen fränkischen Jura. Centr. Bl. Min. etc. 1937 B, 349–369.
- DEHM, R. & FAHLBUSCH, V. 1970: Zur Bezeichnung fossilführender Spaltenfüllungen. Mitt. Bayer. Staatsamml. Paläont. hist. Geol. 10, 351–364.
- EMRY, R.J. 1970: A North American Oligocene pangolin and other additions to the pholidota. Bull. Amer. Mus. nat. hist. 142, 455–510.
- FILHOL, H. 1879: Étude des mammifères fossiles de Saint Gérard-le-Puy (Allier). Ann. Sc. géol. 10, 1–252.
- 1894: Observations concernant quelques mammifères fossiles nouveaux du Quercy. Ann. Sci. nat. Zool. 16, 129–150.
- HELBING, H. 1938: Nachweis manisartiger Säugetiere im stratifizierten europäischen Oligocaen. Eclog. Geol. Helv. 31, 296–303.
- HILDEBRAND, M. 1974: Analysis of vertebrate structure. 710, S., New York (Wiley).
- KOENIGSWALD, W. v. 1969: Die Maniden (Pholidota, Mamm.) des europäischen Tertiärs. Mitt. Bayer. Staatssammlg. Paläont. hist. Geol. 9, 61–71.
- KOENIGSWALD, W. v., RICHTER, G. & STORCH, G. 1981: Nachweis von Hornschuppen bei *Eomanis waldi* STORCH 1978 aus der Grube Messel bei Darmstadt (Mammalia, Pholidota). Senckenbergiana lethaea 61, 291–298.
- KORMOS, TH. 1934: *Manis hungarica* n. sp., das erste Schuppentier aus dem europäischen Oberpliozän. Folia Zool. et Hydrobiol. 6, 84–97.
- KRETZOI, M. 1956: Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villányer Gebirges. Geol. Hung. Ser. Palaeont. 27, 125–264.
- MEIN, P. 1958: Les mammifères des la faune siderolithique de Vieux-Colonges. Nouv. Arch. Mus. hist. nat. Lyon 5, 122 S.
- 1975: Résultats du groupe de travail des vertébrés. Rep. in Act. R.C.M.N.S. work. group. (L.U.G.S.), 79–81, Bratislava.
- MOHR, E. 1961: Schuppentiere. 1–99. Neue Brehm-Bücherei 284, Wittenberg (Ziemsen).
- QUENSTEDT, F.A. 1885: Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl., 498 S., Tübingen (Laupp).
- ROSE, K.D. & EMRY, R.J. 1983: Extraordinary fossorial adaptations in the Oligocene palaeoanodonts *Epoicotherium* and *Xenocranium* (Mammalia). J. Morphol., 175, 32–56 Lawrence KS.
- SCHLOSSER, M. 1904: Notizen über einige Säugetiere aus dem Miocän von Württemberg und Bayern. N. Jb. Min. etc. Beil. Bd. 19, 485–502.
- 1907: Besprechung von: AMEGHINO, F. 1905: Les Édentés fossiles de France et d'Allemagne. N. Jb. Min. etc. 1907, I, 462–466.
- STORCH, G. 1978a: Ein Schuppentier aus der Grube Messel – Zur Paläobiologie eines mittelmiozänen Maniden. Natur und Museum 108, 301–307.
- 1978b: *Eomanis waldi*, ein Schuppentier aus dem Mittel-Eozän der «Grube Messel» bei Darmstadt (Mammalia: Pholidota). Senckenbergiana lethaea 59, 503–529.
- STORCH, G. & RICHTER, G. 1987: Schuppentiere – vor 50 Mio. Jahren kaum anders als heute, 203–207. in: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. [Hrsg.] Messel – Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens, 315 S., Frankfurt/M. (Senckenberg).

- SZALAY, F.S. 1977: Phylogenetic relationships and a classification of eutherian mammals. 315–374, in: HECHT, M.T., GOODY, P.C. & HECHT, B.M. [Eds.]: Major pattern in vertebrate evolution. New York (Plenum Press).
- TOBIEN, H. 1965: Insekten-Frassspuren an tertiären und pleistozänen Säugetier-Knochen. Senckenbergiana lethaea 46a (Weiler-Festschrift), 441–451.
- VIRET, J. 1951: Catalogue critique de la faune des mammifères miocènes de La Grive Saint. Alban (Isère). Première partie: Chiroptères, carnivores, édentés pholidotes. Nouv. Arch. Mus. hist. nat. Lyon 3, 3–104.
- 1955: Ordre des Pholidotes, Formes fossiles, in: GRASSÉ, P.P. Traité de Zoologie 17/2, 1283–1284, Paris.

Manuskript eingegangen am 4. April 1990

Revision angenommen am 5. Juni 1990