



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

„Microwear-Analyse von fossilen Chalicotherien
aus der miozänen Lagerstätte Devínska Nová Ves“

verfasst von

Eva Hausberger

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat)

Wien, 2013

Studienkennzahl lt. Studienblatt:
Studienrichtung lt. Studienblatt:

Betreut von:

A 190 445 347
Lehramtsstudium UF Biologie und
Umweltkunde UF Französisch
Univ.-Prof. Mag. Dr. Doris Nagel

Danksagung

Ich möchte mich an dieser Stelle bei Univ.-Prof. Mag. Dr. Doris Nagel recht herzlich für die sehr gute Betreuung bedanken. Sie stand mir mit Rat und Tat bei der Entstehung dieser Diplomarbeit zur Seite. Dank ihr konnte ich vertiefende Kenntnisse der wissenschaftlichen Praxis erlangen und Einblick in das Arbeiten am Institut der Paläontologie und am Naturhistorische Museum Wien erhalten. Mit viel Geduld, Engagement und ihrer fachlichen Kompetenz half sie mir eine für mich interessante wissenschaftliche Arbeit zu verfassen.

Ein besonderer Dank gilt auch Dr. Katharina Anna Bastl, die mich bei der Microwear-Analyse tatkräftig unterstützt hat. Des Weiteren möchte ich mich bei Univ.-Prof. Mag. Dr. Reinhard Zetter für die fachliche Unterstützung bei meiner Arbeit im Bereich der Paläobotanik bedanken.

Außerdem möchte ich mich bei Herrn Valentin Perlinger, Roland und Franz Mayer (Präparatoren des Instituts für Paläontologie) für ihre Hilfe und bei Dr. Ursula Göhlich (Kuratorin an der Geolog.-Paläontologischen Abteilung), sowie Herrn Alexander Bibl und Dr. Franz Zachos der Säugetiersammlung, alle Naturhistorisches Museum Wien, für die Bereitstellung des Materials bedanken.

Ein großes Dankeschön richte ich an meine Schwester Kathrin für das Korrekturlesen dieser Arbeit und ihre konstruktive Kritik. Ich möchte mich auch herzlichst bei Denis Yashin für die Hilfe bei der Fotobearbeitung bedanken.

Danken möchte ich auch meinen Kommilitoninnen und Kommilitonen, die mich durch das Studium begleitet haben und mir tolle Momente und viel Freude beschert haben.

Zuletzt möchte ich meiner ganzen Familie für die großartige Unterstützung während des gesamten Studiums danken. Ein großer Dank gebührt hier vor allem meiner Mutter Anna.

Ehrenwörtliche Erklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich die vorliegende Diplomarbeit selbstständig und ohne Benutzung anderer Hilfsmittel als der hier angegebenen Quellen verfasst habe. Die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken sind als solche kenntlich gemacht. Ich versichere, dass ich diese Diplomarbeit in gleicher oder ähnlicher Form noch keiner Prüfungsbehörde vorgelegt habe.

Wien, 29. Mai 2013

Eva Hausberger

Inhaltsverzeichnis

Danksagung.....	1
Ehrenwörtliche Erklärung.....	2
1. Einleitung.....	5
1.1 Odontologie.....	7
1.2 Bewegungsapparat.....	9
1.3 Eozäne Chalicotherien.....	12
1.3.1 <i>Eomoropus</i> Osborn 1913.....	14
1.3.2 <i>Grangeria</i> Zdansky 1930.....	15
1.3.3 <i>Litholophus</i> Colbert 1934.....	17
1.4 Schizotheriinae Holland & Peterson 1913.....	18
1.4.1 <i>Schizotherium</i> Gervais 1876.....	19
1.4.2 <i>Borissiakia</i> Butler 1965.....	20
1.4.3 <i>Phyllotillon</i> Pilgrim 1913.....	20
1.4.4 <i>Moropus</i> Marsh 1877.....	21
1.4.5 <i>Tylocephalonyx</i> Coombs 1979.....	23
1.4.6 <i>Metaschizotherium</i> Koenigswald 1932.....	24
1.4.7 <i>Ancylotherium</i> Gaudry 1863.....	25
1.4.8 <i>Chemosita</i> Pickford 1979.....	27
1.5 Chalicotheriinae Gill 1872.....	28
1.5.1 „ <i>Butleria</i> “ Butler 1965.....	28
1.5.2 <i>Chalicotherium</i> Kaup 1833.....	29
1.5.3 <i>Anisodon</i> Lartet 1851.....	31
1.5.4 <i>Hesperotherium</i> Qiu 2002.....	33
1.5.5 <i>Kalimantsia</i> Geraads et al. 2001.....	33
1.6 Lebensweise.....	34
1.6.1 Nahrungserwerb.....	39
1.6.2 Lebensraum.....	45
1.7 Stammesgeschichte und Verbreitung.....	45
2. Klima- und Säugetierentwicklung Eozän - Pleistozän.....	49
2.1 Paläogen.....	49
2.2 Neogene.....	57
2.3 Ursachen für den Klimawandel.....	67
3. Entwicklungstendenzen.....	72
4. Herbivorie.....	77
5. Microwear-Analyse von <i>Anisodon grande</i> aus der mittelmiozänen Lagerstätte von Devínska Nová Ves - Spalte.....	83
5.1 <i>Anisodon grande</i> De Blainville 1849.....	84
5.2 Vorkommen und Alter.....	85
5.2.1 Europäische Säugetierzonen des Miozäns.....	86
5.3 Bemerkungen zur Flora von Neudorf an der March im Mittelmiozän.....	87
5.3.1 Klima im Mittelmiozän.....	87
5.3.2 Vegetation.....	89
5.3.3 „Mixed Mesophytic Forests“.....	91
5.3.4 „Mixed Mesophytic Forests“-Vegetation von Neudorf an der March im Mittelmiozän.....	91
5.4 Material.....	93
5.5 Methode.....	100
5.6 Ergebnisse und Diskussion.....	103

6. Worterklärungen und Abkürzungen.....	112
7. Literaturverzeichnis.....	114
8. Anhang.....	123
Belegfotos – <i>Anisodon grande</i>	133
Belegfotos – Vergleichstiere.....	136
Zusammenfassung.....	140
Lebenslauf.....	141

1. Einleitung

Die hier vorliegende Arbeit ist in zwei große Abschnitte unterteilt. Der erste Teil umfasst eine allgemeine, theoretische Einführung und der zweite Teil stellt den praktischen Teil dieser Diplomarbeit dar. Diese Diplomarbeit beschäftigt sich mit den Chalicotherien (Perissodactyla, Mammalia), einer bereits ausgestorbenen känozoischen Tiergruppe. Im theoretischen Teil dieser Diplomarbeit wird allgemein auf die Entwicklung, die Ökologie und Lebensweise dieser Großherbivoren eingegangen. Neben den morphologischen Charakteristika dieser speziellen Tiergruppe wird auch die stammesgeschichtliche Entwicklung und die globale, geographische Verbreitung der Chalicotherien, unter Berücksichtigung der geologischen und paläoklimatischen Zusammenhänge, geklärt. Des Weiteren wird auf die allgemeine Entwicklung der Säugetiere im Paläogen und Neogen eingegangen, da Chalicotherien seit dem mittleren Paläogen (Eozän) existierten und bis ins späte Neogen überlebten. Außerdem wird versucht die Auswirkungen der Klimaveränderungen, die im Laufe des Känozoikums abliefen, auf die damals vorzufindende Flora und Fauna zu interpretieren. Ein weiteres Themengebiet, das im ersten Teil dieser Arbeit besprochen wird, sind die Lebensräume, die die Chalicotherien bewohnten, welche Ansprüche sie an ihr Habitat stellten, welche Art der Nahrung sie zu sich nahmen und ob Unterschiede in den Landschaften festzustellen waren, die manche Chalicotherien wählten. Vor dem Hintergrund ihrer seltsamen Gestalt, wird auch auf die mögliche Lebensweise dieser ausgestorbenen Tiergruppe eingegangen. Da Chalicotherien ausgesprochene Pflanzenfresser waren, wird auch auf die Herbivorie eingegangen und was diese Ernährungsweise für die Tiere bedeutet, die sich auf diese Art und Weise ernähren. Es wird bereits hier in diesem Abschnitt versucht speziell auf die mittelmiozäne Art *Anisodon grande*, die im Zentrum des zweiten Teils dieser Arbeit steht, einzugehen.

Im praktischen Teil wird die Forschungsfrage dieser Diplomarbeit, welche Nahrung nahm die mittelmiozäne Art *Anisodon grande* aus der fossilen Lagerstätte Devínska Nová Ves (Theben-Neudorf, Slowakei) auf, erörtert. Hier werden mit Hilfe der Microwear-Methode Informationen zur Ernährungsweise dieser erloschenen Großherbivoren gewonnen. In der Microwear-Analyse wird mikroskopisch der Zahnschmelz dieser Tiergruppe genauestens auf Abnutzungsspuren untersucht. Neben der Nahrungspräferenz der fossilen Chalicotherien-Art *Anisodon grande*, sollte es auch möglich sein mit Hilfe der Microwear-Methode Rückschlüsse über die damals herrschenden Umweltbedingungen, die vor circa 15 Millionen Jahren (Mittelmiozän) dort

herrschen, zu gewinnen. Die 1979 verfasste Monographie von Helmut ZAPFE, die sich vorrangig mit dieser Chalicotherien-Art aus dem slowakische Fundort befasst, ist ein zentrales Referenzwerk dieser Arbeit.

Die Chalicotherien (Chalicotheriidae) gehören zur Überordnung der Huftiere (Ungulata), sie stellen neben den heute vorkommenden Pferden (Equidae), Tapiren (Tapiridae), Nashörnern (Rhinocerotidae) und den ausgestorbenen Brontotherien (Brontotheriidae) eine erloschene Familie in der Ordnung der Unpaarhufer (Perissodactyla, Owen 1848) dar. Die ersten Vertreter dieser Tiergruppe sind aus dem Eozän Eurasiens und Nordamerikas bekannt und die letzten Chalicotherien lebten noch während der Eiszeit, bis sie im Mittel-Pleistozän ausstarben (COOMBS 1989). Die Chalicotherien waren eine weitverbreitete, jedoch nicht besonders artenreiche Tiergruppe. Fossilfunde geben Aufschluss über das Verbreitungsgebiet der frühen Chalicotherien aus dem Eozän bis ins Pleistozän. Sie lebten in Nordamerika, Europa, Afrika und Asien. Es gibt bislang keine Hinweise, dass sie jemals Südamerika erreichten. Die Familie Chalicotheriidae (Gill 1872) gehört der Überfamilie Chalicotherioidae (Gill 1872) an und diese wird der Unterordnung Ancylopoda (Cope 1889) zugeteilt (HEISSIG 1999). Man unterscheidet in der Familie der Chalicotheriidae zwei Unterfamilien, die Chalicotheriinae (Gill 1872) und die Schizotheriinae (Pollard & Peterson 1913). Auf die taxonomische Einteilung und die phylogenetischen Hintergründe der Chalicotherien wird an späterer Stelle näher eingegangen, zunächst möchte ich mich den kennzeichnenden Charakteristika dieser Tiergruppe widmen.

Die Chalicotherien sind die wohl ungewöhnlichste Familie der Unpaarhufer, denn sie besitzen statt Hufen Hufkrallen an ihren Phalangen. Dieses Charakteristikum erschwerte den früheren Paläontologen die Zuordnung dieser Tiere zu den Huftieren. Georges CUVIER (1822) erkannte in den fossilen Klauen der Krallentiere ein Riesenschuppentier, welches er als „pangolin gigantesque“ bezeichnete. Wie Cuvier, ordnete LARTET (1837) die fossilen Chalicotherien-Funde den Zahnarmen (Edentata bzw. Xenarthra) zu. Nach GAUDRY (1862) stellten die fossilen Knochenfunde von *Ancylotherium* aus Pikermi eine „nouveau genre d'édenté gigantesque“ bzw. neue Gattung von Riesenedentata dar. ZAPFE (1979) hebt hervor, dass die ersten Funde der Chalicotheriidae nicht nur aufgrund ihrer Krallen, sondern auch wegen des seltsamen Baus der Hand, der diesen Tieren den Knöchelgang ermöglichte und wegen ihren langen Vorderextremitäten, den Edentata oder manchen fossilen Gravigrada zugeordnet wurden. Nach ZAPFE (1979) ist es durchaus verständlich, dass diese Paläontologen in den fossilen Überresten keinerlei Huftiercharakter erkannten. HEISSIG (1999) verweist auf die täuschend ähnlichen

Strukturen der Hand- bzw. Fußstrahlen und Finger bzw. Zehen von Chalicotherien und fossilen Riesenfaultieren hin.

Es war FILHOL (1891), dem es erstmals gelang fossile Zähne von *Chalicotherium grande* in Verbindung mit den gefundenen Hufkrallen zu setzen. Er stellte fest, dass es sich bei den merkwürdigen Tieren weder um Riesenfaultiere, Ameisenbären noch Riesenpanzertiere, sondern um krallentragende Huftiere handelte. Die Bezahnung lieferte die Indizien, dass es sich bei den Chalicotherien um Unpaarhufer handeln musste und bald darauf war klar, dass mehrere Arten dieser krallentragenden Unpaarhufer existierten (COOMBS 1983).

1.1 Odontologie

Wie alle Unpaarhufer sind Chalicotherien Pflanzenfresser, und sie weisen ein der Blattnahrung angepasstes Gebiss mit einem starken Kauapparat und spezialisierten Backenzähnen auf (HEISSIG 1999). Im Allgemeinen werden folgende Merkmale bei den Molaren der Chalicotherien festgestellt (siehe Anhang, Abb. 8-9): Es handelt sich um einen lophodonten Zahntyp, das heißt, die Höcker sind durch Kämme miteinander verbunden. Im Oberkiefer wird der Kamm zwischen den mesialen (vorderen) Zahnhöckern als Protoloph (Vorderjoch) bezeichnet. Der Protoloph setzt meist am Paracon an und verbindet den Paraconulus. Bei stärkerer Abkauung ist es mitunter auch möglich, dass der Protoloph sich bis zum Protoconus vorsetzt. Der Kamm, der die buccal (außen) liegenden Zahnhöcker verbindet, wird Ectoloph (Außenjoch) genannt (LEHMANN 1996). An den Ectoloph schließt sich ein kurzer, aber vollständiger „Metaloph“ an, so wird der Kamm bezeichnet, der sich vom Hypocon zum Metacon zieht (THENIUS 1989). Die Molaren im Oberkiefer besitzen, den für Chalicotherien besonders charakteristischen Ectoloph, der bei den Chalicotherien besonders prominent ist. Dieser weist, von occlusal betrachtet, eine deutliche W-Form auf. Dieses Merkmal ist jedoch nur auf die modernen Chalicotherien beschränkt, die ersten Vertreter dieser Gruppe trugen dieses Zahnmerkmal noch nicht (COOMBS 1998). Der Ectoloph ist zum Zerreiben der Nahrung besonders wichtig, seine Höcker sind jedoch von eher geringer Größe (HEISSIG 1999). Des Weiteren ist der Parastyl klein, und der Metaconulus fehlt vollständig. Zudem bildet der Protocon einen fast freistehenden, kräftigen Höcker, der etwas isoliert nach posterior versetzt ist. Das mesiale und buccale Cingulum sind meist gut entwickelt. (ZAPFE 1979; COOMBS 1989).

Laut ZAPFE (1979) bezeichnet OSBORN (1929) den Zahntyp im Unterkiefer als

bunoselenodont und WEHRLI (1939) selenolophodont. Die Molaren des Unterkiefers kennzeichnen sich durch ihre zwei mondformigen Schmelzbänder, die sich lingual in der Mitte bzw. an einem Scheitelpunkt, der von Metaconid und Metastylid gebildet wird, treffen. Die beiden halbmondformigen Joche sind etwas abgeknickt, der distale Halbmond (Talonid) ist länger und höher als der mesiale Halbmond (Trigonid). Bei stärkerer Abkautung verschmelzen Metaconid und Metastylid ineinander. Das Metaconid ist immer der höchste Höcker der Molaren im Unterkiefer. Dieses Merkmal der Zahnkrone teilen die Chalicotherien mit den Pferden (HEISSIG 1999). Das Hypoconulid fehlt bei allen Molaren der Chalicotheriidae. Der m1 und m2 besitzt zudem ein deutliches Hintercingulum. Generell kann festgestellt werden, dass je drei prämolare Zähne in Unter- und Oberkiefer zu finden sind, wobei der erste Prämolare seit dem Oligozän fehlt. Die prämolare Bezahnung unterscheidet sich sehr stark von den Molaren, denn sie sind meist schwach molarisiert (COOMBS 1998). Die drei Prämolaren unterscheiden sich insofern, da der p2 in der Regel zweiwurzellig, die Krone einspitzig, kegelförmig und etwas länglich ist. Diese Merkmale tragen auch der p3 und p4, diese sind immer zweiwurzellig. Beim p2 und p3 ist das Metaconid niedriger als das Protoconid. Der p4 ist bereits molarisiert und das Metaconid ist bereits höher als das Protoconid. Die anterioren Zähne sind je nach Gattung mehr oder weniger reduziert bzw. vorhanden. Die Incisiven besitzen eine kurze und stumpfe Krone und sie sind einwurzellig. Die Caninen sind ebenfalls einwurzellig, stumpf-kegelförmig und seitlich komprimiert (THENIUS 1989; HEISSIG 1999).

Die Zähne der Unterfamilien Schizotheriinae und Chalicotheriinae weisen unterschiedliche Charakteristika auf. Die Chalicotheriinae besitzen brachyodonte Zähne, die sich nicht wesentlich von primitiven Chalicotheriiden unterscheiden. Im Laufe ihrer Entwicklungsgeschichte bleiben die Zähne der Chalicotheriinae generell niederkronig und kurz (COOMBS 1989). Während die oberen Incisiven mit der Zeit verloren gehen, werden die Caninen im Ober- und Unterkiefer normalerweise beibehalten und sind gut entwickelt. Laut ANQUETIN et al. (2007) verschwinden die unteren Schneidezähne mit der Gattung *Anisodon* (SEMPREBON et al. 2011).

Die Schizotheriinae besitzen auch niederkronige Zähne, hingegen sind diese hochkroniger und auch länglicher als die der Chalicotheriinae, was man besonders beim Ectoloph der oberen Molaren von schizotheriinen Chalicotherien beobachten kann. Zudem ist der Ectoloph bei den schizotheriinen Chalicotherien vertikaler als bei anderen Vertretern dieser Gruppe (COOMBS 1989; COOMBS 1998) beschreibt, dass die Kiefer der Chalicotheriinae kräftiger gebaut sind und sie eine längere Symphyse des Unterkiefers aufweisen als die der Schizotheriinae. Außerdem erwähnt die Autorin, dass diese Merkmale im Zuge der Entwicklung bei den höheren Arten

dieser Unterfamilie immer stärker hervortreten. Im vorderen Bereich der Mandibel befindet sich zudem ein deutliches Diastema zwischen den Eckzähnen und den prämolaren Zähnen (COOMBS 2009).

1.2 Bewegungsapparat

Neben dem Vorfinden von Krallen bei den Chalicotheriidae, das wohl markanteste Merkmal dieser ausgestorbenen Tiergruppe, haben die Chalicotherien auch einen sehr bizarren und ungewöhnlichen Körperbau. Besonders auffallend in ihrer Gestalt waren die Vertreter der Chalicotheriinae. Sie zeichnen sich durch gorillaähnliche Körperproportionen mit sehr langen Vorderextremitäten und kurzen Hinterextremitäten aus. Die Ähnlichkeit mit Gorillas wird vor allem auch durch die Fortbewegungsweise der Chalicotheriinae (Knöchelgang), die teilweise auf den Endphalangen erfolgt, deutlich. Die Ausbildung von Krallen hat starke Veränderungen im Aufbau der Metapodien und Phalangen, die spitz und gespalten an der Spitze sind, zur Folge (COOMBS 1989; 2009). Wie lange die Krallen der Chalicotherien waren und wie sie aussahen, kann nicht festgestellt werden, da sie in der Regel fossil nicht erhalten werden können. Krallen sind Hornbildungen, welche aus sogenannten Gerüsteiweißen, in diesem Falle aus Keratin, bestehen. Diese organischen Substanzen zerfallen nach dem Tod des Tieres (ZIEGLER 1980). Die Vertreter der Chalicotheriinae bewegten sich auf ihren Hufkrallen fort, indem die Hand dorsal dem Boden zugedreht wurde (ZAPFE 1979). Die schizotheriinen Chalicotherien weisen im Wesentlichen einen weniger abgeleiteten Körperbau als die Chalicotheriinae auf. Schizotheriine Chalicotherien weisen einen konventionelleren Körperbau für Unpaarhufer auf. Sie erinnern in ihrer Gestalt mehr an Pferde als die Chalicotheriinae, weil die Länge der Vorder- und Hinterextremitäten nicht so stark voneinander abweicht, wie bei den Chalicotheriinae. Da sie einen langen Hals und längere Gliedmaßen entwickelten, erinnert ihre Körpergestalt eher an Okapis (Giraffidae) (COOMBS 1989). Im Gegensatz zu den Chalicotheriinae besaßen die Mitglieder der Schizotheriinae rückziehbare Hufkrallen, die zum Gehen eingezogen werden konnten (COOMBS 1989). Eine Hyperextension der Hand- und Fußstrahlen bewerkstelligt das Einziehen der Krallen. Diese morphologische Eigenheit in den Vorder- und Hinterextremitäten ermöglichte den Schizotheriinae ein normales Fortbewegen (HEISSIG 1999). COOMBS (1989) erläutert, dass dieser Mechanismus allerdings nur mangelhaft entwickelt war. Die Hinterextremitäten der Chalicotherien wurden für die Fortbewegung so eingesetzt, dass sie auf ihren Zehen (Zehengang) gingen.

Weitere morphologische Veränderungen, wie ein abgeflachtes Sprunggelenk (Astragalus), ein verkürzter Sprunggelenkshals und die Entwicklung einer Verbindung zwischen dem Sprunggelenk und dem Würfelbein, sind für die gorillaartigen Wesen der Familie der Chalicotheriinae charakteristisch. Außerdem weisen die Chalicotheriinen verkürzte Schienbeine (Tibia) auf, und in Relation zu den Mittelhandknochen haben sie kurze Mittelfußknochen. Letztere werden im Laufe der Zeit zunehmend kürzer und breiter, als Anpassung an die Gewichtsverlagerung auf die Hinterbeine bei der Unterfamilie der Chalicotheriinae (COOMBS 1989).

Chalicotherien besaßen in der Regel drei Hand- und Fußstrahlen. Die eozänen Chalicotherien hatten jedoch vier Handstrahlen (Digit II-V) und drei Fußstrahlen (Digit II-IV). Ein weiteres auffallendes Merkmal des postcranialen Skeletts von Chalicotheriidae ist, dass die Metatarsen immer kürzer sind als die Metacarpalen. Mit Ausnahme der primitivsten Vertreter der Familie (eozäne Chalicotherien), die die umgekehrte Situation aufweisen, trifft dieses Merkmal auf alle post-eozäne Chalicotherien zu. Im Gegensatz zu den anderen Unpaarhufern, bei denen der mittlere Hand- bzw. Fußstrahl die Hauptachse bildet, ist bei den Chalicotheriinae der Metatarsus IV und Metacarpus IV länger als der Metatarsus III und Metacarpus III. Die Phalangen dieser Unterfamilie weisen durchwegs eine laterale Kompression auf. Außerdem fehlt bei den Chalicotheriinae und Schizotheriinae der Metacarpus V. Bei einigen Gattungen von Schizotheriinae (*Ancylotherium*, *Tylocephalonyx*) verläuft die Hauptachse im Vorder- und Hinterfuß über den mittleren Strahl (III), deswegen ist der Metatarsus und Metacarpus III länger als der Metatarsus und Metacarpus IV. Die Schizotheriinae-Gattung *Moropus* hat, wie die Chalicotheriinae einen Mt III und Mc III, der kleiner als der Mt IV und Mc IV ist. Außerdem zeigen einige Gattungen der Schizotheriinae starke, morphologische Veränderungen in den Vorder- und Hinterfüßen. Es ist anzunehmen, dass diese postcraniale Modifikation im Zusammenhang mit der abweichenden Fortbewegungsart von schizotheriine Chalicotherien im Vergleich zu der von chalicotheriinen Chalicotherien steht. Die Schizotheriinae sind in ihrer Haltung aufrechter und sie erinnern in ihrer Gestalt mehr an Pferde als an Gorillas. Die Gattungen *Phylotillon*, *Schizotherium*, *Borissiakia*, *Moropus*, *Tylocephalonyx* und *Ancylotherium* weisen eine Verschmelzung des proximalen und mittleren Fingerknochens am zweiten Hand- oder Fußstrahl zu einem Doppelknochen (Duplex) auf. Erwähnenswert ist, dass es intra- und interspezifische Unterschiede in der Ausbildung eines solchen Duplex gibt, zum Beispiel haben alle *Moropus*-Arten einen Duplex in den vorderen Füßen, alle *Moropus merriami* haben einen Duplex in den Hinterfüßen, aber nur zehn Prozent der Vertreter von *Moropus elatus* weisen eine

Fusion im II Strahl auf. Bei *Tylocephalonyx* weisen circa sechzig Prozent einen Duplexknochen in den Füßen auf. Diese Ausbildungen in den Füßen kann man auch in der schizotheriinen Gattung *Metaschizotherium* vorfinden (COOMBS 1989; 2009).

Weitere gattungs- bzw. artenspezifische Besonderheiten des postcranialen Skeletts werden im Folgenden näher erläutert.

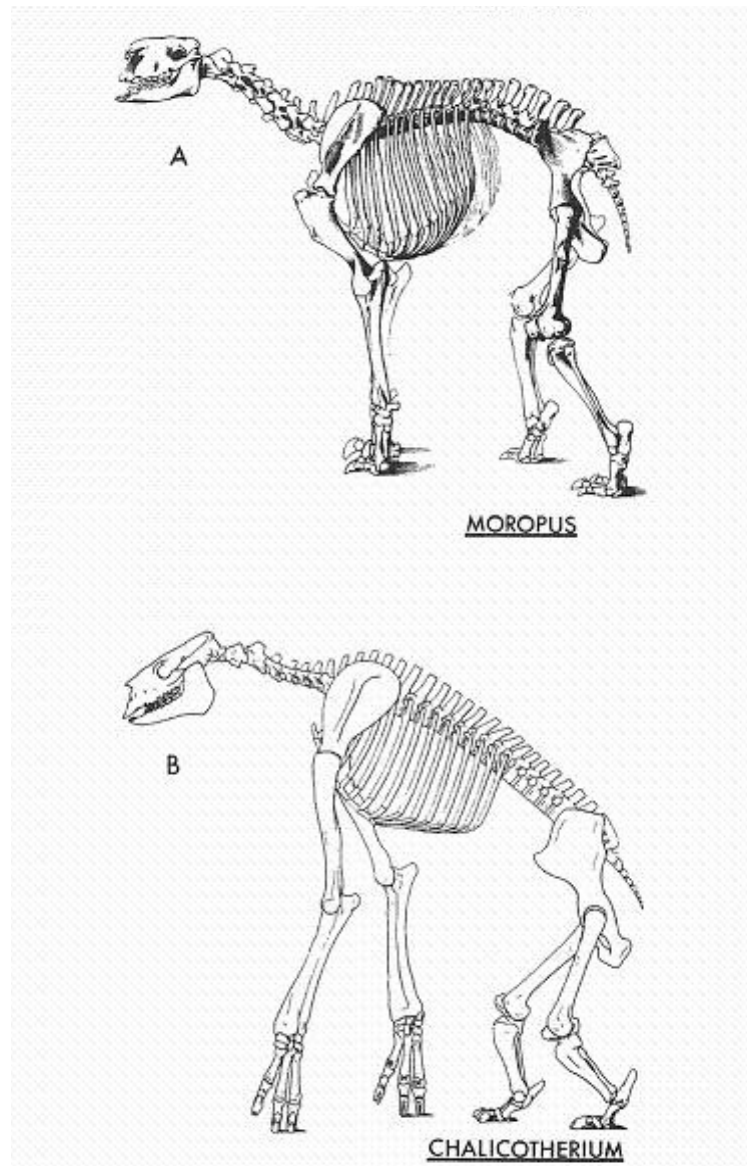


Abb. 1: Skelettrekonstruktion: A *Moropus* sp. (Schizotheriinae), B *Anisodon grande* - früher „*Chalicotherium*“ (Chalicotheriinae) (COOMBS 1983).

1.3 Eozäne Chalicotherien

Die Überfamilie Chalicotherioidea wird traditionell in zwei Familien, nämlich in die Chalicotheriidae (Gill 1872) und Eomoropidae (Matthew 1929) eingeteilt. Letztere wurde nach dem „primitivsten Chalicotherien“ *Eomoropus*, das im Eozän lebte, benannt. MATTHEW (1929) stellte auch die Unterfamilie Eomoropinae auf, um diese ursprüngliche Art *Eomoropus* von den anderen eozänen Chalicotherien abzugrenzen. RADINSKY (1964) fügte weitere, frühe Vertreter der Chalicotherien dieser Gruppe hinzu und später enthielten die Eomoropinae folgende Gattungen: *Paleomoropus*, *Lophiaspis*, *Eomoropus*, *Grangeria* und *Litholophus*. Heute verwenden viele Autoren die taxonomische Bezeichnung Eomoropidae, um sich auf die eozänen Chalicotherien-Gattungen *Eomoropus*, *Grangeria* und *Litholophus* zu beziehen (LUCAS & SCHOCH 1989). Heute weiß man, dass es sich bei der Familie Eomoropidae um eine paraphyletische Gruppe handelt. COOMBS (1998) nennt aus diesem Grund die frühen Chalicotherien „eozäne Chalicotherien“, die ihres Erachtens zu den Chalicotherioidea gezählt werden, da alle Vertreter der Chalicotheriidae mit Sicherheit Krallen trugen, und die verwandtschaftlichen Beziehungen bislang noch zu ungewiss sind. Andere ordnen die eozänen Chalicotherien in die Familie Chalicotheriidae ein (HOOKER & DASHZEVEG 2004).

Ab dem Oligozän sind die späteren Vertreter der Chalicotheriidae aus den Unterfamilien *Schizotheriinae* und *Chalicotheriinae* bekannt. Es handelt sich hierbei um eine monophyletische Gruppe (COOMBS 1998). Nach BELL & MCKENNA (1997) beinhaltete die Eomoropidae früher folgende Gattungen: *Eomoropus*, *Grangeria*, *Litholophus*, *Paleomoropus*, *Lophiaspis*, *Lunania* und *Danjiangia*. Aufgrund des fragwürdigen Hintergrunds von *Lunania* und *Danjiangia* wurden diese zwei Gattungen ausgeschlossen. Bei der aus Asien stammenden, mittel-eozänen Gattung *Lunania* handelt es sich entweder um einen kleinen Vertreter der Chalicotherien oder der Phacelophiden. Seine Stellung ist bislang unklar. Die phylogenetische Einordnung von *Danjiangia* aus dem frühen Eozän von Asien, ist auch noch ungelöst, hierbei handelt es entweder um einen primitiven Vertreter der Chalicotherien, oder es gehört den Brontotherien an (BAI et al. 2010). Die Situation von *Lophiaspis* aus dem frühen Eozän Europas und *Paleomoropus* aus dem frühen Eozän Nordamerikas ist bislang problematisch, da sie Lophiodonten oder Chalicotherien sein könnten (HOOKER & DASHZEVEG 2004). Im Folgenden werden die Gattungen *Eomoropus*, *Grangeria* und *Litholophus* besprochen, da jene mit Sicherheit, im Gegensatz zu einigen anderen Vertretern, zu den Chalicotherien des eozänen Zeitalters gezählt werden können. Während *Eomoropus*, *Grangeria* und *Litholophus* nach LUCAS & SCHOCH (1998) die

primitivsten Chalicotherien in der Überfamilie Chalicotheriidae darstellen, so weiß man heute, dass *Eomoropus* und *Litolophus* die basalsten Formen der Chalicotherien sind, und *Grangeria* ein Abkömmling von *Eomoropus* ist (HOOKER & DASHZEVEG 2004; BAI et al. 2010).

Die jüngsten eozänen Vertreter der Chalicotherien gehören der Gattung *Litholophus* an, ihre ersten Vorkommen sind aus dem frühen Eozän Chinas bekannt (BAI et al. 2011). Die Fossilfunde von *Eomoropus* und *Grangeria* kommen aus dem Mitteleozän Chinas und Nordamerikas vor (LUCAS & SCHOCH 1989). Wahrscheinlich stammen die Gattungen *Eomoropus* und *Grangeria* ursprünglich aus Asien. Im Mitteleozän kamen sie über eine Landbrücke nach Nordamerika (HOOKER & DASHZEVEG 2004). Die eozänen Chalicotherien in Nordamerika starben im späten Eozän aus, während in Eurasien ein kontinuierlicher Verlauf von Chalicotherien, vom Eozän bis ins Pleistozän, durch fossile Daten festgestellt werden kann (COOMBS 1998).

Die phylogenetische Hauptgruppe der Chalicotherioidae setzt sich aus den post-eozänen Chalicotherien und der eozänen Gattung *Eomoropus* zusammen, zu der laut BAI et al. (2010) auch die Art „*Grangeria*“ *anarsius* (ursprünglich *Eomoropus anarsius*) gezählt werden sollte. Die Nebengruppe und somit das Schwesterntaxon zum Hauptast im Kladogramm wird von *Litholophus gobiensis* und *Grangeria canina* gebildet. Diese Gruppe repräsentiert mit *Litholophus*, die die Stammgattung für alle späteren Chalicotherien ist, die Stammgruppe zur Hauptgruppe (BAI et al., 2010; 2011). Nähere phylogenetische Aussagen zu den drei genannten, eozänen Gattungen können aufgrund von fehlenden Untersuchungen nicht gemacht werden.

Allen drei eozänen Chalicotherien sind folgende primitive Merkmale gemein: Sie sind in ihrer Körpergröße klein, was für basale Formen normal ist. Ihre Bezahnung ist niederkronig und sie weisen im Ober- und Unterkiefer Eckzähne auf, die von normal bis groß sein können. Im Gegensatz zu post-eozänen Chalicotherien weisen jene noch einen P1 im Unter- und Oberkiefer auf. Die Prämolaren sind in ihrem Aussehen submolariform, das heißt, ihre Form und ihr Aussehen ähnelt den Molaren. Die Reihen der prämolaren Zähne sind relativ lang im Vergleich zu den Reihen der molaren Zähne. Charakteristisch sind des Weiteren die breiten, quadratischen Mahlzähne des Oberkiefers mit einem transversen Zahnhöcker, der dem Ectoloph gegenüber dominant ist. Außerdem haben die Molaren ein isoliertes, kleines Parastyle und die Mesostyli fehlen. Der Protocon liegt nicht auf der transversen Linie mit dem protolophen Höcker. Die Molaren des Unterkiefers besitzen einen metalophiden Zahnhöcker, der labial zum Metastylid endet. Der m3 hat zudem ein Hypoconulid. Außerdem weist der Schädel eine relativ kleine Gehörkapsel auf. Andere morphologische Unterschiede des postcranialen Skeletts sind, wie

bereits weiter oben erwähnt, die dreistrahligten Füße und vierstrahligen Hände, und die Tatsache, dass sie einen langen Schwanz besaßen (COOMBS, 1998; LUCAS & SCHOCH, 1989).

Die ab dem Oligozän lebenden Formen der Chalicotheriidae zeigen verschiedenste morphologische Veränderungen, die abgeleitet sind von den eozänen Chalicotherien beziehungsweise modern zu jenen. Sie entwickeln im Laufe der Zeit dentale Merkmale, wie z.B. ein prominentes Ectoloph auf den oberen Molaren. Das postcraniale Skelett weist auffallende Verkürzungen der Füße und Modifikationen der Metapodien und Phalangen auf, die in Verbindung mit dem Vorhandensein von Krallen stehen.

Aufgrund mangelnder fossiler Nachweise und fehlender Analysen sind die verwandtschaftlichen Verhältnisse unter den Vertretern der Eomoropidae bislang ungelöst.

1.3.1 *Eomoropus* Osborn 1913

Nach BAI et al. (2010) können in der Gattung *Eomoropus* bis zu acht verschiedene Arten unterschieden werden. Diese Gattung konnte in Asien wie Nordamerika festgestellt werden. Die Arten dieser Gattung weisen keine Modifikationen in den Vorder- und Hinterextremitäten auf, die auf das Tragen von Krallen hinweisen. OSBORN (1913) erwähnt hufartige Phalangen bei *Eomoropus*. COOMBS (1998) widerspricht dem allerdings und gibt an, dass solche bei der Gattung *Eomoropus* bisher unbekannt sind. Die Art *Eomoropus amarorum* zeigt keine Veränderungen, die auf eine Anwesenheit von Krallen hindeuten. Die vierstrahlige Hand trägt lange Phalangen und der Fußgelenkshals ist im Unterschied zu den post-eozänen Chalicotherien lang (COOMBS 1998).

In der Gattung *Eomoropus* findet man die kleinsten Vertreter aus der Gruppe der eozänen Chalicotherien (COOMBS 1998; BAI et al. 2010). Nach OSBORN (1913) kann *Eomoropus* in der Körpergröße mit einem Schaf verglichen werden. BAI et al. beobachten (2010), dass anscheinend innerhalb der post-eozänen Chalicotherien die Körpergröße von der primitiven Form „*Grangeria*“ *anarsius* zu der fortgeschrittenen Art *Eomoropus minimus* abnimmt, wohingegen die Körpergröße von anderen abgeleiteten Chalicotherien ab *Eomoropus minimus* wieder zunimmt.

Eomoropus ist nicht nur in der Körpergröße kleiner als *Grangeria*, sondern es besitzt proportional gesehen auch kleinere Eckzähne als *Grangeria* (LUCAS & SCHOCH 1989). Die oberen Molaren von *Eomoropus* unterscheiden sich von *Litholophus*, indem sie deutlichere

Mesostyli entwickelten. Das mandibulare Gebiss von *Eomoropus* weist primitivere Züge als *Grangeria* auf, wie man anhand folgender Zahnstrukturen erkennen kann: Sie haben eine lange und flache Symphyse, einen schwach aufsteigenden Unterkieferast und vergrößerte Eckzähne. Der p1 von *Eomoropus* im Unterkiefer ist kleiner, allerdings molariformer als jener von *Grangeria*. Im Unterschied zu *Litholophus* ist der Metalophid der Molaren, das ist der Kamm zwischen dem Protoconid und dem Metaconid (BAI et al. 2010), bei *Eomoropus* gerader (COOMBS 1998).

Folgende Arten werden von BAI et al. (2010) angeführt: *Eomoropus amarorum*, *Eomoropus pawnyunti*, *Eomoropus quadridentatus*, *Eomoropus major*, *Eomoropus minimus*, *Eomoropus ulterior* und „*Eomoropus*“ *anarsius*. BAI et al. (2010) erwähnen zusätzlich eine noch unbenannte mögliche, neue Art (Bezeichnung: SDM 84006). Während LUCAS & SCHOCH (1989) „*Eomoropus*“ *anarsius* der Gattung „*Grangeria*“ zuteilen, weisen BAI et al. (2010) nach ihren Untersuchungen des cranialen und dentalen Materials auf eine größere Ähnlichkeit mit *Eomoropus* hin. Sie empfinden die ursprüngliche Zuteilung zu „*Eomoropus*“ *anarsius* als gerechtfertigt. Zur Ergänzung, der Artnamen „*Eomoropus annectens*“ ist ein Synonym für die Art *Eomoropus amarorum* (LUCAS & SCHOCH 1989). Über die Gültigkeit der Arten *Eomoropus major* und *Eomoropus minimus* sind sich die Autoren ebenfalls noch nicht einig. Letztere wird von LUCAS & SCHOCH (1989) und COOMBS (1998) *Eomoropus quadridentatus* zugeordnet, dem entgegen betrachten BAI et al. (2010) *E. minimus* als eigenständige Art. Problematisch ist auch die Art *Eomoropus major*, die man auch der Gattung *Grangeria* zuschreibt (LUCAS & SCHOCH 1989; BAI et al. 2010). Während man *Eomoropus ulterior* zu *Litholophus* übertragen wollte (LUCAS & SCHOCH 1989), führt BAI et al. (2010) diese Art unter der ursprünglichen Artenbezeichnung an. Den neuesten Untersuchungen von BAI et al. (2010) zufolge ist es möglich, dass *Eomoropus* kein monophyletisches Taxon darstellt. Vertiefende Analysen sollen die taxonomischen Beziehungen künftig klären.

1.3.2 *Grangeria* Zdansky 1930

Die Gattung *Grangeria* bezeichnet nach RADINSKY (1964) einen Abkömmling von *Eomoropus*. *Grangeria* stellt einen abgeleiteten Verwandten zu den anderen eozänen Chalicotherien dar.

Grangeria ist bereits größer als *Eomoropus* und besitzt proportional betrachtet relativ große

Eckzähne. Besonders auffallend gegenüber *Litholophus* und *Eomoropus* ist, neben den großen Eckzähnen, die tiefe Mandibel (LUCAS & SCHÖCH 1989). Somit ist für diese Gattung folgendes charakteristisch: Eine kürzere und tiefere Symphyse im Unterkiefer, ein tieferes Rostrum des Schädels, ein kürzerer, aufsteigender Unterkieferast und ein größerer und spitzerer p2. Außerdem weisen die Molaren einen niedrigeren Metalophid auf, der auch gerader ist als bei *Litholophus* (COOMBS 1998). Diese großen Eckzähne erleichtern die Unterscheidung zwischen *Grangeria* und *Eomoropus*. Zunächst aber betrachtete man die großen Canini, die vorderen Prämolaren, die kurze Symphyse und die tiefe Mandibel als männliche Züge und die Merkmale von *Eomoropus* (kleine Zähne, vordere Prämolare, lange Symphyse, niedrige Mandibel) wurden als weiblich betrachtet. Man vermutete, dass es sich um eine einzige Gattung, nämlich *Grangeria* handelte, die einen Sexualdimorphismus aufwies (LUCAS & SCHÖCH 1989). LUCAS & SCHÖCH (1989) lehnten diese Annahme ab, weil sich die Backenzähne morphologisch und in der Größe stark unterscheiden. Außerdem soll ein Sexualdimorphismus bei diesen primitiven Vertretern der Chalicotherien unbekannt sein (LUCAS & SCHÖCH 1989). Es müsste sich somit um zwei unterschiedliche Gattungen handeln.

COOMBS (1998) erwähnt die Ähnlichkeit der Mandibel von *Grangeria* mit der von *Chalicotherium*. LUCAS & SCHÖCH (1989) vermuten, dass es sich hier um eine voneinander unabhängige Entwicklung handelt. Da das postcraniale Skelett dieser beiden Gattungen keine weiteren Ähnlichkeiten vorweist, kann eine nähere Verwandtschaft ausgeschlossen werden (LUCAS & SCHÖCH 1989; COOMBS 1998).

Wie bereits erwähnt, bevorzugten LUCAS & SCHÖCH (1989) und COOMBS (1998) die Zuteilung „*Grangeria*“ *anarsius* zu *Grangeria*, aufgrund der geringeren Körpergröße. Nach den letzten Untersuchungen am cranialen und dentalen Material von „*Grangeria*“ *anarsius* durch BAI et al. (2010) erwägen die Autoren die ursprüngliche Zuordnung zu *Eomoropus*. Neben „*Grangeria*“ *anarsius* existiert eine weitere Art *Grangeria canina*. Diese Art ist durch zahlreiche Vorkommen aus China gut dokumentiert. Die Fossilfunde stammen aus Asien und Nordamerika (USA), allerdings sind viel mehr Vorkommen aus China bekannt (COOMBS 1998).

Das postcraniale Skelett von *Grangeria canina* unterscheidet sich nicht stark von *Litholophus*. Zudem weisen die Hände und Füße keine bedeutende Modifikation auf. Allerdings besaß diese Art als einzige unter den eozänen Chalicotherien krallentragende Phalangen (COOMBS 1998).

1.3.3 *Litholophus* Colbert 1934

Ursprünglich ordnete man die Schädel, die Unterkiefer, die Hinter- und Vorderfüße sowie den Schwanzwirbel von *Litholophus* der Gattung „*Grangeria*“ *gobiensis* zu. COLBERT beschrieb 1934 fossile Stücke, die aus der inneren Mongolei (China) stammten. Aufgrund der Stratigraphie der Fundstelle und des damit verbundenen Alters, bestand kein Zweifel, dass es sich um *Grangeria* handelte. Später zweifelte aber RADINSKY (1964) das Alter der Fossilien an, und er schlug einen neuen Gattungsnamen nämlich *Litholophus* vor. Dank neuem Material zu *Litholophus* aus China konnte eine korrekte Zuordnung des früheren Materials von COLBERT (1934) gemacht werden, da man sich nun sicher war, dass es sich um dieselbe Region und somit auch um dasselbe Alter handelte. Die beschriebene und bislang einzige Art heißt *Litholophus gobiensis*. Diese Art ist bis jetzt nur aus Asien bekannt (BAI et al. 2010). Die Fundstelle wird von BAI et al. (2010) detailreich beschrieben. Interessant ist, dass circa 24 Individuen vor Ort gefunden wurden, die wahrscheinlich bei einem katastrophalen Ereignis ums Leben kamen. *Litholophus gobiensis* war vor Ort mit Abstand der häufigste Großsäuger. Die Vorderfüße besaßen vier Strahlen (Strahl II bis V). Auffällig ist allerdings, dass *Litholophus* Hufe trug. Diese Tatsache hilft die Entwicklungsgeschichte dieser Krallentiere besser zu verstehen. Aufgrund dieser Fossilien kann man heute sagen, dass *Litholophus gobiensis* ein primitiver Vertreter der Chalicotherien ist und basal zu allen anderen, späteren Chalicotherien (post-eozäne Chalicotherien) steht (BAI et al. 2010).

Anhand der Bezahnung von *Litholophus gobiensis* konnte festgestellt werden, dass *L. gobiensis* viele Ähnlichkeiten mit *Grangeria canina* hat (BAI et al. 2010). *Litholophus* besitzt wiederum primitive Zahnmerkmale wie einen Mesostyl der oberen Mahlzähne, der unterentwickelt ist und einen Paracon, der mehr labial positioniert ist als in den Gattungen *Eomoropus* und *Grangeria*. Außerdem vollzieht der Protocon eine Wanderung nach hinten, was prinzipiell ein fortgeschrittenes Entwicklungsmerkmal ist und welches bei *Eomoropus* nur schwach ausgebildet ist. Der M3 im Oberkiefer zeigt im Vergleich zu den anderen, eben genannten eozänen Chalicotherien eine unterschiedliche Stellung des Metalophs und des hinteren Ectolophs (LUCAS & SCHOCH 1989). Weitere Merkmale wurden im Zusammenhang mit den anderen eozänen Chalicotherien bereits erwähnt.

Die ungualen Phalangen von *Litholophus* sind in ihrer Struktur anders gebaut als jene von höher entwickelten Chalicotherien, aber sie stellen eine Kombination von Merkmalen dar, wie man sie bei anderen Vertretern der Unpaarhufer finden kann. Diese Phalangen sind seitlich breit und in der Länge kurz. Außerdem fehlen die tiefen Furchen und weitere abgewandelte Merkmale, die

die späteren Chalicotherien aufweisen. *Litholophus* besitzt primitive, hufähnliche Merkmale, die allerdings etwas anders gebaut sind als normale Hufe. Die späteren Chalicotherien haben ihre Hufe jedoch weiterentwickelt und weisen komplexere Strukturen und einen anderen Aufbau auf (BAI et al. 2010).

Litholophus war gegenüber *Grangeria* und *Eomoropus* im Körperbau größer. Die cranialen Untersuchungen von BAI et al. (2010) zeigen, dass *Litholophus gobiensis* bereits abgewandelter ist als die anderen eozäne Chalicotherien, wie z.B. *Paleomoropus* oder *Lophiaspis*. Dennoch ist *Litholophus* am wenigsten abgeleitet im Vergleich zu den post-früh-eozänen Chalicotherien. Interessant ist, dass nicht nur die Zähne von *Grangeria canina*, sondern auch die Vorder- und Hinterfüße denen von *L. gobiensis* ähnlich sind. Nach BAI et al. (2010) liegen diese beiden Arten verwandtschaftlich nahe beieinander. Für BAI et al. (2010) repräsentieren *Litholophus gobiensis* und *Grangeria canina* das Schwesterntaxon zu allen Chalicotherien, die nach dem frühen Eozän lebten.

Die hufttragende Gattung *Litholophus* zeigt, dass die Veränderung von Hufen zu Krallen nach *Litholophus* im frühen Eozän stattfand und dass diese Gattung am Anfang der Entwicklung der post-eozänen Chalicotherien stand. Die Autoren vermuten, dass die Krallen eine Anpassung zur bipeden Nahrungsbeschaffung sind. Da Krallen bei *Litholophus* noch nicht ausgebildet waren, kann angenommen werden, dass *Litholophus* seine Nahrung quadruped erwarb und sich zum Fressen nicht aufrichtete (BAI et al. 2010). Die Ausbildung von Krallen tritt bei den fortgeschrittenen Chalicotherien auf. Sie besitzen einen speziellen Aufbau der Vorderextremitäten, vor allem der Hand, die ihnen beim Fressen erlaubt, die Krallen als Haken zu verwenden.

Die Kombination von Krallen mit einem Pflanzenfresser-Gebiss macht Chalicotherien zu einem Mitglied der seltsamen Gruppe von krallentragenden Herbivoren wie es die Riesenfaultiere, die Homalodotherien, die Taeniodonta und die Agriochoerien waren, die zu einer früheren Zeit lebten (COOMBS 1983).

1.4 Schizotheriinae Holland & Peterson 1913

Im Oligozän gelangten mit der Gattung *Schizotherium* die ersten Chalicotherien nach dem großen Aussterbe-Ereignis an der Wende des Eozän/Oligozän nach Europa. Im Oberoligozän breiteten sich die Tiere dieser Unterfamilie auch auf Nordamerika aus, und im späten Miozän

drangen sie bis nach Afrika vor. Wie bereits an früherer Stelle erwähnt, weisen alle Vertreter der Unterfamilie Schizotheriinae einen quadrupeden Gang, einziehbare Krallen, hochkronigere und länglichere Molare auf, und der Körperbau ist weniger abgeleitet bzw. spezialisiert, als jener der Chalicotheriinae (COOMBS 1989). Vor allem die Molaren des Oberkiefers haben einen vertikaleren und längeren Ectoloph als andere Chalicotherien (SEMPREBON et al. 2011).

1.4.1 *Schizotherium* Gervais 1876

Die im Oligozän von Eurasien erstmals auftretende Gattung *Schizotherium* ist charakterisiert durch nicht allzu hochkronige und längliche Molare. Ein paar Kennzeichen der Bezahnung weisen allerdings deutlich auf die Verwandtschaft zur Unterfamilie der Schizotheriinae hin. Als Ergänzung soll hier angemerkt werden, dass AGUSTÍ & ANTÓN (2002) die Zähne der Gattung *Schizotherium* als „semihypsodont“ bezeichnen, obwohl jene nicht sonderlich hochkronig sind. Generell wird die Bezahnung aller Chalicotherien als brachydont (niederkronig) beschrieben. Wie man anhand der genannten Zahnmerkmale erkennen kann, wird *Schizotherium* am Fuße der Unterfamilie Schizotheriinae eingeordnet (COOMBS 1989). Interessant ist, dass die primitiven Molaren des Oberkiefers von *Schizotherium* auf den ersten Blick jenen der primitiven Art *Chalicotherium pilgrimi* ähneln. Ein weiteres *Schizotherium*-Merkmal ist die beginnende Zahnverlängerung, die beim W-förmigen Ectoloph sehr gut erkennbar ist. Im Gegensatz zu allen anderen Chalicotherien besitzt der M3 noch einen recht deutlichen Hypoconulus. Außerdem zeigen alle Mitglieder der Schizotheriinae einen Krallen-Einzieh-Mechanismus, der aber nur schwach ausgebildet ist. Ein weiteres Merkmal, das bei *Schizotherium* zunächst als weiterentwickelt gedeutet wurde und schlussendlich eher ein Indiz für den basalen Charakter dieser Gattung spricht, ist die Präsenz einer Crista auf den unteren Molaren. Aufgrund von fehlendem Material zu *Schizotherium* können keine weiteren Aussagen über die Morphologie dieser Gattung gemacht werden.

Aktuell können sechs Arten von *Schizotherium* unterschieden werden: Die bislang am besten beschriebene Art ist *Schizotherium priscum* aus der Karstfüllung von Quercy (Frankreich). Dieser Fund stammt aus dem unteren bis mittleren Oligozän. Des Weiteren gibt es *Schizotherium turgaicum* aus dem Mitteloligozän von Kasachstan, *Schizotherium chucuae* aus dem mittleren bzw. oberen Oligozän Georgiens, *Schizotherium avitum* aus dem frühen bis mittleren Oligozän der Mongolei und China, *Schizotherium nabanensis* und *Schizotherium ordosium* aus dem Unteroligozän von China.

1.4.2 *Borissiakia* Butler 1965

Diese Gattung ist aufgrund einer einzigen Lokalität aus Kasachstan bekannt. Da man bisher nur eine einzige Art finden konnte, gehen alle weiteren Beschreibungen der Gattung auf diese eine Art zurück. Die Art *Borissiakia betpakdalensis* wurde zu Beginn nicht als *Borissiakia* sondern *Moropus* und *Phyllotillon* beschrieben. Der heute gültige Artnamen *Borissiakia betpakdalensis* geht auf die detailreiche Arbeit von BORISSIAK (1946) zu dieser Art zurück. Diese Art stammt möglicherweise aus dem Oberoligozän oder Untermiozän.

Borissiakia wird als fortgeschrittener Vertreter unter den Schizotheriinae beschrieben. Er ist wie andere abgeleitete Gattungen, z.B. *Moropus* und *Ancylotherium* im Körperbau größer und die Bezahnung hat bereits hochkronigere, länglichere molare Zähne. Außerdem besitzt *Borissiakia* im Gegensatz zu allen anderen Schizotheriinae in der hypoconen Region des M3 ein gut entwickeltes posterolinguales Cingulum.

Ein weiteres Merkmal, welches diese Art von anderen Schizotheriinae unterscheidet, ist eine Schleiffläche für das Würfelbein auf dem distalen Sprunggelenk. Nur die Gattung *Chalicotherium* weist ein ähnliches Sprunggelenk auf. Allerdings ist jenes von *Borissiakia* deutlich größer, schmaler und auch symmetrischer als jene von *Chalicotherium*. Außerdem besitzt diese Gattung wie *Schizotherium* lange, schmale Fußknochen, welche bei höheren Gattungen eher schmal und gebogen sind. Zudem weist diese Gattung noch keine Verschmelzung der Handknochen auf, wie man sie bei höher entwickelten Tieren sehen kann (COOMBS 1989).

In der Gesamtheit des Erscheinungsbildes bleibt *Borissiakia*, trotz dem Ausbilden gewisser, fortgeschrittener Merkmale, ein eher primitiver Vertreter der Schizotheriinae.

1.4.3 *Phyllotillon* Pilgrim 1913

Diese Gattung ist aus dem Untermiozän von Pakistan erstmals bekannt. Der Gattungsname soll laut COOMBS (1989) nur für die pakistanische Lokalität Bugti verwendet werden. Die dort entdeckte Art *Phyllotillon naricus* wurde anhand von fossilen Molaren des Ober- und Unterkiefer und einigen Phalangen beschrieben. Eine vertiefende Beschreibung war aufgrund des fehlenden Materials nicht möglich.

Bei *Phyllotillon* ist die für Schizotheriinae typische Zahnverlängerung noch nicht gut erkennbar. Aufgrund des Fehlens dieses Charakteristikums kam man zu dem Schluss, dass es sich um einen noch basalen Chalicotheren handelt. Da dieses wichtige Zahnmerkmal noch sehr unscheinbar bei *Phyllotillon* ist, birgt dies laut COOMBS (1989) zusätzlich eine Verwechslungsgefahr mit chalicotheriinen Chalicotherien. Abgesehen von der fehlenden Tendenz länglichere Molaren auszubilden, weist diese Gattung, im Gegensatz zu den bereits genannten primitiveren schizotheriinen Chalicotherien *Schizotherium* und *Borissiakia*, eine Fusion (Duplexknochen) des proximalen und medialen Fingergliedes am zweiten Fingerstrahl auf. Aus diesem Grund handelt es sich bei *Phyllotillon* bereits um eine etwas höher entwickelte Gattung, da ein solcher Doppelknochen erst bei den weiterentwickelten Gattungen *Moropus*, *Tylocephalonyx* und *Ancylotherium* anzutreffen ist. Auch das Vorfinden von einem Crochet als Zahnmerkmal und die Abwesenheit einer Crista in den oberen Molaren zeugen von einem fortgeschrittenen Entwicklungsstatus. Zum einen zeigt *Phyllotillon* primitive Züge wie z.B. eine geringe Körpergröße und eine Ähnlichkeit zu primitiven Tieren der Gattung *Moropus*. Zum anderen weist diese Gattung moderne Körpermerkmale auf, die große Ähnlichkeit mit *Moropus*, *Tylocephalonyx* oder *Ancylotherium* haben, so dass laut COOMBS (1989) ein Verwandtschaftsverhältnis mit diesen Gattungen möglich sein könnte. Es besteht zudem die Möglichkeit, dass *Phyllotillon* ein gemeinsamer Vorfahre dieser höher entwickelten Gattungen darstellt.

Wie es scheint, hat *Phyllotillon* auch Österreich (Voitsberg) besiedelt. Über die Gültigkeit dieser Zuweisung zu *Phyllotillon* ist man sich bis jetzt noch nicht einig (COOMBS 2009).

1.4.4 *Moropus* Marsh 1877

Die Gattung *Moropus* stützt sich auf die fossilen Funde der Typus-Art *Moropus elatus* aus dem Oberoligozän/Untermiozän der Lokalität Agate Spring (USA), die zum Teil vollständige Skelette und eine Vielzahl an Material enthielt. Aufgrund dieser großen Menge an fossilen Chalicotherien konnte eine genaue Dokumentation von *Moropus elatus* erfolgen, sowie gilt diese Art als eine der bisher am Besten beschriebenen Arten unter den Chalicotherien.

Es werden dieser Gattung sechs Arten zugeschrieben: *Moropus distans*, *Moropus oregonensis*, *Moropus hollandi*, *Moropus elatus*, *Moropus matthewi* und *Moropus merriami*. Da *Moropus* vor allem in Nordamerika fossil gefunden wurde, nimmt man an, dass diese sechs Arten in

Nordamerika lebten, aber ihren Ursprung in Eurasien hatten. Da keine schizotheriinen Chalicotherien vor dem Arikareean (ca. vor 30-20 Mio. J.) in Nordamerika lebten, geht man davon aus, dass sie im Oligozän nach Nordamerika wanderten. Ein Einzelfund von einem juvenilen Tier, das *Moropus* angehört, ist aus Untermiozän (St.-Gérand-le-Puy, Frankreich) bekannt. Weitere *Moropus*-Funde sind aus dem frühen Miozän Europas bekannt. In Frankreich gibt es die Lagerstätten von Anjou/Montaigu-le-Blin. Zudem konnten fossile Stücke von *Moropus* in Spanien (Bunol/Alto de Ballester) und Portugal (Charneca do Luminar) entdeckt werden (COOMBS 1989).

Die frühen Vertreter dieser Gattung, *Moropus distans* und *Moropus oregonensis*, lebten im Oligozän der USA. *Moropus elatus* und *Moropus hollandi* bewohnten im Oberoligozän und im Untermiozän die Great Plains Nordamerikas. *Moropus matthewi* und *Moropus merriami* waren vermutlich die letzten dieser Gattung, sie lebten im Mittelmiozän Nordamerikas.

Das auffälligste morphologische Bestimmungsmerkmal von *Moropus* ist das ungewöhnliche Längenverhältnis zwischen dem MtIII/MtIV und McIII/McIV. Normalerweise ist bei Unpaarhufern der MtIII bzw. der McIII länger als der MtIV bzw. McIV. Bei *Moropus* ist dies allerdings in umgekehrter Weise der Fall. Hier ist der vierte Strahl etwas länger als der dritte. Die anderen abgeleiteten schizotheriinen Tiere - *Ancylotherium*, *Tylocephalonyx* und *Phyllotillon* - tragen dieses Merkmal auch nicht. Ein Ausnahmefall stellt *Chalicotherium* dar, weil bei dieser Gattung der vierte Strahl um einiges länger ist als der dritte. Aufgrund dieses Merkmals und anderer Merkmale, die den Aufbau der Hand und des Fußes betreffen, konnte festgestellt werden, dass *Moropus* sein Körpergewicht mehr auf die Seite nach Außen verlagerte. Abgesehen von dieser Eigenheit im Bau des Körpers weist *Moropus* zudem einen Doppelknochen im zweiten Fingerstrahl auf. Dieses Merkmal verbindet diese Gattung mit den anderen höher entwickelten Gattungen *Ancylotherium*, *Tylocephalonyx* und *Phyllotillon*, *Metaschizotherium* (COOMBS 1989).

Innerhalb der Gattung *Moropus* konnte man auch starke Größenunterschiede erkennen. Zum Beispiel konnte eine Veränderung der Mittelhand- bzw. Mittelfußknochen beobachtet werden. Im Laufe der Zeit verkleinerten und verbreiterten sich diese Fingerknochen recht schnell. In Bezug auf die Körpergröße war die Art *Moropus elatus* im Unterschied zu *Moropus distans* recht groß. *Moropus elatus* war zur Zeit des frühen Miozäns der größte Pflanzenfresser. Er wurde auf den nordamerikanischen Great Plains meist in der Nähe von Wasserlöchern oder Bächen gefunden. Dieses Gebiet stellte im frühen Miozän eine semiaride Savannenlandschaft dar (SEMPREBON et al. 2011).

Eine weitere Besonderheit, die COOMBS (1989) an einer juvenilen Maxilla beobachtete, waren liegende, spatelartige Schneidezähne im Unterkiefer, die womöglich gegen eine Hornplatte gedrückt wurden um die Nahrung abzureißen. Derselbe Mechanismus wird auch bei den Wiederkäuern und Nebengelenktieren beim Fressen angewandt.

1.4.5 *Tylocephalonyx* Coombs 1979

Von den zwei Gattungen der Schizotheriinae, die im Oberoligozän von Eurasien nach Nordamerika wanderten, war *Moropus* die früher vorkommende Gattung, *Tylocephalonyx* traf später ein. Die fossilen Fundstücke dieser Art stammen aus dem Unter- bzw. Mittelmiozän Nordamerikas. Man kennt diese beiden Gattungen aus ähnlichen Fundstellen, sie haben dem Anschein nach ähnliche Habitate aufgesucht. Trotzdem kommen sie nur höchst selten gemeinsam fossil vor. Bis jetzt ist eine Art *Tylocephalonyx skinneri* aus der Sheep Creek und Split Rock Formation bekannt (SEMPREBON et al. 2011). Weitere Vorkommen wurden bislang nicht als *Tylocephalonyx* bestätigt.

Diese Art stellt eine Sonderform unter den Chalictherien dar, denn sie weist eine einzigartige Schädelmodifikation mit einem aufgewölbten Schädeldach auf. Bislang ist unklar, ob alle Tiere diese Schädelform besaßen oder ob es sich um einen Geschlechtsdimorphismus für z.B. männliche Tiere bei der Partnerwahl oder Revierverteidigung handelte.

Das postcraniale Skelett von *Tylocephalonyx* zeigt im Gegensatz zu *Moropus* einen längeren dritten Hand- und Fußstrahl gegenüber dem vierten. Der zweite Handstrahl weist auch einen Duplex auf, aber nur 80% der gefundenen fossilen, adulten Tiere besitzen auch einen Duplex im zweiten Fußstrahl. Im Gegensatz zu *Ancylotherium* ist der Bau der Hand bei *Tylocephalonyx* noch relativ unauffällig.

Tylocephalonyx zeigt in der Bezahnung eine Gemeinsamkeit mit *Ancylotherium*. Beispielsweise haben beide Gattungen ihre unteren Schneidezähne reduziert und der M3 besitzt nur einen kleinen Hypoconulus. Im Unterschied zu *Ancylotherium* fehlt *Tylocephalonyx* jedoch ein Crochet auf den oberen Backenzähnen, das ein Merkmal der apomorphen Tiere ist. Diese Gattung besitzt zudem keine unteren Eckzähne mehr (COOMBS 1989). Da *Tylocephalonyx* nur in Amerika vorkam, wurde nie ein Vergleich, mit der in etwa gleichaltrigen europäischen Gattung *Metaschizotherium*, gemacht. Es wäre laut COOMBS (2009) durchaus möglich, dass diese Gattung der Alten Welt eine ähnliche Schädelform ausbildete. Aufgrund des Fehlens fossiler

Schädel dieser Gattung können diese Vergleiche nicht unternommen werden. Trotzdem zeigen die beiden Gattungen gewisse Ähnlichkeiten im postcranialen Skelettaufbau, auch wenn andere Merkmale keinerlei Übereinstimmung finden wie z.B. die Tendenz von *Tylocephalonyx* die prämolaren Zähne zu vereinfachen und zu verkleinern während *Metaschizotherium* diese Zahnreihe umgestaltet und vergrößert.

1.4.6 *Metaschizotherium* Koenigswald 1932

Diese Gattung stammt aus dem frühen und mittleren Miozän und kam vorwiegend in Europa vor. Sie zeigt eine Verbreitung, die sich vom frühen bis zum mittleren Miozän (MN 2-7) über Zentral- und Westeuropa erstreckt.

Die ersten Paläontologen, die sich mit *Metaschizotherium* befassten, deuteten diese Gattung als eine Untergattung von *Ancylotherium*. Die Typus-Art *Metaschizotherium fraasi* wurde zu Beginn als *Ancylotherium frassi* bezeichnet. Zunächst wurden auch große morphologische Ähnlichkeiten zwischen *Metaschizotherium* und *Ancylotherium* festgestellt. Nähere Untersuchungen ergaben allerdings, dass dies nicht der Fall war und, dass *Metaschizotherium* in vielerlei Hinsicht näher zur untermiozänen Gattung *Moropus* steht.

Die jung- bis mittelmiozänen schizotheriinen Chalicotherien waren bis zum Entdecken des Materials aus der Fossilagerstätte von Sandelzhausen von *Metaschizotherium bavaricum* nur fragmentarisch belegt. Die Untersuchung von *Metaschizotherium* liefert bereits mehr Information über die Morphologie dieser Gattung (COOMBS 2009).

Kennzeichnend für *Metaschizotherium* ist beispielsweise, dass man bereits eine beginnende Molarisierung bei P3 und P4 beobachten kann. Außerdem weisen die meisten Vertreter dieser Gattung einen deutlichen Hypoconulus des M3 auf, und sie haben kein Crochet auf den oberen Molaren. In *Metaschizotherium bavaricum* findet man auch untere Schneidezähne, die klein sind im Vergleich zu *Moropus elatus*. Dennoch sind sie nicht so stark reduziert wie bei *Tylocephalonyx* und *Ancylotherium* (COOMBS 2009).

Was die Extremitäten dieser Gattung betreffen, so zeigen die Hand- und Fußglieder von *Metaschizotherium* eine Verschmelzung im II Strahl. Weitere Merkmale untermauern die Annahme, dass diese Gattung bereits weiter entwickelt war unter den Schizotheriinae. Beispielsweise sind die Knochen der Hinterfüße von *Metaschizotherium* gedrungenener und kürzer. Zudem ist der Sprunggelenkshals verkürzt. In der Gesamtheit erscheinen die Hinterfüße kürzer

und breiter geworden zu sein. Die Hände zeigen größere Ähnlichkeiten mit den älteren Vertretern von *Moropus* und *Tylocephalonyx*, als mit den spezialisierteren Händen von *Ancylotherium*. Da die Vorderbeine in Sandelzhausen nicht gefunden wurden, ist es folglich nicht möglich sichere Aussagen über die Morphologie oder das Längen-Verhältnis zu machen, aber es wird angenommen, dass sie wie jene von *Moropus* und *Tylocephalonyx* relativ zartgliedrig waren und im Kontrast zu jenen von *Ancylotherium* standen, die eher robust und kurz waren. COOMBS (2009) weist auf die große Ähnlichkeit von *Moropus* und *Metaschizotherium* hin, welche die Bestimmung des fossilen Materials aus dem Untermiozän von Europa beträchtlich erschwert. Eine Verwandtschaft von *Metaschizotherium* und *Ancylotherium* kann aufgrund der unterschiedlichen Morphologie, Ausbreitung und Ökologie zwischen *Metaschizotherium* und dem obermiozänen Gattung *Ancylotherium* eher ausgeschlossen werden (HEISSIG 1999; COOMBS 2009).

Folgende Arten kann man unter anderem unterscheiden: *Metaschizotherium fraasi* aus dem Mittelmiozän (MN 6-7) von Deutschland (Petersbuch, Buchdorf, Steinheim). Laut COOMBS (2009) sind die chalicotherien Funde aus La Grive St.-Alban keine Vertreter von *Metaschizotherium*. Die Verbreitung von *Metaschizotherium bavaricum* in Deutschland ist durch die Fundstellen Sandelzhausen (MN 5), Stätzling (MN 6), Thannhausen (MN 6), Buchdorf (unsicheres Alter), Häder (MN 5) und Viehhausen (MN 5) belegt. *Metaschizotherium bavaricum* kann von *Metaschizotherium fraasi* anhand der geringeren Körpergröße unterschieden werden. Zudem ist *Metaschizotherium fraasi* jünger als *Metaschizotherium bavaricum*. Eine noch frühere Art, die aus dem unteren Miozän von Deutschland und der Tschechischen Republik stammt, ist *Metaschizotherium wetzleri* (MN 2-4). Ab dem späteren Mittelmiozän konnte nur wenig fossiles Material dieser Gattung entdeckt werden, es ist möglich, dass diese Tiere im frühen Obermiozän in Krems (MN 9, Krems) lebten. Diesbezüglich ist man sich jedoch noch nicht einig, ob es sich um die Gattung *Ancylotherium* oder *Metaschizotherium* handelt. Es besteht zudem die Möglichkeit, dass *Phyllotillon* (*Metaschizotherium*) sp. auch in Österreich (Voitsberg) lebte. Weitere Untersuchungen sollen dies noch zeigen (COOMBS 2009).

1.4.7 *Ancylotherium* Gaudry 1863

Ancylotherium ist die erste schizotheriinae Gattung nach *Metaschizotherium*, die nach einer langen Unterbrechung im Obermiozän von Europa vorkam. Vor ungefähr acht bis zwölf Millionen Jahren (MN 11-8) kann eine Lücke in der Kontinuität der Fossilnachweise von

Schizotheriinae in Europa verzeichnet werden. Aus dieser Zeitspanne sind nur äußerst seltene und nur fragmentarische Fossilfunde bekannt, die allerdings noch genaue Analysen für eine konkrete taxonomische Bestimmung erfordern (COOMBS 2009).

Diese Gattung hat ihr Verbreitungsareal in der Alten Welt von Südosteuropa bis Westasien. Im späten Miozän weitet sich ihr Gebiet auch nach Afrika aus. *Ancylotherium* war weltweit die letzte überlebende, schizotheriine Gattung, und kam im Jungpleistozän von Afrika vor. Zu beachten ist, dass diese Gattung sich nie tatsächlich in Mitteleuropa etablieren konnte. Zwar gibt es vereinzelt Berichte von *Ancylotherium* aus dem frühen Obermiozän von Europa, genauer gesagt aus Spanien, aber ihr Vorkommen beschränkt sich meist auf mediterrane, südöstlich gelegene Areale, was vermutlich mit ihren ökologischen Ansprüchen in Verbindung steht, da *Ancylotherium* generell offene Waldlandschaften bevorzugt. Das letzte Vorkommen dieser Gattung findet man vor dem Ende des Obermiozäns, danach ist die Gattung nur noch in Afrika zu finden (HEISSIG 1999).

Ancylotherium ist einer der größten und schwersten Vertreter der Chalicotherien. Charakteristisch für diese Gattung sind die spezialisierten Vorderbeine, die sehr kräftig sind und einige Modifikation erfahren haben, die in Zusammenhang mit der Fähigkeit zur Biegung stehen. Diese morphologischen Veränderungen betreffen vor allem die Handwurzelknochen und die Phalangen. Aufgrund dieser Modifikation sind diese Tiere befähigt mit Hilfe ihrer Vorderbeine Äste von den Bäumen herunterzuziehen (SEMPREBON et al. 2011). Die Phalangen werden verlängert und der V Strahl geht komplett verloren. Außerdem besitzt diese Art einen Duplexknochen im zweiten Fuß- und Handstrahl (COOMBS 1989).

Ancylotherium ist einzigartig unter den Chalicotherien, da es die höchsten Zahnkronen besitzt und unter den Schizotheriinae den längsten Ectoloph ausbildet. Es besitzt bereits molarisierte Prämolare und ein Hypoconulus am P4. Außerdem kann man das Vorfinden eines Crochets bei den Molaren des Oberkiefers feststellen, was von einem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium der Gattung *Ancylotherium* zeugt (COOMBS 2009). *Ancylotherium* besaß im Oberkiefer keine Schneidezähne oder Eckzähne mehr. Desweiteren reduziert diese Gattung die unteren Incisiven und besaß vermutlich keine unteren Eckzähne (SEMPREBON et al. 2011; COOMBS 1989).

Heute wird zwischen vier Arten von *Ancylotherium* unterschieden. Fossiles Material von *Ancylotherium anlungense* aus dem Obermiozän von China wurde zunächst für eine neue Gattung *Huanghootherium anlungense* gehalten. Dasselbe Problem stellte sich zunächst auch bei *Ancylotherium pingliangense* aus (früher *Gansuodon*) dem Mittelmiozän Chinas, aber nach mehreren Vergleichen stellte man fest, dass es sich um die Gattung *Ancylotherium* handelte.

Ancylotherium hennigi ist aus dem späten Miozän bis in das frühe Pleistozän von Ost- und Südafrika bekannt. Es handelte sich hier um einen großen Vertreter der Schizotheriinae, dennoch ist diese Art kleiner als *A. pentelicum* und in manchen Merkmalsausprägungen primitiver. Vermutlich liegt *A. hennigi* in der Entwicklungsgeschichte zwischen *Metaschizotherium fraasi* (früher: *Ancylotherium fraasi*) und *A. pentelicum*. Eine weitere Art wurde mit *Ancylotherium cheboitense* aus Kenia begründet. Dieser recht junge Fund wurde erst 2005 von GUÉRIN & PICKFORD beschrieben. Man nimmt an, dass dieses Tier vom späten Miozän bis ins späte Pliozän gelebt hat. Diese Tiere lebten wahrscheinlich fast zeitgleich mit den afrikanischen Chalicotherien *Chemosita tugenensis* und *A. hennigi*, allerdings waren die Vertreter von *A. cheboitense* etwas kleiner. *Ancylotherium pentelicum* aus dem Obermiozän (MN 11-12) ist, die am besten beschriebene Art. Fossilfunde eines relativ kompletten Skeletts und eines Schädels liefern viele Informationen zu diesen Tieren. Bekannt ist diese Art vor allem aus der Fauna der Lokalität Pikermi und Samos (Griechenland), aber man konnte sie auch in Halmyropotamos (Griechenland), Pinaryaka und Salihpasalar (Türkei), Titov Veles (Mazedonien), Kalimantsi, Hadjidimovo und Gorna Sushitsa (Bulgarien), Molayan (Afghanistan) und Novo-Ukrainka (Ukraine) entdecken (COOMBS 1989). Im Jahr 2012 konnte KOUFOS von der Entdeckung einer neuen Art von *Ancylotherium* berichten. Die obermiozäne Lagerstätte von Pentalophos (Mazedonien) beherbergte einen Schädel und ein Unterkiefer, die von *Ancylotherium pentelicum* in der Morphologie stark abweichen. Aus diesem Grund wurde eine neue Art gegründet. *Ancylotherium hellenicum* ist klein und besitzt eine lange Schnauze, eine flache Mandibel, ein stark ausgeprägtes Cingulum an den Zähnen, kurze Zahnreihen und einen kurzen M3 und m3.

Das von ZAPFE (1967) beschriebene Material *Ancylotherium* sp. von Krems aus dem Wiener Becken, erfordert laut COOMBS (2009) eine genaue Untersuchung, da es seiner Ansicht nach eine große Ähnlichkeit mit den Funden zu *Metaschizotherium* aus Deutschland zeigt.

1.4.8 *Chemosita* Pickford 1979

Chemosita beruht alleinig auf den Ausgrabungen von *Chemosita tugenensis* der afrikanischen Lokalität Mpesida in Kenia. Andere Vorkommen dieser Art bzw. Gattung sind vorerst nicht bekannt. *Chemosita tugenensis* ist ein großes Tier, das im Obermiozän (vor ca. 7 Mio. J.) von Südostafrika lebte. Auffällig ist bei dieser Art eine seltsame, große Schleiffläche auf der volaren Seite des proximalen Fingergliedes, die man von anderen Chalicotherien nicht kennt und deren Funktion nicht klar ist. Der IV Fußstrahl weist zudem große Ähnlichkeit mit *Ancylotherium* und

Moropus auf, allerdings ist er nicht so kurz und nicht so breit wie der Mt IV von *Ancylotherium pentelicum*, aber kürzer und breiter als jener von den *Moropus*-Arten aus Frankreich und Portugal. Im Großen und Ganzen weist dieser Fingerstrahl primitive Züge auf und aus diesem Grund passt er besser zu den früheren *Ancylotherium*-Arten (COOMBS 1989). COOMBS (2009) sieht in dem Mt IV von *Chemosita ruginensens* große Ähnlichkeit mit jenen von *Metaschizotherium*. Da nur wenig fossiles Material der Lagerstätte entnommen werden konnte, können diese Unklarheiten bislang nicht gelöst werden.

1.5 Chalicotheriinae Gill 1872

Die ersten Vertreter der Chalicotheriinae sind ab dem Untermiozän auf dem afrikanischen und eurasischen Kontinent zu finden und ihre letzten Vertreter stammen aus dem Mittelpleistozän von Asien. Diese Unterfamilie war in Afrika ab dem Mittelmiozän nicht mehr in Afrika vorzufinden (COOMBS 1989). Diese Gruppe der Chalicotherien ist besonders wegen ihres ungewöhnlichen Körperbaus mit kurzen Hinterextremitäten und langen Vorderextremitäten charakteristisch. Ihre seltsame Gestalt ist verantwortlich, dass diese Tiere auch als sogenannte „Gorilla-Pferde“ bezeichnet werden (ANQUETIN et al. 2007). Ihre Gangweise, die an den Knöchelgang von Gorillas erinnert, unterstützt diesen Vergleich zusätzlich. Als Folge ihrer besonderen Fortbewegung treten in dieser Gruppe auch starke Modifikationen der Hand auf, die im Folgenden eingehend besprochen werden. Außerdem verkürzen sich die Schienbeine und Füße bei dieser Unterfamilie stark. Nähere morphologische Merkmale werden weiter unten beschrieben. Im Unterschied zu den Schizotheriinae weist diese Unterfamilie einen abgeleiteten und untypischen Körperbau für Unpaarhufer auf.

Die Molaren der Chalicotheriinae sind generell niederkronig und kurz im Vergleich zu den Molaren von Schizotheriinae, die weisen meist verlängerte Zähne auf. Die Prämolaren zeigen meist eine geringe Molarisierung auf. Im Allgemeinen bleiben die unteren Caninen erhalten. Die Mandibel der Chalicotheriinae ist kräftiger ausgebildet und die mandibulare Symphyse ist länger als bei anderen Chalicotherien. Im Lauf der Entwicklung werden diese Merkmale des Kiefers noch stärker ausgebildet (COOMBS 1989; 1998).

1.5.1 „Butleria“ Butler 1965

Diese Gattung wurde nach Butler benannt, der das Material von „*Butleria*“ *rusingense* erstmals

beschrieb. DE BONIS et al. führten (1995) diesen Gattungsname anstatt *Chalicotherium rusingense* ein, allerdings schien jener bei anderen Autoren wie MCKENNA & BELL (1997) keine Akzeptanz zu finden. Aus diesem Grunde führen Autoren wie GUÉRIN & PICKFORD (2005) den ursprünglichen Gattungsnamen *Chalicotherium rusingense* an. Der Gattungsname „*Butleria*“ sollte in diesem Kontext eigentlich ungültig sein, weil er bereits für eine Gattung der Schmetterlinge verwendet wird. Da die aktuellsten Veröffentlichungen (BAI et al. 2010) diese neue Gattungsbezeichnung „*Butleria*“ allerdings verwenden, wird sie auch hier angeführt.

Bei „*Butleria*“ *rusingense* handelt es sich um einen kleinen Vertreter der Unterfamilie Chalicotheriinae, der ab dem Untermiozän bis ins frühe Mittelmiozän in Südafrika (Kenia und Uganda) lebte. Diese Art war somit eine der ersten Vertreter der Chalicotherien Afrikas und sie ist neben dem primitiven Vertreter der Chalicotheriinae, *Chalicotherium pilgrimi* am besten bekannt.

Die Fossilfunde aus den afrikanischen Lagerstätten lassen erkennen, dass „*Butleria*“ *rusingense* die unteren und oberen Eckzähne sowie die oberen Schneidezähne nicht mehr besaß. Außerdem zeigt diese Art eine außergewöhnlich lange Schnauze, wie sie sogar unter den besser entwickelten Tieren der Gattung *Chalicotherium* nicht vorzufinden ist. Das Diastema ist verglichen zu der Backenzahnreihe relativ lang und die Reihe der prämolaren Zähne mehr als halb so lang wie die molare Zahnreihe.

Das postcraniale Skelett von „*Butleria*“ *rusingense* zeigt im allgemeinen für *Chalicotherium* typische Merkmale. Hingegen besitzt diese afrikanische Gattung ein weniger gedrunenes Sprunggelenk, als man es bei den fortgeschrittenen Chalicotheriinae finden kann (COOMBS 1989).

1.5.2 *Chalicotherium* Kaup 1833

Früher wurde diese Gattung unter anderem „*Macrotherium*“ (Pictet 1844) genannt. Dies bezeichnet insbesondere die chalicotheriinen Vertreter des frühen Miozäns, während *Chalicotherium* für spätmiozäne Arten verwendet wurde. Dieses Synonym für *Chalicotherium* findet heute aber keine Verwendung mehr. Die Typus-Art von *Chalicotherium goldfussi* stammt aus dem Obermiozän (MN 9) aus Eppelsheim (Deutschland) und sie stellt die Art mit denen am stärksten abgeleiteten Körperstrukturen dar. Es handelt sich bei der Typus-Art um ein mittelgroßes Tier mit niederkronigen und breiten, quadratischen oberen Molaren. Die Molaren

des Oberkiefers weisen einen nach lingual gewanderten Paraconulus und einen stark reduzierten Protoloph auf. Durch Abrasion der Molaren weist *Chalicotherium goldfussi* unter anderem auch eine Crista auf, was ein fortgeschrittenes Zahnmerkmal ist. Weitere Zahnmerkmale von *Chalicotherium goldfussi* sind unter anderem eine kurze Reihe der Prämolaren im Vergleich zur Reihe der Molaren. Im Vergleich zur Molaren-Zahnreihe ist bei *Chalicotherium goldfussi* die Prämolare-Zahnreihe um einiges kürzer als bei *Anisodon grande*. Der Unterkiefer trägt gut entwickelte Eckzähne und zwei bis drei Schneidezähne. Im Oberkiefer fehlen die oberen Schneidezähne und die Eckzähne. Die fortgeschrittenen Chalicotherien wie z.B. *Chalicotherium brevirostris* und *Chalicotherium goldfussi* weisen eine Verlängerung der Symphyse, die bis zum p4 reicht, auf (COOMBS 1989).

Fossilien von *Chalicotherium goldfussi* aus dem Obermiozän sind unter anderem auch aus Österreich beispielsweise aus Atzelsdorf im Wiener Becken bekannt (HEISSIG 2009). Ein weitere österreichische Lagerstätte von *Chalicotherium goldfussi* wird von ZAPFE (1948) am Gaiselberg bei Zisterdorf (Niederösterreich) beschrieben. Diese Säugetierfauna stammt aus dem frühen Pliozän von Österreich. Aus Deutschland sind noch die Lokalitäten Höwenegg (MN 9), Wißberg (MN 9) und Westhofen (MN 9) bekannt. Laut HEISSIG (1999) konnte man diese Art auch fossil in der Schweiz (Charmoilie, MN 9), in der Tschechischen Republik (Nikolsburg, MN 9?), Ungarn (Rudabanya, MN 9), Bulgarien (Gorna Sušica, MN 9), Frankreich (Soblay, MN 10), Spanien (Can Llobateres, MN 9) und Griechenland (Thessaloniki, MN 12; Chomateri, MN 12) entdecken.

Ein primitiver Vertreter dieser Gattung ist *Chalicotherium pilgrimi* aus dem Untermiozän von Pakistan (Bugti). Eine weitere Art stellt *Chalicotherium brevirostris* aus dem Mittelmiozän dar. Für lange Zeit trug diese Art den früheren Gattungsname „*Macrotherium*“. Nach ANQUETIN et al. (2007) wird diese Art jedoch als *Chalicotherium brevirostris* (MN 7-8) bezeichnet. Sie ist aus der Tungur Formation der Mongolei bekannt. Aus La Grive-Saint Alban stammt auch eine Unterart, die von DEPÉRET (1892) ursprünglich als „*Macrotherium*“ *grande rhodanicum* benannt wurde, die allerdings von DE BONIS et al. (1995) als *Chalicotherium goldfussi rhodanicum* und von ANQUETIN et al. (2007) als *Chalicotherium goldfussi* identifiziert wurde.

Eine weitere Art, die aus Österreich stammt, wurde von BACH (1912) als *Chalicotherium styriacum* benannt. ANQUETIN et al. (2007) zweifeln jedoch die Identifizierung des spärlichen Materials von Eggersdorf (Steiermark) an.

Aufgrund von phylogenetischen Analysen wurde festgestellt, dass einige Fossilfunde nicht der Gattung *Chalicotherium* angehören, sondern der Gattung *Anisodon*. *Anisodon* stellt die zweite

große Gruppe von Chalicotherien dar. Es handelt sich hierbei um eine Unterfamilie, die neben *Chalicotherium* und den Schizotheriinae in Zentraleuropa im Miozän vorherrschend war.

ANQUETIN et al. (2007) untersuchten das Material von „*Chalicotherium*“ *grande* von Sansan, und verglich jenes Material mit dem von *Chalicotherium goldfussi* von Saint-Gaudens und stellte starke morphologische Unterschiede des Schädels fest, die beweisen, dass im Unter- und Mittelmiozän von Frankreich diese beiden *Chalicotherium*-Arten gemeinsam vorkamen. Die „*Chalicotherium*“-Arten aus Sansan, Neudorf an der March, China und Griechenland ordnet er in die Gattung *Anisodon* ein.

ANQUETIN et al. (2007) nehmen an, dass *Chalicotherium goldfussi* und *Anisodon grande* aus Asien im Laufe des Miozäns nach Europa einwanderten. Nach COOMBS (1989) scheinen die Chalicotheriinae ziemlich plötzlich als Fossilien in verschiedenen Regionen des unteren Miozäns aufzutreten.

1.5.3 *Anisodon* Lartet 1851

Bereits 2001 stellte GERAADS et al. das Material von Theben-Neudorf/Devínska Nová Ves (Slowakei) und Sansan (Frankreich), das als *Chalicotheriu grande* beschrieben wurde, infrage. Die Autoren schlugen die Wiederaufnahme des Namens *Anisodon* für dieses Taxon vor und sie deuteten an, dass es sich hier womöglich um die Gattung *Anisodon grande* statt *Chalicotherium grande* handeln könnte. Diese Unterschiede in der Morphologie von *Chalicotherium goldfussi* und *Chalicotherium grande* erkannten bereits DE BONIS et al. (1995), die das Material von Sansan und Neudorf unter „*Macrotherium*“ *grande* klassifizierten. ANQUETIN et al. (2007) lehnen aufgrund ihrer Untersuchungen den Gattungsnamen „*Macrotherium*“ für die Art von Sansan und die anderen Vertreter dieser Gattung ab, und sie ernennen einen neuen Lectotypus mit *Anisodon grande* aus Sansan, der bereits von GERAADS et al. (2001) vorgeschlagen wurde.

Seit der Entdeckung von *Anisodon grande* (Typus-Art von *Anisodon*) zu Beginn des 19. Jahrhunderts in Sansan und der Beschreibung eines kompletten Individuums durch Filhol 1890, erfuhr die Taxonomie dieser Art zahlreiche Veränderungen. Die letzte taxonomische Veränderung erfolgte von *Chalicotherium grande* (Gervais 1850) zu *Anisodon grande* (De Blainville 1849) nach GERAADS et al (2001) und ANQUETIN et al. (2007).

Diese beiden Gattungen *Chalicotherium* und *Anisodon* können nach DE BONIS et al. (1995) leicht durch die Schädelmorphologie unterschieden werden. Die Gattung *Chalicotherium* weist,

neben einigen anderen Merkmalen, im Gegensatz zu *Anisodon* eine eher lange Schnauze und einen langen Schädel auf. Außerdem sind die oberen Zahnreihen sehr gerade und parallel angeordnet. Im Allgemeinen kann festgestellt werden, dass *Chalicotherium* weniger abgeleitete Körpermerkmale als *Anisodon* besitzt (ANQUETIN et al. 2007). Trotz der abweichenden Schädelmorphologie und des stark differenten postcranialen Skeletts von *Anisodon grande* und *Chalicotherium goldfussi* konnte festgestellt werden, dass diese beiden Arten eine sehr ähnliche Zahnmorphologie und Zahnform haben (ZAPFE 1979; COOMBS 1989). Bei *Chalicotherium goldfussi* können größere Zähne festgestellt werden, als sie von *Anisodon grande* bekannt sind (ZAPFE 1979; HEISSIG 2009).

Charakteristische Zahnmerkmale sind die Reduktion oder der gänzliche Verlust der unteren Schneidezähne im anterioren Gebiss von *Anisodon*. Normalerweise bleiben die unteren und oberen Eckzähne in einem gut entwickelten Zustand erhalten, während die oberen Schneidezähne verloren gehen. Bei *Anisodon grande* fehlen beispielsweise die oberen Eckzähne, somit besitzt diese Art im vorderen Teil des Oberkiefers keine Zähne. Als primitives Mitglied von *Anisodon* besitzt *Anisodon grande* noch seine unteren Schneidezähne und Eckzähne. Außerdem erfuhr die mandibulare Symphyse eine Verlängerung nach posterior. *Anisodon grande* und *Anisodon salinum* sind relativ basale Vertreter von *Anisodon*. Aus diesem Grund weisen sie eine länger werdende Symphyse auf, die sich nur bis zum p2 oder p3 erstreckt. Höher entwickelte *Anisodon*-Arten weisen eine Verlängerung der Symphyse auf, die bis zum p4 reicht, wie es z.B. bei *Anisodon sivalense* und *Anisodon wuduensis* der Fall ist. *Anisodon* besitzt normalerweise auf den Molaren einen langen Protoloph somit sind die Molaren in der Regel relativ breit im Vergleich zur Zahnlänge. Zudem werden die Zähne in der Zahnreihe aufsteigend, nach posterior, stets breiter (COOMBS 1989; SEMPREBON et al. 2011).

Anisodon grande ist aus Sansan (MN 6, Typus-Art), Pontevoy (MN 5), Devínska Nová Ves (MN 6) und aus den deutschen Lagerstätten in Thannhausen (MN 6), Stätzling (MN 6) Redertshausen (MN 6) und Massenhäuser (MN 8) bekannt (HEISSIG 1999; SEMPREBON et al. 2011). Weitere Arten, die inzwischen dieser Gattung angehören und nicht mehr in der Gattung *Chalicotherium* stehen, sind die obermiozänen Arten *Anisodon macedonicus* (MN 13) aus Griechenland (Dytiko 3) und *Anisodon wuduensis* aus China (Gansu Provinz). *Anisodon salinum* stammt aus dem Obermiozän von Asien (Siwalik, Indien). Von MOTT (1958) ist eine Säugetierfauna aus der österreichischen Lagerstätte von St. Stefan im Lavanttal (Kärnten) bekannt, die Material von „*Chalicotherium*“ *grande* aufweist. Ob es sich hier tatsächlich um *Anisodon grande* handelt, kann man aufgrund fehlender Untersuchungen nicht mit Gewissheit

sagen. Ein weiterer fossiler Fund aus Österreich (Henndorf, Oberösterreich) der *Anisodon* angehört, wurde von SCHAEFER & ZAPFE (1971) und XUE & COOMBS (1985) fälschlicherweise *Chalicotherium goldfussi* zugeteilt, obwohl es sich um einen spätmiozänen Vertreter von *Anisodon* handelt (SEMPREBON et al. 2011).

1.5.4 *Hesperotherium* Qiu 2002

Die Gattung „*Nestoritherium*“ (früher *Circotherium*) Kaup 1859 wird nach ANQUETIN et al. der Gattung *Anisodon* zugeteilt. Es war QIU (2002) der die Gattung *Hesperotherium* Qiu 2002 als eine Gruppe von Chalicotheriinae aus dem Plio-Pleistozän Chinas einführte. Das größte Unterscheidungsmerkmal zwischen diesen zwei Gattungen sieht QIU (2002) in der Reduktion der anterioren Zähne und der Länge der Schnauze, die bei *Hesperotherium* deutlich geringer waren als bei „*Nestoritherium*“. Weitere Untersuchungen von QIU (2002) bestätigten den Autor in der Annahme, dass es sich bei der Gattung *Hesperotherium* um ein Synonym für den Genus „*Nestoritherium*“ handelte. Es ist anzunehmen, dass diese Befunde für ANQUETIN et al. (2007) keine Akzeptanz fanden, denn er verwendete 2007 weiterhin die Gattung „*Nestoritherium*“ für die Art „*Nestoritherium*“ *sivalense* aus dem Plio-Pleistozän von der Lokalität Siwalik (Indien). Allerdings betrachtet er diese Gattung als unnötig, da es sich vermutlich um Vertreter der Gattung *Anisodon* handelt. ANQUETIN et al. (2007) sehen „*Nestoritherium*“ als ein Synonym von *Anisodon* an. SEMPREBON et al. (2011) führen die Art *Hesperotherium sinense* aus dem frühen Pleistozän von China an. Demnach findet dieser Fossilfund inzwischen Gültigkeit unter den Autoren. *Hesperotherium* stellt aus diesem Grund eine weitere Gattung in der Unterfamilie Chalicotheriinae dar.

1.5.5 *Kalimantsia* Geraads et al. 2001

Diese Gattung trägt den Namen der bulgarischen Lokalität Kalimantsi-Pehtsata. Die Fossilreste von diesen Chalicotherien stammen aus dem Obermiozän (MN 11-12). ANQUETIN et al. (2007) ziehen für diese Gattung eine basale Position, wie bei „*Butleria*“, in der Stammesgeschichte und Entwicklung der Chalicotheriinae in Betracht.

Die Typus-Spezies *Kalimantsia bulgarica* zeigt zwar einige Schädelmerkmale mit Ähnlichkeiten zu *Anisodon macedonicus* (MN 13) aus Dytiko, wie z.B. ein kurzer Protoloph auf den Molaren des Oberkiefers und einen kaum kürzeren P3 als P4, ein verkürzter Kaumuskel und eine längere

Gehirnhöhle, jedoch ist jener Bereich des Schädels bei *Kalimantsia* noch länger und höher als bei *Anisodon macedonicus*. Außerdem sind bei *Kalimantsia* die Molaren nicht so lange wie bei *Anisodon*, und die Zähne sind zudem um einiges länger als breit. Am deutlichsten ist die Trennung zu *Anisodon grande*, wenn man die Länge der Schnauze vergleicht. *Anisodon grande* weist im Vergleich zu *Kalimantsia* einen deutlich längeren Gesichtsbereich und einen flacheren Schädel auf. *Kalimantsia* ist besonders durch die kurze Schnauze charakterisiert (ANQUETIN et al. 2007; GERAADS et al. 2007).

1.6 Lebensweise

Die Chalicotherien sind eine weit verbreitete Gruppe von Säugetieren, die allerdings nur durch relativ wenig, fossiles Material belegt sind. Fossilien von Chalicotherien stellen seltene faunistische Elemente dar. Auch an bekannten und großen Säugetier-Fundstellen, werden nur selten Chalicotherien gefunden. Aufgrund der wenigen Funde, können bislang nicht viele Aussagen über die Dynamik der Populationen gemacht werden. Nach COOMBS (1998) könnten die Gründe sein, weshalb Chalicotherien selten fossil erhalten sind, dass es global nur sehr wenige Chalicotherien gab, da sie in Habitaten lebten, die Fossilisation unterbindeten (wie z.B. Wälder) oder da diese Tiere solitär lebten. Schätzungen über die Größe der Populationen sind laut COOMBS (1998) nicht möglich. Die bisherigen Funde präsentieren meist einzelne Individuen. In Ausnahmefällen konnte man Massenansammlungen entdecken. Das Vorfinden von solchen „Massengräbern“ deutet darauf hin, dass diese Tiere zumindest zu bestimmten Zeiten zusammenkamen. Vermutlich gruppierten sie sich zur Paarungszeit bzw. zur Fortpflanzung. Da diese Tiere aber recht selten fossil gefunden werden können, geht man davon aus, dass sie nicht in Gruppen lebten (COOMBS 1989; 1998). Solche großen Ansammlungen von Individuen sind beispielweise aus Nordamerika von *Moropus elatus* aus der Agate Spring Fundstelle, von der Morava Ranch Fundstelle oder von *Borissiakia betpakdalensis* aus Kasachstan bekannt. Die Fundstelle von *Anisodon grande* in Neudorf an der March umfasste auch mindestens 51 Individuen.

Eine weitere Besonderheit stellten Lokalitäten wie Bugti, La Grive, Tungur, Titov Veles, Siwalik, oder Pikermi dar, die Vertreter der beiden Familien Schizotheriinae und Chalicotheriinae beherbergten. Man nahm an, dass sich die zwei Familien mit ihren Mitgliedern in unterschiedlichen Arealen mit unterschiedlichen ökologischen Bedingungen aufhielten, da sie wie man aus anderen Fundstellen feststellen konnte, eigentlich unterschiedliche, ökologische

Ansprüche haben. Im Allgemeinen kann gesagt werden, dass schizotheriine Tiere in offenen und teilweise trockenen Landschaften lebten, während sich chalicotheriine mehr in feuchten Wäldern bzw. geschlossenen Waldsystemen aufhielten. Das Vorkommen von Tieren aus beiden Familien ist eigentlich widersprüchlich aufgrund der herrschenden Umwelt an einer Lokalität. COOMBS (1989) hebt hervor, dass das Vorkommen einer Familie, ein Vorkommen der anderen Familie, prinzipiell ausschließt. Sie erwähnt, dass Chalicotheriinae sich auf die Alte Welt beschränkten, weil nur Arten der Schizotheriinae in Nordamerika auftraten. Im späten Miozän von Europa ist die Prädominanz von *Chalicotherium* gegenüber *Ancylotherium* auffallend, Chalicotheriinae waren in dieser Zeit weitverbreitet und gegenüber den Schizotheriinae durchaus vorherrschend (COOMBS 2009). COOMBS (1989) verweist auf die Tatsache, dass diese Vorherrschaft auch in kleinräumigen Arealen beobachtbar war, und dass die unterschiedliche Lebensweise eine Koexistenz unmöglich macht. So lebte auch *Chalicotherium* („*Butleria*“) *rusingense* im unteren Miozän Afrikas, als noch mehr geschlossener Wald vorzufinden war. Hingegen kamen jene im Mittel- und Obermiozän, als mehr offene Waldlandschaften bestanden, nicht mehr vor. Man fand nur noch Vertreter der Schizotheriinae wie *Chemositia tungenensis* und *Ancylotherium hennigi*. In Titov Veles konnte ebenfalls eine Koexistenz von *Ancylotherium* mit *Chalicotherium*, aufgrund des fossilen Nachweises, festgestellt werden. Die genannten Beispiele veranschaulichen zudem sehr eindrücklich, dass sich die Mitglieder der Chalicotheriinae und der Schizotheriinae in einer bestimmten Region im Laufe der Zeit gegenseitig ablösen (COOMBS 1989; GUÉRIN & PICKFORD 2004).

Nichtsdestotrotz gibt es Lokalitäten, wie weiter oben bereits genannt, wo Vertreter beider Familien zur selben Zeit vertreten waren. In der obermiozänen Lokalität von Pikermi gibt es fossile Nachweise für die Existenz von *Ancylotherium pentelicum* und *Chalicotherium goldfussi*. Jedoch ist man sich hier nicht sicher, ob die Funde gleich alt sind, da es unklar ist, ob die Stücke aus derselben Schicht bei der Ausgrabung gefunden wurden. Da die beiden Arten unterschiedliche ökologische Ansprüche an ihre Umwelt hatten, könnte eine Koexistenz durchaus möglich gewesen sein, weil sie keine Konkurrenz für einander darstellten. Außerdem wird angenommen, dass *Ancylotherium* gegenüber *Chalicotherium* vorherrschend war. (ROUSSIAKIS & THEODOROU 2001). Eine Untersuchung von SOLOUNIAS et al. (2010) ergab, dass der Lebensraum in Pikermi ein „Waldland-Mosaik“ war, das aus unterschiedlichen Habitats bestand (SEMPREBON et al. 2011; COOMBS 1989).

In den Lokalitäten in Stätzling (MN 6), Thannhausen (MN 6) oder Steinheim (MN 6-7) sind auch Funde von *Metaschizotherium* und Chalicotheriinae entdeckt worden. Laut COOMBS

(2009) konnten die ökologischen Ansprüche von *Metaschizotherium* mit den europäischen Chalicotheriinae nicht sehr unterschiedlich sein, wenn sie an einer Lokalität zusammen vorgefunden wurden. Interessant ist, dass laut HEISSIG, die Chalicotheriinae erst im Mittelmiozän (MN 5) von Asien nach Europa kamen, und dass *Metaschizotherium* mit den Chalicotheriinae bis zu diesem Zeitpunkt keinen Kontakt hatten und sie dennoch ähnliche Vorlieben entwickelten (COOMBS 2009).

Bei den post-eozänen Chalicotherien kann man aufgrund der Fossilfunde nachweisen, dass diese Unpaarhufer innerartlich einen ausgeprägten Sexualdimorphismus aufweisen. COOMBS (1975) nimmt an, dass alle Chalicotheriidae dieses Phänomen zeigen. Dieser Geschlechterunterschied betrifft die Skelettgröße und die vorderen Zähne (HEISSIG 1999). Wie im Falle von *Ancylotherium pentelicum* aus dem Spätmiozän von Bulgarien, deutete man oftmals den Größenunterschied zwischen den Individuen als Entdeckung einer neuen Art. Jedoch beweisen fehlende evolutionäre Veränderungen, dass es sich um geschlechtsabhängige Größenunterschiede innerhalb von *Ancylotherium pentelicum* handelte (GERAADS et al. 2007). ZAPFE (1979) beschreibt bei *Anisodon grande* auch einen Geschlechterdimorphismus, der die Größe der M1 im Oberkiefer, der unteren Eckzähne und die Größe von Skelettelementen z.B. der Tibia betrifft. Die männlichen Individuen weisen größere Zähne und längere Tibien auf. Seine Untersuchungen bewiesen zudem, dass in beiden Geschlechtern von *Anisodon grande* die unteren Eckzähne anwesend waren. Im Falle von der *Anisodon grande* Lokalität Neudorf an der March wurde ein Geschlechterverhältnis von ♂ ein Drittel und ♀ zwei Drittel laut ZAPFE (1979) festgestellt. COOMBS (1975) stellte für *Moropus elatus* aus der Lagerstätte von Agate Spring eine 50-50 Verteilung der beiden Geschlechter anhand der Größe der Tibia und des Radius fest. Wie im Falle von *Ancylotherium pentelicum* aus Bulgarien, wurde für die Lokalität Agate Spring (Nebraska) aufgrund der Größenunterschiede des postcranialen Skeletts, die Art *Moropus petersoni* gegründet, die kleiner als *Moropus elatus* war. Spätere Untersuchungen zeigten aber, dass es sich um einen Sexualdimorphismus bei *Moropus elatus* handelte. Bei *Moropus elatus* wurden zudem männliche und weibliche Schädelmerkmale, wie ein breiterer Sagittalkamm bei männlichen Tieren, erkannt (COOMBS 1975).

Es wurde festgestellt, dass bei den Populationen der Chalicotherien keine einheitliche Geschlechterverteilung erkennbar ist. Bei *Borissiakia betpakdalensis* wurden mehr größere, vermutlich männliche Tiere gezählt, als kleinere, weibliche. Bei *Chalicotherium rusingense* herrschten allerdings die kleineren, weiblichen Chalicotherien vor. Mögliche Gründe für diese

Verteilungen könnten geschlechtsbedingte Präferenzen in Bezug auf das Habitat und geschlechtsspezifische Lebensweisen sein. Unter anderem ist es auch möglich, dass sich an den Fundstellen nicht die alle Individuen aufhielten (COOMBS 1989).

COOMBS (1989) erwähnt, dass der Größenunterschied zwischen männlichen und weiblichen Tieren für ein Sozialverhalten bzw. eine soziale Hierarchie spricht. Die zeitweise vorgefundene Gruppierung von Individuen an einer Stelle könnte zwecks der Fortpflanzung stattgefunden haben. Das Vorfinden von mehr weiblichen Individuen mit wenigen männlichen Individuen würde mit der polygynen Fortpflanzungsstrategie übereinstimmen. Von Polygynie spricht man, wenn sich ein männliches Tier mit mehreren weiblichen Tieren verpaart um möglichst viele Nachkommen zu zeugen und um zu garantieren, dass sein Erbgut erfolgreich weitergegeben wird (CAMPBELL & REECE 2008).

Die Tatsache, dass Chalicotherien einen Geschlechtsdimorphismus entwickelt haben und morphologische Veränderungen, wie der hochgewölbten Schädel von *Tylocephalonyx*, zeugen von der Existenz eines sozialen Verhaltens innerhalb dieser Tiergruppe. Der kuppelförmige Schädel von *Tylocephalonyx* lässt noch Fragen offen. Vermutlich hatte die Schädelform eine soziale Funktion. Es wird angenommen, dass männliche Tiere eine prominentere Schädelform aufweisen als weibliche. Allerdings konnte bislang das Geschlecht noch nicht den gefundenen Tierskeletten zugeordnet werden. Es ist nicht klar, ob dieser den Männchen vielleicht als Schauapparat und als Fitnessindikator diente, oder ob sie ihre Schädel bei Kommentkämpfen gegeneinander schlugen (COOMBS 1989).

Ein weiteres soziales Phänomen, das von ZAPFE (1979) aufgegriffen wurde, ist die Brutpflege. Er hat bei *Anisodon grande*, neben Föten und juvenilen Tieren, unter anderem auch präjuvenile Tieren in der Spalte von Neudorf an der March gefunden. Seiner Meinung nach waren diese Jungtiere noch nicht zur eigenständigen Fortbewegung befähigt. Aus diesem Grund mussten sie von der Mutter getragen werden. Er stellte die Annahme auf, dass es möglich wäre, dass sich die kleinsten Jungtiere auf dem Rücken des Muttertiers befanden und sich im Haarkleid der Mutter festgekrallt hatten. Dieses Verhalten kann man auch bei den *Edentata* beobachten. Da sich Chalicotherien und *Edentata* im Verhalten und in der Gestalt ähnelten, nimmt ZAPFE (1979) an, es könnte eine solche Art der Brutpflege bei den Chalicotherien stattgefunden haben..

Frühere Autoren erkannten in den Überresten von Chalicotherien eine Verbindung zu den Zahnarmen (*Pilosa*), folglich wurde eine ähnliche baumbewohnende Lebensweise, wie die der rezenten Faultiere in Betracht gezogen. Aufgrund ihrer langen Vorderextremitäten und ihrer langen Krallen kam man zu dieser Annahme (ZAPFE 1979). Eine baumbewohnende, kletternde

Lebensweise kann allerdings für diese plumpen und schweren Tiere, ausgeschlossen werden (HEISSIG 1999). Die Gattungen *Ancylotherium* oder *Chalicotherium* umfassten die größten und schwersten Tiere. Sie konnten von 1,5 bis zu zwei Tonnen wiegen (DENG 2009).

Ein weiteres Indiz zur Lebensweise der Chalicotherien liefern die Krallen. Viele Autoren sind der Meinung, dass die Krallen der Chalicotheriidae auch als effektive Waffen zur Verteidigung gegen Feinde eingesetzt wurden. ZAPFE (1979) hingegen verweist darauf, dass es im Miozän von *Anisodon grande* noch keine überlegenen Feinde, die eine Bedrohung für diese Krallentiere dargestellt hätten, gab. Es lebten zu jener Zeit noch keine Großformen der Feliden, Musteliden oder Hyänen, die die Existenz von *Anisodon grande* gefährdet hätten. Es lebten zwar größere Räuber wie Amphicyoniden und Hemicyoniden, die womöglich eine Gefahr für diese Huftiere darstellten, allerdings ist es unwahrscheinlich, dass jene die großen Herbivoren bezwingen konnten. Die Chalicotherien konnten sich mit Sicherheit mit ihren Krallen verteidigen und sich gegen diese Raubtiere behaupten. Eine solche Art der Verteidigung kennt man von den heute noch lebenden Ameisenbären (*Myrmecophaga* und *Tamandua*) (ZAPFE 1979).

Außerdem gehen ZAPFE (1979) und HEISSIG (1999) von einer langsamen und schwerfälligen Fortbewegung der Chalicotherien aus, denn die Krallen an den Gliedmaßen machten ein schnelles Fortbewegen unmöglich. Wie man feststellen konnte, bewohnten, die sich im Körperbau differenzierenden zwei Unterfamilien, bis auf wenige Ausnahmen, sehr unterschiedliche Habitate (COOMBS 1989). Somit kann man sagen, dass sich die bevorzugten Umweltbedingungen auch in der Gestaltung des Körpers widerspiegeln (COOMBS 1983). Die Vertreter der Chalicotheriinae werden mehr mit geschlossenem Waldland assoziiert als die Schizotheriinae, die in offeneren Landschaften lebten. Während die Vertreter der Chalicotheriinae wahrscheinlich mehr in geschlossenen Waldlandschaften vorkamen, wo ein schnelles Bewegen auch nicht möglich war, hielten sich die meisten schizotheriinen Tiere in offeneren Geländestrukturen auf (HEISSIG 1999). Sie ähneln in ihrem Körperbau mehr den klassischen Unpaarhufern und sie perfektionierten den quadrupeden Gang. Die effizienter quadrupede Fortbewegungsweise war in offenen Landschaftsformen wahrscheinlich vorteilhafter, da sie so schneller flüchten konnten (AGUSTÍ & ANTÓN 2002; FRANZEN 2007).

1.6.1 Nahrungserwerb

Der Kauapparat der Chalicotherien deutet auf eine herbivore Ernährung hin. Ihr Gebiss ist für weiches, wenig widerstandsfähiges Pflanzenmaterial geeignet (COOMBS 1983). Ihre Nahrung bestand vorwiegend aus Blättern, aber sie verzehrten auch Zweige, Rinde, Früchte oder Samen. Sie waren vor allem auf die Anwesenheit von Bäumen in ihrem Lebensraum angewiesen. Der Verzehr von Gras kann bei den Chalicotheriidae nicht gänzlich ausgeschlossen werden, aber man ist sich sicher, dass sie vorwiegend Laubfresser, sogenannte „browser“ (engl.) waren. Ihre Zähne waren zudem für stark abrasive Nahrung wie Gras, nicht geeignet (COOMBS 2009; SEMPREBON et al. 2011). Auf die unterschiedlichen Nahrungspräferenzen dieser Herbivoren wird an späterer Stelle vertiefend eingegangen.

Wie bereits erwähnt wurde, waren Chalicotherien eine ungewöhnliche Familie der Unpaarhufer, weil sie Krallen statt Hufe an ihren Endphalangen trugen. Das unerwartete Vorfinden von Krallen, löste bei den frühen Autoren zahlreiche Spekulationen über den Lebensstil der Chalicotherien aus (COOMBS 2009). Im Folgenden werden diese Hypothesen vorgestellt.

Es ist wahrscheinlich, dass die Krallen als Folge der Notwendigkeit, Nahrung zu beschaffen, entstanden, denn sie stellen praktische Werkzeuge für den Nahrungserwerb dar. Die Morphologie der Vorder- und Hinterextremitäten unterstützt die Möglichkeit des „bipedal browsing“ bei Chalicotherien. Das heißt, die Chalicotherien stellten sich, um an Nahrung zu gelangen, auf ihre Hinterbeine. Durch den zweibeinigen Stand auf den Hinterextremitäten waren die Tiere größer und dadurch wurden ihre Vorderextremitäten frei bewegbar (ZAPFE 1979; SEMPREBON et al. 2011).

Ihre hakenartigen Krallen waren praktische Hilfsmittel, um an die saftigen Blätter zu kommen indem sie Äste herunterholten, denn sie stellten auch eine Verlängerung des Arms dar. Der anatomische Aufbau der vorderen Gliedmaßen, die stark verlängerten Arme bei den Chalicotheriinae und die Krallen der Phalangen, erleichterten zusätzlich die Nahrungsbeschaffung. Diese Technik wurde auch von den fossilen Riesenfaultieren (Folivora, Pilosa) angewandt, die eine ähnliche Morphologie aufwiesen (COOMBS 1983). Dieser Mechanismus in den Vorderextremitäten veränderte sich auch nicht sonderlich in der Entwicklungslinie der Schizotheriinae. Diese Unterfamilie zeigt bei der Nahrungsbeschaffung ihren Höhepunkt bei der Gattung *Ancylotherium*, indem der Beuger der Vorderfüße mehr Kraft umsetzen konnte (COOMBS 1983). *Ancylotherium* besaß unter den Chalicotherien die stärksten und kräftigsten Vorderbeine. Es ist möglich, dass *Ancylotherium* mit Hilfe seiner Vorderbeine

schwache Äste von den Bäumen herunterreißen konnte oder sogar ganze Bäume entwurzeln konnte, wie das lebende Probosciden (Elefanten) mit ihren Stoßzähnen oder mit ihrem Rüssel machen (COOMBS 1989). Eine weitere Vermutung zu den kräftigen Vorderextremitäten von *Ancylotherium* stellen GERAADS et al. (2006) auf. Sie halten es für möglich, dass die Krallen zum Abwetzen oder Abschälen der Baumrinde eingesetzt wurden (SEMPREBON et al. 2011). Da bei *Anisodon* die großen Fortsätze an Schulterblatt, Oberarmknochen und Elle fehlten, die auf eine große Muskelkraft hindeuten, ist es allerdings unwahrscheinlich, dass diese Tiere mit ihren Armen große Kräfte mobilisieren konnten, die man zum Abbrechen der Vegetation benötigt hätte (COOMBS 1983).

Rezente Tiere wie die Giraffengazellen (Gerenuks) der Gattung *Lithocranius* (Bovidae) oder Ziegen (*Capra*, Bovidae) stellen sich, wie die Chalicotherien, auf ihre Hinterextremitäten um an Nahrung zu kommen. Es wird vermutet, dass sich die schizotheriinen Chalicotherien, wie die Gerenuks oder die Ziegen auch oft mit den Vorderextremitäten am Baumstamm abgestützt haben, um ihre Position zu stabilisieren (COOMBS 1983; 1989). Die Schizotheriinae hatten einen weniger auffallenden und abgeleiteten Körperbau als die Chalicotheriinae. Sie hatten nur etwas längere Vorder- als Hinterbeine. Da die Schizotheriinae in ihrer Gestalt mehr den typischen Unpaarhufern gleichen, wird angenommen, dass die Chalicotheriinae eine fortgeschrittene Familie darstellt (COOMBS 1983). ZAPFE (1979) betrachtete sie als primär quadrupede Pflanzenfresser, die sich nur gelegentlich aufrichteten, da sie weniger morphologische Veränderungen an den bipeden Stand aufweisen als Chalicotheriinae. Auffallend ist bei den Schizotheriinae, dass sie im Laufe ihrer Evolution kürzere und dickere Metatarsen als Anpassung an den bipeden Stand entwickelten. Besonders bei *Anisodon* (früher *Chalicotherium*) und *Moropus* sind morphologische Anpassungen auffallend. Wie bereits an früherer Stelle erwähnt, verkürzten sich als Folge des bipeden Standes bei *Anisodon* die Schienbeine und die Hinterfüße sehr stark. Die Füße wurden deutlich breiter im Bereich des Sprunggelenks und des Würfelbeins, die flacher und breiter waren. Das Verkürzen der hinteren Gliedmaßen deutet laut COOMBS (1983) auf das Tragen von schweren Gewichten hin. Der Großteil des Körpergewichts lastete vor allem auf den Füßen und auf dem Beckengürtel der Tiere. Diese Veränderung erklärt den starken Kontrast zwischen den langen Vorder- und den kurzen Hinterextremitäten bei *Anisodon*. Es ist auch anzunehmen, dass diese Tiere oft auf den Hinterbeinen standen. Der kräftige Femur kann laut ZAPFE (1979) mit dem eines Berggorillas, Bären oder eines fossilen Riesenfaultiers verglichen werden, die auch die Fähigkeit besitzen sich für längere Zeit aufzurichten. Die für Huftiere ungewöhnlichen Merkmale von *Anisodon grande* sind für ZAPFE

(1979) Hinweise, dass diese Tiere oft eine aufrechte Haltung eingenommen haben. Er deutet die Möglichkeit an, dass sie sich sogar vorwiegend auf diese Art und Weise fortbewegten, da sie die für Perissodactyla und schizotheriinen Tiere typische, quadrupede Gangart nicht bzw. nur beschränkt ausführen konnten. ZAPFE (1979) vermutete, aufgrund von pathologischen Spuren am Sitzbein (Ischium) von *Anisodon*, dass diese Tiere auch viel Zeit in sitzender Position, vermutlich beim Fressen verbrachten.

Bei *Moropus* erfuhren die Hinterextremitäten keine so starken Modifikationen als Folge der Bipedie wie z.B. bei *Anisodon*. Generell kann festgestellt werden, dass die Linie der Schizotheriinae, unabhängig zum Körpergewicht im Laufe der Zeit zunehmend breitere und kürzere Astragali ausbildete. Diese Veränderungen in den Füßen waren für das Tragen des Körpergewichts ausschlaggebend und somit mussten keine Veränderungen in der Länge der Hinterbeine stattfinden. (COOMBS 1983). Das Gewicht war bei den schizotheriinen Tieren gleichmäßiger verteilt und vor allem lastete verstärkt auf den Vorderextremitäten. Das Gewicht lagerte vor allem auf distalen Enden der Mittelhandknochen und dem Sesambein, während die Phalangen nach hinten auf die Oberfläche der Metacarpalen gedehnt werden konnten (Hyperextension). Durch diesen Einzieh-Mechanismus berührten die Krallen den Boden beim Gehen nicht (COOMBS 1983).

Zudem behinderten die Krallen die Chalicotherien beim Gehen nicht, da sie dafür eine bestimmte Morphologie in den Vorder- und Hinterfüßen entwickelten. Wie COOMBS (1998) erkannte, sind die Krallen bei vielen Chalicotherien während dem Gehen dem Boden abgewandt und berührten somit den Boden nicht. Die Chalicotheriinae und die Schizotheriinae entwickelten unterschiedliche Fortbewegungsarten. Während die Chalicotheriinae einen gorillaähnlichen Knöchelgang durchführten, bewegten sich die Schizotheriinae auf allen vier Extremitäten in einer pferdeähnlichen Fortbewegungsweise. Letztere führten in den Hinterextremitäten einen semidigitigraden Gang durch. Die Krallen wurden bei den chalicotheriinen Tieren in den Vorderfüßen nach hinten eingedreht und die schizotheriinen konnten ihre Krallen einziehen. Die Krallen an den Hinterfüßen berührten den Boden, auch wenn vermutet wird, dass die Hinterfüße auch einen Einzieh-Mechanismus aufwiesen, der aber schwächer ausgebildet war als bei den Vorderfüßen (COOMBS 1983; 1989).

Diese Gruppe der Schizotheriinae entwickelte längere Extremitäten und auch einen langen Hals, was ihnen beim Erwerb von Nahrung zu einem Vorteil verhalf. Die Gestalt dieser Gruppe erinnert an Okapis (*Okapia*, Giraffidae) (COOMBS 1989), die heute in den Regenwäldern Afrikas leben und auch von Bäumen verschiedene Pflanzenteile abfressen (COOMBS 2009). Bei

Moropus war der Hals nicht lang genug, so dass der Kopf den Boden erreichte. Somit mussten die Vorderbeine beim Trinken gespreizt werden, wie das moderne Giraffen (*Giraffa*, Giraffidae) machen, um an die Wasserquelle zu gelangen (COOMBS 1983). Die kräftige Struktur der Rückenwirbel und der Winkel des Hinterkopfes in Verbindung mit dem Rest des Körpers deuten darauf hin, dass der relativ große Kopf bei den Chalicotheriiden aufrecht gehalten wurde. Außerdem gibt es Hinweise, dass die Rückenmuskulatur im Gegensatz zur Bauchmuskulatur besser entwickelt war. Ein Vergleich zwischen der Länge der Vorderbeine und der Länge des Halses liefern Informationen darüber, dass der Hals normalerweise aufrecht getragen wurde (COOMBS 1983).

Bei der Ernährung von *Anisodon grande* (damals: *Chalicotherium grande*) spielen Blätter von Bäumen und Sträuchern eine wesentliche Rolle. Es wird vermutet, dass mit Hilfe der Zunge und der Lippen Blätter von den Pflanzen abgerissen werden konnten. Die Zähne waren für den Nahrungserwerb unwichtig, weil die Schneidezähne im Oberkiefer fehlten und die Schneidezähne sowie die Eckzähne keine Funktion bei der Nahrungsaufnahme erfüllten (ZAPFE 1979). Bemerkenswert ist, dass nicht nur der Mund für die Nahrungsaufnahme verwendet wurde, wie ZAPFE (1979) für *Anisodon grande* aufgrund des kurzen Halses und der fehlenden Abnutzung auf den Vorderzähnen feststellte, sondern auch mit Hilfe der Hände sollen die Chalicotherien Nahrung zu ihrem Maul transportiert haben. Die langen Vorderbeine, die mit Krallen versehen waren, konnten wie die rezenten baumbewohnenden Faultiere weit hinauf greifen, um ihre Kost von den Bäumen zu pflücken. Eine Torsion der Speiche ermöglichte es eine Drehbewegung mit der Hand auszuführen, ohne den Unterarm zu drehen, um die Nahrung zum Mund zu bringen. Laut ZAPFE (1979) waren Elle und Speiche distal so verschmolzen, dass eine Rotationsbewegung mit dem Unterarm unmöglich war. Somit war die Drehfähigkeit der Hand nur sehr eingeschränkt (COOMBS 1983).

Wie bei den Chalicotheriinae, können die Mitglieder der Schizotheriinae auch gar nicht oder nur sehr beschränkt ihre Hand, durch die Anwesenheit einer breiten Gelenksverbindung zwischen der proximalen Carpalknochen-Reihe und Elle und Speiche zur Seite zu drehen (COOMBS 1983).

Während man sich heute einig ist, dass Chalicotherien ihre Krallen zum Greifen von Ästen einsetzten, bildeten einige Autoren die Hypothese, dass diese Tiere auch grabende Tätigkeiten ausführten um an Nahrung zu kommen. Man nahm an, dass die Krallen den Chalicotherien als Grabwerkzeuge dienten und dass sie mit ihren Zähnen durch Zerren die essbaren Wurzeln aus dem Boden rissen. Die starke Nacken- und Rückenmuskulatur deuteten auf diese Tätigkeit hin.

MATTHEW & SCHAUB (1943) teilten die Meinung, dass das Graben nach Wurzeln nicht zutreffend war, allerdings schlugen sie vor, dass Chalicotherien als „browser“ zwar vorrangig Blätter und andere Pflanzenteile fraßen, aber dass sie in Trockenperioden ihre Krallen zum Graben nach Wasserlöchern verwendeten. Hin und wieder würden diese Tiere als Ergänzung zur ihrer Ernährung auch Wurzeln und Knollen zu sich nehmen. Da Chalicotherien nicht aus ariden Gegenden stammen, erübrigt sich die „Grab-Hypothese nach Wasserlöchern“ dieser Autoren (COOMBS 1983). Die Zähne und der Bau der Vorderglieder sind hilfreiche Indikatoren für die Möglichkeit dieser Formen des Nahrungserwerbs. Im Vergleich mit rezenten Tieren, die Graben, zeigt der morphologische Aufbau des Arms wenige speziellen Anpassungen, die für eine Grabtätigkeit bei Chalicotherien sprechen. Der Verzehr von Nahrung aus dem Erdreich ist ziemlich unwahrscheinlich, da die Zähne keine Beschädigungen oder Spuren aufwiesen, die auf eine sandige Nahrung aus dem Erdreich zurückzuführen ist (COOMBS 2009). Des Weiteren weisen der Nacken, das Gebiss, der Kopf und die Zähne keine speziellen Anpassungen auf, die das Aufwenden von großen Kräften, die beim Ziehen von Wurzeln aus der Erde benötigt würden, andeuten. COOMBS (1983) erwähnt, dass die Schizotheriinae mehr postcraniale Merkmale aufweist als die Chalicotheriinae, die für das Graben nach Futter behilflich sein könnten. Während *Anisodon* keine Grabanpassungen zeigt, besitzt *Moropus* das ein oder andere Merkmal, das dem Graben dienen könnte, nur soll nach COOMBS (1983) auch erwähnt sein, dass diese Anpassungen die meisten Unpaarhufer besitzen und, dass diese Anpassungen auch dem bipeden Blattfressen dienen (COOMBS 1983). COOMBS (2009) betont, dass das Graben höchstwahrscheinlich keine vorwiegende Tätigkeit der Chalicotherien war, dennoch kann sie nicht zur Gänze ausgeschlossen werden.

Da die Zähne von Chalicotherien im Aufbau und in der Struktur denen von Brontotherien gleichen, die wahrscheinlich ebenfalls Blattfresser waren, kann eine spezielle Ernährung mit Wurzelknollen ausgeschlossen werden. Zudem sind die niederkronigen Zähne dieser Unpaarhufer für so feste, faserige Nahrung wie Wurzeln ungeeignet, weil sie keinen zusätzlichen Zahnzement eingelagert haben und somit würden diese zu stark beansprucht werden (COOMBS 1983).

Wie weiter oben schon gesagt wurde, könnten die Krallen auch zum Abschälen der Baumrinde verwendet worden sein. Da man heute weiß, dass die Chalicotherien unter anderem auch Rinde fraßen, könnte es durchaus sein, dass sie ihre Krallen zum Schälen des Baumstammes eingesetzt haben (COOMBS 1983).

Eine weitere Annahme beruht auf dem Pflücken von Gräsern und Blumen, die für den Verzehr

geeignet waren. Wie bereits an früherer Stelle erläutert wurde, konnten Chalicotherien keine bzw. nur beschränkt Rotationsbewegungen mit ihren Vorderextremitäten durchführen, die jedoch für diese Tätigkeit voraussetzend gewesen wären. Aus diesem Grund kann diese Art der Nahrungsbeschaffung ausgeschlossen werden (COOMBS 1983).

Aus einer Skelettkonstruktion von ZAPFE (1979) und einer Rekonstruktion von AGUSTÍ & ANTÓN (2002) kann angenommen werden, dass *Anisodon grande* in etwa zwei Meter groß und *Ancylotherium pentelicum* circa zweieinhalb Meter groß werden konnten. Diese Arten gehörten zu den größten Vertretern der Chalicotheriiden. Chalicotherien gehörten zudem zu den größten Faunenelementen dieser Zeit. ZAPFE (1979) erklärt, dass die Chalicotherien einen gewissen Vorteil gegenüber den anderen Tieren, aufgrund ihrer schon beachtlichen Körpergröße, hatten. Auch wenn ihre plumpe Gestalt unvorteilhaft erscheint und ein Tier wie *Anisodon grande* sich nur schwerfällig bewegen konnte, so hatten sie zu jener Zeit beinahe keine Nahrungskonkurrenten. Durch die Fähigkeit des Aufrichtens waren die Chalicotherien größer als andere Pflanzenfresser. Wie Nashörner, Hirsche, Boviden und Giraffiden hatten sie die Möglichkeit an die höher gelegenen Pflanzenteile zu kommen, die der anderen Fauna verwehrt blieben (ZAPFE 1979).



Abb. 2: Plastische Rekonstruktion von *Anisodon grande* aus der Schausammlung des Naturhistorischen Museums in Basel (ZAPFE 1979).

1.6.2 Lebensraum

Die oben beschriebenen, morphologischen Unterschiede, die sich zwischen den Chalicotheriinae und den Schizotheriinae in der Evolution ergaben, sind vermutlich als Folge einer adaptiven Radiation entstanden. Die adaptive Radiation beschreibt einen Zeitraum evolutiver Veränderungen in der, als Anpassung an verschiedene Ressourcen, neue Arten hervorgehen. Die unterschiedlichen Körpermerkmale der zwei Unterfamilien stellen Anpassungen an die verschiedenen Lebensräume dar, somit können verschiedene ökologische Nischen genutzt werden (CAMPBELL & REECE 2008). Im Allgemeinen assoziiert man mit den Vertretern der Chalicotheriinae geschlossene Waldbiotope und mit den Vertretern der Schizotheriinae offene Landschaftsformen. Letztere erfuhren zudem eine weitläufigere Verbreitung, weil sie breitere ökologische Ansprüche hatten und folglich verschiedene Lebensräume besetzen konnten. Ihre Areale reichten von Europa und Afrika über Asien bis nach Nordamerika (COOMBS 1983; 2009).

Da sie wahrscheinlich Blätter von Bäumen bevorzugten, benötigte ihr Lebensraum auf jeden Fall einen Waldanteil. Fossilfunde von Chalicotherien gelten heute als Indikatoren für eine Landschaft mit Büschen und Bäumen (COOMBS 1983; 2009). Fossile Chalicotherien werden zudem oft mit Sedimentablagerungen einer bewaldeten Umwelt, gut durchfeuchteten Böden, wie in einem Auwald oder um Wasserlöcher, in Verbindung gebracht (SEMPREBON et al. 2011).

So bewohnten Chalicotherien möglicherweise geschlossene Wälder, feuchte Auwälder, Sumpfwälder oder trockenere Habitate, offene Waldlandschaften wie Savannen- oder Steppenlandschaft, trockene Karstlandschaften, Küstengebiete sowie offene oder saisonal trockene Ebenen. Wahrscheinlich handelte es sich auch um mosaikartige Habitate, die trockene wie feuchte Milieus aufwiesen und verschiedene Möglichkeiten der Fauna vor Ort boten (SEMPREBON et al. 2011; COOMBS 1983; 2009).

1.7 Stammesgeschichte und Verbreitung

Bei den Chalicotherien kann im Miozän ein großer Aufschwung innerhalb der beiden Unterfamilien der Chalicotheriinae und die Schizotheriinae beobachtet werden. ANQUETIN et al. (2007) weisen auf die auffallend große Vielfalt hin, die zwischen dem Mittelmiozän und Obermiozän in Frankreich herrschte. Zu jener Zeit lebten dort die Gattungen *Chalicotherium*,

Anisodon und eine schizotheriine Gattung, die bislang noch ungeklärt ist. Die Autoren bestätigen, dass das Vorfinden einer derart großen Vielfalt bei einer solch seltenen Tiergruppe wie den Chalicotherien ungewöhnlich ist (COOMBS 2009; SEMPREGON et al. 2011).

Im Miozän kann somit eine adaptive Radiation innerhalb der beiden Unterfamilien der Chalicotheriidae festgestellt werden. Eine adaptive Radiation beschreibt STANLEY (2001: 659): „Die rasche Entstehung zahlreicher neuer Arten oder höherer Taxa aus einer einzigen Stammform unter Anpassung an verschiedene ökologische Bedingungen.“ Diese zwei Unterfamilien Chalicotheriinae und Schizotheriinae erreichten im Miozän ihre größte geographische Ausbreitung so wie ihre größte Diversität. Während die Schizotheriinae bereits im oberen Oligozän nach Nordamerika auswanderten und bis ins Mittelmiozän dort existierten, breiteten sich die Chalicotherien ab dem Untermiozän über die Alte Welt (Afrika und Eurasien) aus (COOMBS 1989). ZIEGLER (1980) stellt fest, dass die Variabilität innerhalb der Tierwelt bei einem geringen Selektionsdruck, das heißt, bei günstigen Umweltbedingungen, wie die Chalicotherien im Mittelmiozän vorfanden, zunimmt. Neben einer großen Variation können auch extreme Typen wie z.B. die Chalicotherien und insbesondere Vertreter der Chalicotheriinae, die eine außergewöhnliche Gestalt vorweisen, überleben.

Es ist bislang unklar, wann die Trennung in die beiden Unterfamilien stattfand. Interessant ist, dass die primitiven Vertreter von Chalicotherium den Mitgliedern der oligozänen Gattung Schizotherium in der Bezahnung stark ähneln. Auch das gemeinsame Vorkommen von Vertretern der Chalicotheriinae und Schizotheriinae, wie beispielsweise die Gattung *Metaschizotherium* mit *Anisodon* an einem Ort wie z.B. in Stätzling und Thannhausen (Deutschland), deutet auf ökologische Ähnlichkeiten in der Lebensweise hin. Laut HEISSIG (1999) und COOMBS (2009) erfuhr die Gattung *Metaschizotherium* vom Untermiozän bis zum Mittelmiozän eine Radiation, die sich von Zentral- bis Westeuropa erstreckte. Neben dieser Gattung herrschten die Gattungen *Anisodon* und *Chalicotherium* in Mittelmiozän bis ins Obermiozän von Europa vor. Das Mittelmiozän von Europa stellt somit der Höhepunkt der Chalicotherien-Entwicklung in Bezug auf ihr zahlenmäßiges Vorkommen, ihre Diversität und Ausbreitung dar.

Die meisten Autoren nehmen an, dass die Chalicotheriidae in Eurasien entstanden und, dass die untermiozäne Art *Chalicotherium brevirostris* zu einem früheren Zeitpunkt durch Immigration von Eurasien nach Afrika gelangte. Für die Schizotherinae spricht eigentlich ein asiatischer Ursprung.

Die Chalicotherien wurden lange Zeit zusammen mit den Brontotherien als mit den Pferden verwandt betrachtet. Später war man dann der Meinung, dass Chalicotherien-Merkmale aus den

Hippomorpha wie Ceratomorpha besaßen und man stellte sie als eine unabhängige, dritte Gruppe dar. HOOKER (1989) teilte bestimmte Merkmale der Chalicotherien in primitive und fortgeschrittene Merkmale ein. Seiner Meinung nach zeigten die fortgeschrittenen eine Verbindung zu den Ceratomorpha und die primitiven Charakteristika verband er mit den Hippomorpha. Aus diesem Grund belebte er das bereits erloschene Taxon Tapiomorpha wieder, das die Tapire und Nashörner, sowie alle Taxa, die mit dieser Gruppe näher verwandt sind, verband. Nach MCKENNA & BELL (1997) gehörten die Chalicotherien zu den Brontotherien aufgrund von *Danjiangia*, die zur Zeit ein *Brontotherium* statt einem *Chalicotherium* ist. Laut HOOLBROOK (2001) gehören die Lophiodontidae mit den Chalicotheriidae zu den Ancylopoda, die wiederum die Schwesterngruppe zu den Ceratomorpha darstellt (FROEHLICH 1999; HOOKER & DASHZEVEG 2004).

Die Stammesgeschichte und der geographische Ursprung der Ancylopoda sind bislang noch umstritten. Die Unterordnung Ancylopoda umfasst die Überfamilie der Chalicotherioidea und alle Taxa, die näher mit den Chalicotherien, und nicht mit Ceratomorpha verwandt sind. Die Ceratomorpha bilden die stammbasierte Klade der Tapiridae, Rhinocerotidae und all jenen Taxa, die näher mit diesen verwandt sind, als mit den Ancylopoda (FROEHLICH 1999).

Die Phylogenie gestaltet sich aufgrund von fehlendem fossilen Material oder fragmentarischen Funden als sehr problematisch. PROTHERO & SCHOCH (1989) verweisen auf die komplexen verwandtschaftlichen Zusammenhänge, die vor allem zwischen den Lophodontidae und Chalicotherioidea herrschen. Traditionell beinhaltet die Unterordnung Ancylopoda die Chalicotheriidae und die Lophiodontidae. Es gibt einige primitive Formen, die einmal zu der einen und dann wieder zu der anderen Gruppe gezählt wurden: *Lophiaspis*, *Lophiodon*, *Paleomoropus*, *Pappomoropus* oder *Protomoropus*. Diese Übergangsformen teilen Merkmale mit beiden Familien, und eine definitive Zuweisung in die eine oder andere Gruppe stellt sich als sehr schwierig dar. Die aktuellsten Arbeiten, die versuchten die Stammesgeschichte der Chalicotherien zu klären, stammen von HOOKER & DASHZEVEG (2004) und BAI et al. (2010). Die phylogenetische Analyse von Letzteren widerspricht der vorangegangenen Arbeit von HOOKER & DASHZEVEG (2004) zum Ursprung der Chalicotherien in einigen grundlegenden Punkten. *Lophiodon* wurde lange Zeit als das größte eozäne Säugetier Europas bezeichnet, denn es konnte eine Pferdegröße erreichen. *Lophiaspis* galt als das älteste, europäische Mitglied der Lophiodontidae (AGUSTÍ & ANTÓN 2002; HOOKER & DASHZEVEG 2004). Während HOOKER & DASHZEVEG (2004) diese beiden Gattungen als Lophiodontiden zu den Chalicotherioidea stellten, betrachten BAI et al. (2010) *Lophiodon*

remensis als klassischen Vertreter der Lophiodontidae und *Lophiaspis*, welches AGUSTÍ & ANTÓN (2002) bereits als ein primitives, aber echtes Mitglied der Chalicotherien beschrieben. Folglich stellt *Lophiaspis maurettei* die Schwesterngruppe zu den Chalicotheriidae dar und gehört der Überfamilie der Chalicotherioidae an. BAI et al. (2010) führen ausdrücklich an, dass *Lophiodon* und somit die Familie der Lophiodontidae näher mit den Ceratomorpha verwandt sind und von Ancylopoda ausgeschlossen gehören, wenn Ancylopoda ein Monophyllum präsentieren soll. Außerdem ergaben die Untersuchungen von BAI et al. (2010), dass *Protomoropus* das Stammtaxon zu den Chalicotherioidae darstellt sowie, dass *Paleomoropus jepseni* und *Pappomoropus taishanensis* näher mit den Chalicotherien als mit den Lophiodontiden verwandt sind. Allerdings stellen die Gattungen *Paleomoropus*, *Pappomoropus* und alle anderen Chalicotherien eine bis jetzt ungelöste Trichotomie dar.

Somit sind die Ancylopoda und die Ceratomorpha-Lophiodontidae-Klade Schwesterngruppen und basal zu ihnen liegen die primitiven Vertreter der „Isectolophidae“, *Homogalax wutuensis* und *Cardiolophus radinskyi*. Laut HOOKER & DASHZEVEG (2004) und BAI et al. (2010) sind diese „Isectolophiden“ die Stammmitglieder der Ancylopoda. Die Familie der „Isectolophidae“ ist das Schwesterntaxon der Tapiomorpha und ihr monophyletischer Status ist mit *Homogalax*, *Cardiolophus* und *Isectolophus* unsicher (HOLBROOK 2001).

Laut HOOKER & DASHZEVEG (2004) spricht für die Chalicotherioidae ein asiatischer Ursprung, weil *Protomorpus*, wie BAI et al. (2010) bestätigen, das Stammtaxon zu allen Chalicotherien ist. Aktuelle Arbeiten zur Stammesgeschichte der Chalicotherien konnten bislang den geographischen Ursprung der Ancylopoda nicht aufklären. Die Autoren HOOKER & DASHZEVEG (2004) nennen einen asiatischen Ursprung von *Homogalax wutuensis*. *Cardiolophus* ist aus Nordamerika wie Asien bekannt, aber der fossile Nachweis ist sehr gering. In Anbetracht der Tatsache, dass die Unterordnung der Ancylopoda erneut große taxonomische Veränderungen erfuhr, können bis zum aktuellen Zeitpunkt keine näheren Aussagen zur Geburtsstätte der Ancylopoda gemacht werden und vertiefende Untersuchungen wären diesbezüglich nötig.

2. Klima- und Säugetierentwicklung Eozän - Pleistozän

In diesem Kapitel soll der Zusammenhang zwischen dem vorherrschenden Klima und der vorzufindenden Säugetierwelt beleuchtet werden. Die klimatischen Bedingungen spiegeln sich in der existierenden Fauna und Flora wider. Im folgenden Teil dieser Arbeit werden die klimatischen Umstände, die ab dem Eozän bis ins Pleistozän herrschten, besprochen sowie wird im Weiteren versucht die damit verbundenen Konsequenzen für die Tier- und Pflanzenwelt aufzuzeigen.

Der heute nicht mehr übliche Begriff des Tertiärs fasst die Zeitspanne des Paläogens (vor ca. 65-24 Mio. J.) und des Neogens (Beginn vor ca. 24 Mio. J. bis heute) zusammen. Das Klima des Tertiärs unterlag bedeutenden Schwankungen, welches sich in der Pflanzen- und Tierwelt der verschiedenen Epochen widerspiegelt. Ganz allgemein ausgedrückt, kann festgestellt werden, dass das Eozän ein paratropisches Klima, das Miozän ein subtropisches und das Pliozän ein gemäßigtes Klima aufwies. Das Tertiär schließt an die klimatische Wärmeperiode der Kreide an. Am Anfang des Paläogens war das Klima wärmer als es heute ist, und es herrschte sogar ein Treibhausklima mit warmen Ozeanen (FAUPL 2003). Im Laufe des Tertiärs kam es allerdings zu einer Abkühlung auf der ganzen Erde, die die später folgende Eiszeit ankündigte, die bis heute anhält (STANLEY 2001).

2.1 Paläogen

Das Paläogen wird in drei Perioden, nämlich in das Paläozän, das Eozän und das Oligozän, unterteilt. MAI (1995) zufolge, kann über das Klima in Europa des Paläozäns (vor 65-56 Mio. J.) nur ungenau berichtet werden, da die Florenkomplexe zu unpräzise Erkenntnisse über diese Epoche liefern. Für das Paläozän wird eine Jahresmitteltemperatur von über 10°C angenommen. Es handelte sich vermutlich um ein warmgemäßigtes und humides Klima. Ein tropisches Klima kann jedoch für diese Periode ausgeschlossen werden (MAI 1995).

Über die Klimaverhältnisse im Eozän (vor ca. 56-34 Mio. J.) liefern die Klimaindikatoren genauere Aufschlüsse als über das paläozäne Klima. Im Eozän erreicht die mittlere Jahrestemperatur ihren Höhepunkt im gesamten Känozoikum (Erd-Neuzeit) an und sogar in der Tiefsee kam es kurzzeitig zu einer Erwärmung. Das Untereozän ist durch einen starken

Temperaturanstieg gekennzeichnet, der auf einen leichten Treibhauseffekt zurückzuführen sein könnte. Dieser Treibhauseffekt geht vermutlich auf die Freisetzung von Methan aus der Tiefsee zurück. Als Folge der Erwärmung starben auch viele Foraminiferen in der Tiefsee aus. Durch die Erwärmung der Ozeane gelangten die polaren, kalten Wasserströme nicht mehr bis in die Tiefsee, welche sehr wichtig für die Sauerstoffversorgung der Foraminiferen waren. Im mittleren Eozän steigt die Temperatur der Tiefsee auf etwa 12°C an. Heute herrschen in der Tiefsee Temperaturen, die rund um den Gefrierpunkt (ca. -1° bis 4° C) liegen (MAI 1995). Die Durchmischung des warmen Oberflächenwassers mit dem wärmeren Tiefseewasser trug wesentlich zur Erwärmung der Atmosphäre bei. Ein weiterer Faktor für den Temperaturanstieg im Untereozän könnte die Verbreitung der Wälder sein, so vermuten Klimatologen. Generell besitzen Wälder einen geringen Albedo, das heißt, sie speichern die Wärme, die durch das eintreffende Sonnenlicht gewonnen wird. Die genauen Ursachen für die Klimaerwärmung an der Grenze des Paläozän/Eozän sind bislang von den Klimatologen noch nicht gänzlich geklärt (STANLEY 2001).

Viele Autoren sprechen von einem warmen und ausgeglichenen subtropischen Klima im Untereozän, das niederschlagsreich und feucht war. Eine durchschnittliche Jahrestemperatur von über 22 °C in Mitteleuropa wird für diese Periode angenommen (FREY & LÖSCH 2004). Allerdings sind sich die Paläoklimatologen diesbezüglich nicht einig, und man geht im Eozän von einem subtropischen Wechselklima aus. Diese Epoche ist von starken Klimaschwankungen geprägt.

Das Klima im Untereozän entsprach einem **Cma**-Klimatyp, das entspricht einem paratropischen (tropenähnlichen) Regenklima, das nur geringe saisonale Schwankungen aufweist. Der **Cma**-Klimatyp charakterisiert sich durch ein warmgemäßigtes, subtropisches und immerfeuchtes Klima. An der Wende des Paläozäns ins Eozän wurde eine globale Klimaerwärmung beobachtet (MAI 1995).

Das Klima im Mitteleozän entsprach einem subtropischen **Cwa**-Klima. Es handelt sich hierbei um ein warmgemäßigtes Regenklima, das von Wintertrockenheit und kurzen Dürreperioden gekennzeichnet ist. Im mittleren Eozän kam es durch die warmen Meeresströme aus dem Süden zu einer Erwärmung der Antarktis (MAI 1995).

Das Obereozän war wiederum ein subtropisches, immer feuchtes Regenklima des **Cma**-Klimatyps. An der Wende vom Eozän zum Oligozän vor etwa 34 Millionen Jahren wurde ein deutlicher Klimaeinbruch verzeichnet. Zu diesem Zeitpunkt, der auch als „terminales eozänes

Event“ benannt wird, kann man weltweit eine rasche Abkühlung des Klimas verzeichnen. Manche Autoren setzten dieses Ereignis um etwa 37 Millionen Jahre vor unserer Zeit an, um diese klimatische Wende in das Unteroligozän zu verlegen (MAI 1995). Tiefseebohrkerne geben zudem Aufschluss darüber, dass vor 40 bis 31 Millionen Jahren eine dramatische Abkühlungsphase vonstatten ging, welche schwerwiegende Folgen für die Fauna an Land und im Meer hatte. Die Untersuchungen der Tiefseebohrkerne zeigen, dass unter den fossilen planktischen Foraminiferen zahlreiche Arten ausstarben. Die Temperatur der Tiefsee sank von 12°C im Mitteleozän auf 4°C im späten Oligozän. Ab dem Ende des Eozäns (ab ca. 45 Mio. J.) wurde ein gradueller Abfall der Temperatur bis ins späte Oligozän festgestellt.

Die Ursachen für diese globale Abkühlung des Klimas sind bereits gut untersucht. Im Eozän kam es zu tektonischen Veränderungen. Die Bewegung der Lithosphärenplatten hatte zur Folge, dass die Kontinente Südamerika und Australien wegdrifteten, während die Antarktis am Südpol verblieb. Während des Unter- und Mitteleozäns war die Antarktis noch von warmen Meeresströmungen umgeben. Mit der Abtrennung von Australien und Südamerika entstand im Unteroligozän der Zirkumpolarstrom, der Wasser vom Südatlantik, Indischen Ozean und Südpazifik aufnimmt und auf seinem Weg zur Antarktis allmählich abkühlt. Die warmen Meeresströme gelangten somit nicht mehr bis zur Antarktis. Eine weitere Folge für die globale Klimaveränderung ist die Entstehung der Psychrosphäre im Obereozän. Sie ist eine kalte bodennahe Wasserschicht, die sich in der Tiefsee durch die kalten Meeresströmungen bildet, weil kaltes und somit dichteres Wasser in die Tiefsee absinkt. Außerdem verschiebt sich das Sauerstoffisotopenverhältnis. Da sich an den Polen mehr kaltes, ¹⁶O angereichertes Wasser ansammelte, das leichter ist und vorzugsweise als Eis gebunden wird, entstanden die ersten Gletschermassen in der Antarktis. Der Zirkumpolarstrom führte zu einer Abkühlung der Antarktis, die die Ausbreitung der Eismassen in der Antarktis und danach auch auf der Nordhemisphäre in Form von Inlandeiskappen auslöste. Da sich die Eismassen in der Antarktis ausbreiteten, sank der Meeresspiegel im Mitteloligozän erheblich ab (STANLEY 2001).

Mit dem Aussterben der Dinosaurier an der Kreide/Tertiär-Grenze, aufgrund einer Klimaverschlechterung vor circa 65 Millionen Jahre, kam es zu einem Aufschwung in der Säugetierwelt. Die Kreide/Tertiär-Grenze ist durch das Chicxulub-Impaktereignis im Golf von Mexiko gekennzeichnet, welches unter anderem für eine folgende globale Klimaverschlechterung verantwortlich ist. Am Ende der Kreidezeit lebten bereits primitive Formen der Primaten, Insektivoren, Urraubtiere (Hyaenodonta) und Urhuftiere (Condylarthra). Zum einen kann der geringere Raubdruck, der von den Dinosauriern ausging als Grund für das

verstärkte Auftreten von Säugetieren im frühen Paläogen genannt werden. Zum anderen lässt die geringere Nahrungskonkurrenz eine stärkere Entwicklung und Verbreitung der Säugetiere zu. Mit dem Verschwinden der Dinosaurier erhalten die Säugetiere einen neuen Lebensraum. Außerdem können sie neue ökologische Nischen einnehmen (ZIEGLER 2008).

Am Anfang des Paläogens sind die vorzufindenden Säugetiere noch von einer relativ kleinen Körpergröße und erinnern an moderne Nagetiere (STANLEY 2001). Diesen Kleinformen war es während dem fast ganzen Mesozoikum möglich, neben den Dinosauriern als nachtaktive Omnivoren zu überleben (ZIEGLER 2008). Im frühen Paläogen gab es dem Anschein nach kein Säugetier, das größer als ein Hund war.

Die klimatisch günstigen Bedingungen im Unter- und Mitteleozän förderten die Entwicklung der Säugetiervielfalt explosionsartig. Vor allem die plazentalen Säugetiere hatten einen großen Artenzuwachs. Sie veränderten innerhalb weniger Millionen Jahre ihren Körperbau und brachten folglich neue Formen von Säugetieren hervor. Die Säugetiere lebten ab diesem Zeitpunkt nicht mehr ausschließlich nur an Land, sondern auch in der Luft und im Wasser. Sie entwickelten Anpassungen an das Leben im Wasser und sie schufen Entwicklungen zum Fliegen. Die Diversität kann man insbesondere anhand der formenreichen Fossilagerstätte von Messel erkennen. Eine große Diversität wurde vor allem bei den Urhuftieren (Condylarthra), die die ersten Vertreter der Ungulaten im Paläozän hervorbrachten, beobachtet. Die Mitglieder dieser Tiergruppe besitzen anstatt von Krallen meistens Hufe. Aus diesem Grund werden sie als Huftiere zusammengefasst. Die damals lebenden Huftiere waren fast nur Pflanzenfresser, und sie waren meist an eine schnelle Fortbewegung angepasst (ZIEGLER 2008). Im Allgemeinen neigten die Säugetiere im Paläozän dazu in der Fortbewegung und Ernährung Generalisten zu bleiben. Zum Beispiel besaßen bodenbewohnende Tiere einen eher primitiven Aufbau der Gliedmaßen (STANLEY 2001).

Die Huftiere waren ab dem Paläozän, außer in Australien, auf allen Kontinenten zu finden. Da Südamerika ab dem späten Paläozän von den restlichen Kontinenten getrennt war, entwickelten sich dort eigenständige Formen. Die südamerikanischen Formen waren beispielsweise die Notoungulaten oder die Litopterna. Bemerkenswert ist, dass es zu konvergenten Entwicklungen bei den Huftieren in Südamerika und der restlichen Welt kam. Diese Entwicklungserscheinungen können als Folge der ähnlichen Umweltbedingungen verstanden werden. Die Mitglieder der Paarhufer (Artiodactyla) und Unpaarhufer (Perissodactyla) waren die vorherrschenden Tiere im Alttertiär. Neben diesen beiden Ordnungen existierten auch noch Kleinformen wie die Dinocerata und die Pantodonta (ZIEGLER 2008).

Mit dem Ende des Paläozäns konnten schon erste Veränderungen in der Fauna der Säugetiere beobachtet werden, wie die Zunahme der Körpergröße bei den pflanzenfressenden Säugetieren. Die größten Tiere waren in etwa so groß wie eine Kuh. Des Weiteren kamen im Paläozän die ersten Vertreter der echten Carnivora auf, und es erschienen bis zum Ende des Paläozäns die ältesten Angehörigen der Pferde. Diese besaßen allerdings noch eine bescheidene Körpergröße. Aus der Kreidezeit stammten die Marsupialia, Multituberculata, Lipotyphla und Plazentalia, die im Paläozän lebten. Die Plazentalia und Marsupialia existieren auch heute noch (STANLEY 2001).

Im Untereozän konnten bereits große Veränderungen bei den Säugetieren beobachtet werden. Nennenswert ist, dass es in dieser Zeit schon die meisten modernen Gattungen, wie sie heute noch zu finden sind, gab. Das Unter- und Mitteleozän war eine Zeit der Entwicklung und Diversifikation für die Säugetiere. Vor allem die Huftiere erfuhren zu dieser Zeit einen besonderen Aufschwung. Die meisten Tiere gehörten dieser Gruppe an, und sie waren besonders formenreich. Außerdem konnte am Ende des Mitteleozäns eine Veränderung in der Ernährungsweise beobachtet werden. Die Kleinsäugetiere, die sich bislang omni- bzw. frugivor ernährten, wurden durch die größeren herbivoren Säugetiere, die sich vorwiegend von Laub ernährten, ersetzt (AGUSTÍ & ANTÓN 2002). Im Eozän geschah auch die Teilung dieser Großgruppe in die Paarhufer mit den Rindern, Antilopen, Schweinen, Schafen, Kamelen und Ziegen und in die Unpaarhufer, die die Nashörner, Tapire, Chalicotherien, Brontotherien und die modernen Pferde enthält.

Die ersten Vertreter der Chalicotherien sind auch ab dem Eozän aus den fossilen Lagerstätten bekannt. Die frühesten Tiere, der Gattung *Litholophus* stammen aus dem Untereozän von Asien. Die anderen eozänen Gattungen *Eomoropus* und *Grangeria* kommen im Mitteleozän von Asien und Nordamerika erstmals vor. Da *Eomoropus* und *Grangeria* in Asien und Nordamerika vorkommen, ist es wahrscheinlich, dass es über die bestehenden Landbrücken, die über die Bering-Straße verliefen, zu einem Faunenaustausch kam. Außerdem entstanden in dieser Zeit bedeutsame Braunkohlelager, die auf feucht-warme Bedingungen und große Niederschlagsmengen hindeuten (MAI 1995).

Während im Unter- und Mitteleozän der Großteil von Nordamerika und Eurasien von subtropischen Wäldern bedeckt war, breiteten sich im Oligozän Graslandschaften über den Kontinenten aus und die Wälder wurden allmählich zurückgedrängt (STANLEY 2001).

Während im Paläozän und im frühen Eozän die Säugetiere in ihrer Gestalt primitiv und in ihrer

Lebensweise unspezialisiert waren, fand man im späten Eozän bereits spezialisierte Tiere. Unter den Pflanzenfressern lebten kleine und große Tiere wie Paleotherien (Unpaarhufer) und zahlreiche Paarhufer nebeneinander, perfekt angepasst an die offenen Lebensräume im Obereozän (AGUSTÍ & ANTÓN 2002).

Am Ende des Eozäns wurde weltweit eine Abkühlungsphase beobachtet, die zahlreiche Faunen und Florenelemente zum Aussterben brachte. Am Meeresboden sowie an Land starben viele Arten aus. Als Grund für diese große Aussterbewelle, die auch „Grande Coupure“ genannt wird, ist die klimatisch bedingte Veränderung der Landflora zu erwähnen. Vermutlich spielte weniger die globale Abkühlung des Klimas eine Rolle, sondern die zunehmende Trockenheit.

Ein Faktor, der die globale Abkühlung verstärkt haben könnte, ist der Effekt von Wäldern, die Wärme und Feuchtigkeit zurückhalten. Allerdings bewirkte der Rückgang der Wälder nur eine Verstärkung der Abkühlung und der Aridität. Die Umstellung der Flora an Land hatte große Folgen für die auf Pflanzen angewiesenen Tiere. Vor allem blätterfressende Herbivoren und Klettertiere, waren durch die Klimaveränderung besonders bedroht. Obwohl in dieser Zeit zahlreiche Gattungen und Arten in Nordamerika und Europa erloschen, verschwanden nur wenige höhere Taxa (STANLEY 2001). Die eozänen Chalicotherien starben vermutlich noch vor dem Ende des Eozäns aus. Sie waren nicht an die neuen Umweltbedingungen, die vermehrt vorzufindenden offenen Habitate und Grasflächen, adaptiert (AGUSTÍ & ANTÓN 2002).

Während im Eozän von Nordamerika Durchschnittstemperaturen um die 25-30° Celsius herrschten, fielen die Temperaturen im Oligozän auf durchschnittliche 15°C herab (ZIEGLER 2008). Die Klimaentwicklung in Europa war zwar nicht so stark spürbar wie in Nordamerika, aber auch in Europa wurde das Klima im Laufe des Oligozäns immer kontinentaler. Des Weiteren wurde am Übergang vom Eozän ins Oligozän ein Rückgang des Meeresspiegels verzeichnet, was eine Folge der Bildung der antarktischen Eismassen ist. Durch das Sinken des Meeresspiegels wurden auch Meeresstraßen, wie die Turgai-Straße zwischen der Tethys und dem arktischen Polarmeer, geschlossen. Durch dieses Ereignis wurde eine Verbindung zwischen Europa und Asien geschaffen, die folglich Migrationsbewegungen von Asien nach Europa ermöglicht. Die folgende Einwanderungswelle von Nashörnern, Kleinsäugetern, Anthracotherien, Bärenhunden (Amphicyoniden) oder geweihlosen Urhirschen ist für die Entwicklung der tertiären Fauna in Europa von großer Bedeutung. Das Massenaussterben am Ende des Eozäns hatte einen bedeutenden Faunenwandel zur Folge. Eine große Umgestaltung fand bei den Unpaarhufern dieser Zeit statt. Die im Obereozän dominierende Gruppe der Paleotherien wurde

von den im frühen Oligozän einwandernden ersten echten, horntragenden Nashörnern abgelöst. Eine zweite wichtige Gruppe von Unpaarhufern, die erstmals nach der „Grande Coupure“ nach Europa kamen, waren die Chalicotherien.

Die fossilen Funde der eozänen Chalicotherien aus Nordamerika zeigen, dass diese Gattungen am Ende des Eozäns ausstarben. Erst gegen Ende des Oligozäns bzw. im frühen Miozän wanderten mit der Familie der Schizotheriinae die ersten Chalicotherien, nach dem Aussterben dieser Familie im späten Eozän, wieder nach Nordamerika ein. Die Schizotheriinae gelangten an der Wende des Oligozäns zum Miozän über die Bering Straße nach Nordamerika. Es waren die Gattungen *Moropus* und *Tylocephalonyx*, die im Laufe des Oligozäns und Miozäns über eine Landverbindung von Eurasien erneut nach Nordamerika gelangten.

Im Gegensatz zu Nordamerika, kann man in Eurasien eine gewisse Kontinuität in der Existenz von Chalicotherien erkennen. Die eozänen Vertreter dieser Familie starben zwar im Obereozän aufgrund der drastischen und schnell eintreffenden Klimaveränderungen während des „Grande Coupure“-Events aus, jedoch kann man die ersten post-eozänen Formen mit der Gattung *Schizotherium* bereits wieder im Unteroligozän bzw. im Mitteloligozän von Eurasien entdecken. Der erste Anhänger der Familie der Chalicotheriinae wird mit Beginn des Miozäns erstmals in den fossilen Sammlungen aus Afrika und Eurasien gefunden (COOMBS 1989).

Vermutlich gelangten auch die ersten Chalicotherien nach der „Grande Coupure“ durch diese Landverbindung im Laufe des Oligozäns nach Europa (ZIEGLER 2008). Bemerkenswert ist, dass im Oligozän das größte Säugetier, das *Paraceratherium* lebte. Es handelte sich um einen Unpaarhufer, der der Familie der Nashörner angehörte. Es wies eine Körperlänge von circa neun Metern und eine Schulterhöhe von sechs Metern auf. In Abhängigkeit von der Höhe des Meeresspiegels im Oligozän kann man Ähnlichkeiten in der Fauna von Eurasien und Nordamerika erkennen, die auf die Migrationsbewegungen zwischen Eurasien und Nordamerika, zurückgehen. Diese Faunenwanderungen konnten je nachdem, ob die Wanderwege überflutet waren oder trocken lagen, stattfinden (STANLEY 2001).

Das Eozän war eine bedeutende Periode für die Entwicklung der Säugetiere, auch wenn im Oligozän aufgrund der veränderten Klimaverhältnissen zahlreiche Säugetier-Familien aus dem Eozän erloschen, so dauerte die fortlaufende Anpassung der Säugetiere an ihre Umwelt im Oligozän weiterhin an. Bedeutsam in dieser Periode ist das Aussterben der Pferde in Eurasien, sie konnten aber in Nordamerika überleben. Wichtig war auch das Vorkommen von besonders großen Tieren, die den Nashörnern mit *Paraceratherium* entstammten oder auch den nashornverwandten Bronthotherien. In dieser Zeit wurden die Unpaarhufer erstmals zahlenmäßig

von den Paarhufern übertroffen. Vor allem die schweine- und hirschähnlichen Tiere verzeichneten einen großen Aufschwung. Sie wiesen im Oligozän eine große faunistische Vielfalt auf. Heute kann ein ähnliches Verhältnis zwischen den Unpaarhufern und Paarhufern erkannt werden, denn es gibt deutlich mehr Arten der Hirsche und Antilopen als es Vertreter der Pferde und Nashörner gibt. Eine weitere bedeutende Entwicklung konnte bei den Probosciden im Laufe des Oligozäns beobachtet werden. Sie erfahren eine große Verbreitung und sie werden größer. Außerdem entwickeln sie den charakteristischen Rüssel und Stoßzähne. Im Oligozän werden nicht nur die Elefanten und Unpaarhufer in beträchtlichem Ausmaß größer, sondern auch die Carnivoren nehmen an Körpergröße zu. Diese Raubtiere entwickeln ebenfalls Säbelzähne. Weitere höhere Formen von den Hunden, Katzen und Wieselarten entstanden in dieser Zeit. Beispielsweise brachten sie auch bärengleiche Tiere, die eigentlich mit Hunden verwandt waren, hervor (STANLEY 2001).

Das Oligozän bezeichnet den Zeitraum vor circa 34 bis 24 Millionen Jahren. In Bezug auf die klimatischen Bedingungen kann man am Anfang des Oligozäns von einem recht milden, gemäßigten bis warmgemäßigten Klima ausgehen. Im Vergleich zum Untereozän war diese Epoche deutlich kühler und vor allem trockener. Im weiteren Verlauf des Oligozäns herrschten warme, gemäßigte Regenklimate in Europa. Im Winter konnte es bereits etwas arider sein, folglich konnte auch eine Winterruhe in der Vegetation festgestellt werden. In den Sommermonaten wurde jedoch keine besondere Trockenheit verzeichnet. Die Jahresdurchschnittstemperatur lag in etwa bei 13-15°C, und sie blieb in Europa während des gesamten Oligozäns relativ konstant. Die Klimaanalysen deuten auf ein seltenes Eintreten von Frost und Schneefall hin. Die Existenz von Palmen zeigt, dass eine Temperatur von -15°C nicht überschritten wurde und es sich im Oberoligozän um ein recht humides und subtropisches Klima handelte (MAI 1995).

Nach der Regression der Weltmeere im Obereozän und im Unteroligozän durch die Eisbildung am antarktischen Pol, folgte im späteren Oligozän eine großflächige Überflutung (Transgression) von Europa. Als Grund für diesen Meeresspiegelanstieg können tektonische Prozesse in der Lithosphäre genannt werden. Aus dem Meer stammende Sedimente und Faunenelemente liefern heute den Nachweis, dass weite Gebiete von Europa mit Meer überflutet waren. Das Oligozän endet schlussendlich mit einer weltweiten Absenkung des Meeresspiegels (STANLEY 2001).

2.2 Neogene

Dieser Zeitraum beginnt vor circa 24 Millionen Jahren und dauert bis vor knapp zwei Millionen Jahren an. Das Neogen wird in das Miozän (vor ca. 24-5,3 Mio. J.), Pliozän (vor ca. 5,3-1,8 Mio. J.) und Pleistozän (vor ca. 1,8-0,01 Mio. J.) eingeteilt. Das Klima im Neogen weist beträchtliche Klimaschwankungen auf, die einen großen Einfluss auf die Fauna und Flora an Land und im Meer ausüben. Im Allgemeinen stellt dieser Zeitraum eine globale Abkühlungsphase dar. Ab dem mittleren Miozän kann eine Zunahme der Trockenheit und ein Absinken der Temperaturen beobachtet werden. Diese Klimabedingungen halten bis zum Ende des Neogens. Im Pliozän beginnt die jüngste Eiszeit vor circa 3,2 Millionen Jahren mit der Ausbreitung der Landeismassen auf der Nordhalbkugel. Diesen Kaltzeiten (Eiszeiten) folgen dann wieder Warmzeiten (Interglazialen). In den Eiszeiten nimmt die weltweite Vergletscherung zu, das heißt, die Inlandgletscher und die vereisten Polkappen wachsen. Diese Zeiten verzeichnen glaziale Minimal- und Maximalstände. In den Interglazialen (Zwischeneiszeiten) kommt es zum Rückzug der Gletscher, welche abschmelzen und somit auch das polare Eis schmilzt. Auch wenn die erste große Vereisungsphase im Pliozän beginnt, so ist das tatsächliche Eiszeitalter generell das Pleistozän. Über die glazialen Intervalle liefern die Foraminiferensedimente aus der Tiefsee Information. Wie bereits erwähnt wurde, kann anhand der Gehäuse der Foraminiferen das Verhältnis der Sauerstoffisotope $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ festgestellt werden. Falls in den Schalen der Foraminiferen vermehrt schwere ^{18}O -Isotope verzeichnet werden, deutet dies auf eine verstärkte Eisbildung an Land und im Meer hin. Da die ^{16}O -Isotope leichter sind, sind sie vermehrt im Eis gebunden. In den letzten 900.000 Jahren wurde neun Mal eine Zunahme der Vergletscherung und ein Abschmelzen der globalen Eismassen, festgestellt. Heute befinden wir uns in einem solchen Interglazial bzw. Warmzeit, in der die Gletscher sich zurückziehen und der Meeresspiegel als Folge davon steigt. Die Ursachen für die herrschenden Klimaverhältnisse sind bislang noch nicht vollständig geklärt. Als mögliche Faktoren für diese Klimaschwankungen kommen Veränderungen der Meeresströme, die Intensität der Sonneneinstrahlung und die Konzentration der Treibhausgase (z.B. Methan, Kohlendioxid) in Frage. Im Folgenden wird erneut auf diese Klimafaktoren eingegangen (STANLEY 2001).

Die Vegetation im Miozän von Europa deutet im Allgemeinen auf einen warmtemperierten und humiden Klimatyp hin. Generell wuchsen in diesem Zeitabschnitt viele immergrüne Pflanzen wie z.B. Palmen und Lorbeergewächse, aber es kamen auch schon laubabwerfende Bäume in der miozänen Flora vor, die auf ein kühleres Klima hinweisen. Die Winter waren zu dieser Zeit mild und die Sommer feucht und warm (ZIEGLER 2008). Jahresmitteltemperaturen zwischen 10-

18°C waren im Unter- und Mittelmiozän möglich (MAI 1995). Seit Beginn des Miozäns stiegen die Temperaturen bis in das mittlere Miozän an und die Ozean-Boden-Temperaturen erholten sich und stiegen von 4°C im Oberoligozän auf 8°C im Mittelmiozän an. Ein thermischer Höhepunkt wird im späten Unter- und frühen Mittelmiozän (vor ca. 18-13 Mio. J.) in den Temperaturkurven der Klimaanalysen verzeichnet. Dieses Temperaturmaximum wird „miozäne Erwärmung“ genannt. Nach diesem Maximum im Mittelmiozän sanken die Temperaturen stetig ab und die Trockenheit wurde ausgeprägter, sodass im Obermiozän mit gemäßigten Klimatypen gerechnet werden kann.

Während im Untermiozän vorwiegend warme, subtropische Klimaverhältnisse vorherrschten, war das Klima im Mittelmiozän durchschnittlich etwas weniger humid und etwas kühler. Im Mittelmiozän gestalteten geschlossene Wälder die Landschaft. Das Verschwinden der Palmen deutete auf tiefere Temperaturen im Winter hin. Die immergrünen, subtropischen Vegetationselemente wie Lorbeergewächse wurden von den laubwerfenden Pflanzen verdrängt. Je nach Fundort überwiegen Pflanzen aus Sumpfwäldern, aus Auwäldern, von Seeufern oder aus dem Hinterland (ZIEGLER 2008). Das Klima im Mittelmiozän ist nichtsdestotrotz immer noch warmgemäßigt und humid und es weist unterschiedliche Niederschlagsmengen auf. Hingegen gab es in dieser Epoche noch keine ausgesprochenen Trockenperioden zu verzeichnen, die ab dem Obermiozän immer häufiger auftreten (MAI 1995).

Im Obermiozän waren weite Gebiete Europas noch mit Wald bedeckt. Im Unterschied zu Europa kann in Nordamerika, Innerasien und Südosteuropa eine weitgehende Aridisierung mit der einhergehenden Ausbreitung von Graslandschaften beobachtet werden. Die Winter waren bereits deutlich kälter und von größerer Trockenheit geprägt. Einerseits können tektonische Vorgänge als Grund genannt werden, weshalb manche Regionen auf der Erde weniger Niederschläge hatten und deswegen Steppenlandschaften vermehrt vorzufinden waren. Andererseits begann die globale Abkühlung bereits im Unteroligozän, und erst im Obermiozän nahm diese Klimaentwicklung größere Dimensionen an und wirkte sich auf die damals lebende Flora und Fauna in beträchtlichem Maße aus (ZIEGLER 2008). Abschließend kann über das miozäne Klima gesagt werden, dass es von sehr wechselhaften Bedingungen geprägt war. Innerhalb eines Jahres wurden große Temperaturschwankungen mit Tieftemperaturen und stark variierende Niederschlagsmengen verzeichnet (MAI 1995). Die Auslöser für die globale Klimaverschlechterung, die ab dem Obermiozän stärker hervortrat, werden an späterer Stelle besprochen.

Aufgrund der weltweiten Klimaverschlechterung, die ihren Anfang im Oligozän nahm und durch das Miozän weiterhin andauerte, nahmen Steppenelemente wie krautige Pflanzen und Gräser zu. Forschungsergebnisse aus Nordamerika liefern Hinweise dafür, dass die Gräser bereits seit dem Unteroligozän, das heißt, vor circa 34 Millionen Jahren, in einer großen Vielfalt vorkamen, nur dass sie erst vor elf bis sieben Millionen Jahren ökologisch vorherrschend wurden (FRANZEN 2007). Die klimatischen Umstände waren verantwortlich, dass sich die Wälder progressiv aus den Landschaften des Neogens zurückzogen und die krautartigen Pflanzen und Gräser neue Lebensräume einnahmen (STANLEY 2001). Während am Ende des Miozäns noch ein Großteil der Fläche in Europa mit Wald bedeckt war, breiteten sich in Nordamerika, Asien und Südosteuropa die offenen Graslandschaften aus.

Das Ausmaß des Klimawandels war vor allem im Bereich südlich der Paratethys, der von Osteuropa bis nach Westasien verläuft, anhand abnehmender Niederschlagsmengen im Sommer und kühleren Wintern zu erkennen. Diese Region ist auch als „Greek-Iranian-Province“ (engl., kurz GRIP) bekannt. Diese Region war ein offenes Waldland und diente als Knotenpunkt der offenen Korridorgebiete, die sich von Nordwestafrika ostwärts nach Afghanistan, nördlich in den östlichen, mediterranen Raum oder nordöstlich nach China erstreckten. Die Fauna der GRIP ist der erste Nachweis von offenem Land, das von großen Säugetieren besiedelt wurde. Eine weitere Besonderheit dieser Fauna ist die große Diversität an Säugetieren mit Vertretern der Giraffidae, Hyainidae, Bovidae, Hominoidea, Chalicotheriidae und vielen anderen, die sich über Ostafrika und Südwestasien verteilten. Zudem unterschied sich die Zusammenstellung der vorzufindenden Tierwelt wesentlich von der Fauna der geschlossenen Waldhabitate in Zentral- und Westeuropa zu dieser Zeit. Die Zusammensetzung der Tiere erinnert mehr an die afrikanischen Savannen, deswegen wird jene auch oft als „Savannen-Mosaik“-Fauna bezeichnet, und es handelte sich wahrscheinlich mehr um eine offene Waldlandschaft, als um eine weitläufige Graslandschaft (AGUSTÍ & ANTÓN 2002).

Die steigende Zunahme der Angiospermen kann auf ihre breite ökologische Toleranz, ihre Lebensform und ihre effektive Verbreitungsstrategie zurückgeführt werden. Sie bevorzugten zumal offene Flächen, da ihre Blüten vom Wind bestäubt werden und ihre Samen auf die Art und Weise eine weite Verbreitung erfahren. Gräser sind aufgrund ihrer kompakten und robusten Bauweise mit ihrer geringen Transpirationsfläche gut vor Trockenheit geschützt. Der Einbau von Phytolithen in die Pflanzenstruktur ist eine Art Fraßschutz der Gräser. Außerdem erfüllt es eine Stützfunktion in der Pflanze. Eine weitere Anpassung der Gräser ist, dass sie auch wenn sie abgefressen werden, weiter wachsen können. Zudem bilden Gräser unterirdische Sprossen aus

denen neue Pflanzen wachsen können (ZIEGLER 2008).

Für die Säugetierentwicklung war das herrschende Klima zu Beginn des Miozäns bis ins mittlere Miozän optimal. Das Miozän ist sozusagen das goldene Zeitalter der Säugetiere. Die klimatisch vorteilhaften Bedingungen ließen viele Säugtiere am Anfang des Miozäns nach Europa einwandern. Unter ihnen waren, neben vielen Antilopen und Hirschen, auch die Chalicotherien. Durch diese Einwanderungswelle stiegen auch der Raubdruck und die Nahrungskonkurrenz. Die im miozänen Europa heimischen Anthracotherien, Tapire und geweihlosen Urhirsche erging es in dieser Zeit nicht gut und sie starben als Folge dieser neuen Einflüsse aus (ZIEGLER 2008). Die günstigen Klima- und die ausgeglichenen Umweltbedingungen im Unter- und Mittelmiozän lösten in der Tierwelt eine evolutive Radiation aus. Tiergruppen, wie die Paarhufer, Carnivoren, Nagetiere, Schlangen, Frösche und Singvögel entwickelten sich formenreich und vielfältig. Im Miozän entstanden alle modernen Säugetiergattungen, jedoch nahm diese große Vielfalt ab dem Miozän durch schwieriger werdende Lebensbedingungen progressiv ab (STANLEY 2001). Wie bereits weiter oben erwähnt, erreichten die Chalicotherien mit ihren Gattungen Schizotheriinae und Chalicotheriinae im Miozän ebenfalls ihre maximale Diversität und ihre größte geographische Verbreitung (SEMPREBON et al. 2011).

Von großer Bedeutung für die Säugetierfauna im Mittelmiozän ist die adaptive Radiation der Pflanzenfresser. Wie im Fall der Chalicotherien tendieren die Säugetiere dazu größer zu werden, eher hypsodonte Zähne zu bilden, und weisen eine Verlängerung der hinter Extremitäten auf. Die Tendenz größer zu werden korreliert mit der Verdauung, der wenig energiereichen Nahrung, die Pflanzenfresser zu sich nehmen. Der Metabolismus dieser zellulosereichen Nahrung benötigt einen längeren Verdauungstrakt, da das Aufspalten stufenweise und langsamer erfolgt. Ein weiteres Entwicklungsmerkmal, das durch die adaptive Radiation hervorging sind die hochkronigeren Zähne. Sie stellen eine Anpassung an die Aufnahme von Gras als Nahrung. Durch die verstärkte Abnutzung der Zähne aufgrund der stark abrasiven Grasnahrung, entwickeln die Säugetiere eine der Nahrung angepasste, resistente Bezahnung. Die im Laufe des Neogens weitverbreiteten Savannen und Waldlichtungen bestanden vorwiegend aus krautigen Pflanzen und Gräsern. Tiere mit hochkronigen Zähnen oder mit Zähnen, die ständig nachwachsen sind für die grasreiche Nahrung im Vorteil gegenüber Tiergruppen, die diese Anpassungen nicht aufweisen. Da die meisten Gräser sogenannte Phytolithe (Kalziumoxalatkristalle) enthalten, welche den Zahnschmelz beim Kauen stark beanspruchen

und ihn auf Dauer beschädigen, ist es vorteilhaft, wenn die Zähne nachwachsen (AGUSTÍ & ANTÓN 2002). Aus diesem Grund können sich Tiere, die den Paarhufern angehören, wie beispielsweise Antilopen, Hirsche oder Rinder sehr gut gegenüber den Unpaarhufern im Miozän behaupten, denn sie besitzen diese Eigenschaften. Andere Herbivoren, die mehr auf das Fressen von Blättern oder Früchten angewiesen waren und Gras aufgrund ihrer Zahnstruktur nicht verzehren konnten, werden im Neogen geringer. Dazu gehören vor allem die Unpaarhufer, und ab dem Miozän kann auch ein Rückgang bei den Pferden und Nashörnern verzeichnet werden. Die Paarhufer erfuhren im Verlauf des Miozäns eine sehr große Verbreitung. Vor allem die Rinder und Antilopen profitieren von der Ausbreitung der Steppenlandschaften. Sie waren nicht nur wegen ihren hypsodonten Zähne gut an die ökologischen Verhältnisse des Miozäns angepasst, sondern sie konnten sich auch schnell auf den großen, offenen Flächen fortbewegen, was im Falle eines Fluchtversuchs gegen Prädatoren eine überlebenswichtige Fähigkeit war. Besonders Tiere, die keinen sonderlich großen Körper oder „Verteidigungswaffen“ wie Hörner oder Stoßzähne besaßen, mussten rasch die Flucht ergreifen können. Die Fähigkeit schnell flüchten zu können, wird durch die Verlängerung der hinteren Gliedmaßen bewerkstelligt. Dieses Merkmal erfährt vor allem bei den vielen Paarhufern und Pferden eine starke Ausprägung. Neben diesen Vertretern erfuhren auch die Giraffen und Schweine im Mittelmiozän einen Aufschwung. Abgesehen von den Artiodactyla waren auch die Proboscidea im Miozän und Pliozän sehr erfolgreich (STANLEY 2001; ZIEGLER 2008).

Die Vielfalt der pflanzenfressenden Huftiere und die offenen Habitate begünstigten mit Sicherheit auch die fleischfressenden Raubtiere, die in einer Savanne bzw. Steppenlandschaft besser ihre Beute jagen konnten. In dieser Gruppe entstehen auch im Laufe des Neogens die modernen Erscheinungsformen (STANLEY 2001).

Von der Ausbreitung der Steppenlandschaften im Miozän profitieren vor allem die Antilopen, die Rinder und die Pferde. Letztere machten ihre Evolution in Nordamerika durch und sie gelangten über die Bering-Straße nach Eurasien. Zunächst waren die ursprünglichen Pferde kleinwüchsig und Laubäser. Da sie niederkrönige Zähne besaßen, konnten sie auch keine Gräser fressen und sie waren somit für die Verhältnisse in Asien nicht adaptiert. Im Laufe ihrer Evolution wurden diese Tiere größer und sie entwickelten längere distale Gliedmaßen. Zudem veränderten sie ihre Art der Fortbewegung. Sie bewegten sich nur mehr auf der dritten Phalange fort, die anderen Phalangen waren funktionslos und verschwanden später mit der Gattung *Equus*, die erst im

Quartär nach Eurasien gelangte, beinahe vollständig (ZIEGLER 2008). Durch das Gehen auf einer Phalange wurden die Pferde schneller und somit waren sie für die offenen Landschaften des Neogens gut angepasst. Zu Beginn des Neogens waren die Pferde noch phyllophag, aber mit der Einwanderungswelle der Hipparionen aus Nordamerika im späten Miozän kamen die ersten grasfressenden Pferde nach Eurasien. Die Grasfresser unter den Pferden entwickelten Kauflächen mit Zahnlamellen anstatt Zahnhöckern auf den Backenzähnen. Außerdem wurden ihre Zähne im Laufe der Evolution hochkronig (hypsodont) und sie verfügten auch über ein längeres Zahnwachstum, so dass die Zähne beim Kauen von harter bzw. stark abrasiver Nahrung noch lange funktionstüchtig blieben. FRANZEN (2007) erwähnt, dass Phytolithen schon aus Kophrolithen (fossile Kotballen) von Dinosauriern bekannt sind, was darauf hindeutet, dass bereits in der Kreidezeit Tiere Gräser verzehrten. Laut dem Autor besteht aufgrund dessen kein direkter Zusammenhang zwischen der Ausbreitung der Graslandschaften und der Tendenz der Hypsodontie.

Eine weitere Besonderheit stellt das Verdauungssystem der zellulosereichen Kost der Pferde dar. Bereits die Urpferde aus Messel zeigten Anpassungen an die Zelluloseverdauung. Da Pferde, wie alle anderen Säugetiere keine körpereigenen, zellulosespaltenden Enzyme besaßen, behelfen sich diese Tiere mit Symbionten, die diese Aufgabe für sie übernahmen. Diese Bakterien nisteten sich im Blinddarm der Pferde ein, wo sie die Verdauung der Zellulose übernahmen. Der Blinddarm ist, um diese Aufgabe erfüllen zu können, bei den Pferden vergrößert. Pferde sind aus diesem Grund sogenannte Blinddarmfermentierer. Interessant ist, dass diese Anpassung an zellulosehaltige Nahrung bereits bei den laubäsenden Urpferden von Messel entdeckt wurde. Somit ist diese Entwicklung nicht erst während des Miozäns durch die Verbreitung der Steppen abgelaufen, sondern schon vor 47 Millionen Jahren (FRANZEN 2007). Die Gesamtheit dieser Adaptionen ermöglichte den Pferden das Überleben in der Zeit als die Steppenlandschaften zu den vorherrschenden Vegetationselementen wurden.

Die weiter oben genannten Entwicklungstendenzen der Säugetierfauna, entwickelten sich auch bei Chalicotherien. Die Tiergruppe erfuhr ebenfalls eine adaptive Radiation. Die Anpassungen der Zahnkronenhöhe an die abrasivere Grasnahrung und die Zunahme der Körpergröße sind Entwicklungstendenzen, wie sie bei den Chalicotherien beobachtbar sind. Die Chalicotherien generell, aber vor allem die Mitglieder der Schizotheriinae entwickeln im Verlauf des Neogens hochkronigere Zähne. Es sind auch die Vertreter der Familie Schizotheriinae, die die evolutiven

Anpassungen der längeren Hinterbeine aufweisen. Wie bereits an früherer Stelle genannt wurde, zeigen Untersuchungen des Zahnschmelzes, dass der Verzehr von Gras bei den Chalicotherien nicht gänzlich ausgeschlossen werden kann (SEMPREBON et al. 2011). Auf die adaptive Radiation in dieser Tiergruppe und die Ernährungsweise der Chalicotherien werde ich im Späteren noch zu sprechen kommen.

Vor etwa sieben bis sechs Millionen Jahren kam es unter den Säugetieren von Nordamerika zum größten Aussterben seit dem „Grande Coupure“-Ereignis am Ende des Eozäns. Während in Asien eine ähnliche Aussterbewelle beobachtet wurde, trifft es die Säugetierfauna in Europa weniger stark.

Diesem Massenaussterben im Obermiozän fielen vor allem große, herbivore Säugetiere zum Opfer. Offensichtlich sind nicht nur Tiere gestorben, die andere Pflanzen bzw. Pflanzenteile als Gras zu sich nahmen, sondern auch zahlreiche grasfressende Tiere mit hochkronigen Backenzähnen. Das Aussterben vieler Tiere ist auf die globale Temperaturabnahme und die damit einhergehende verstärkte Aridität zurückzuführen. Folgen der Klimaverschlechterung sind die Ausbreitung von Graslandschaften und das Zurückdrängen der Wälder. Durch Isotopenuntersuchungen an Zähnen von Herbivoren konnte man erkennen, dass es im Zeitraum von circa vor 7-6 Millionen Jahren zu einer Verschiebung der Grasflora kam. Die Veränderung betraf die C₄-Gräser, die die C₃-Gräser verdrängten. Die C₃- und C₄-Pflanzen verwenden bei der Photosynthese Kohlendioxid aus der Atmosphäre. Die Ursachen warum im Obermiozän die C₄-Gräser in diesem Ausmaß gegenüber den C₃-Gräser vorherrschend waren, sind bislang noch nicht gänzlich geklärt. Man vermutet, dass eine CO₂-Abnahme in der Atmosphäre ein Grund für das große Aufkommen dieser Pflanzen sein könnte. Da C₄-Pflanzen im Gegensatz zu C₃-Pflanzen, auch bei einer geringen CO₂-Konzentration und bei trockenen Bedingungen wachsen können, wird eine solche Umweltveränderung vermutet (STANLEY 2001).

Im unteren Pliozän herrschen auf der Nordhalbkugel noch warme Klimaverhältnisse. Die Fauna und Flora zeugte zu Beginn des Pliozäns von einem mehr ausgeglichenen Klima als heute. Dies änderte sich dann allerdings im mittleren Pliozän, als es verstärkt zur Bildung von Eismassen kam und die heutige Eiszeit begann. Dieser Zeitabschnitt ist durch ein deutlich kühleres und trockeneres Klima gekennzeichnet. Am Ende des Pliozäns herrschte eine Ozean-Boden-Temperatur von 1,5°C. Diese niedrige Temperatur könnte mit der Nordpolvereisung, die zu diesem Zeitpunkt begann, korrelieren (MAI 1995). Im Pleistozän nahmen die Temperaturen

weiter ab und die weltweite Vereisung nahm größere Dimensionen an. In diesem Zeitraum sinkt der Meeresspiegel stark ab, weil sehr viel Wasser in Form von Eis an Land in Form von Gletschern gebunden war. In den Warmzeiten (Interglazialen) herrschte ein gemäßigt warmes Klima, in denen über Grönland und der Antarktis Eis lag. In den kälteren Zeitabschnitten (Eiszeiten bzw. Kaltzeiten) breiteten sich die Gletscher über Nordeuropa, Nordamerika und Teilen Südamerikas aus. Auch viele, kleinflächigere Vereisungen in den Gebirgen kamen hinzu (STANLEY 2001).

Die von der Nordhalbkugel ausgehende Vereisung ermöglicht der Fauna und Flora ein Ausweichen nach Süden. Durch die Regression der Meere in den Eiszeiten wurden wichtige Wanderungswege trocken gelegt und die Tiere konnten in neue Gebiete vorrücken um der Vergletscherung zu entkommen. Da sich die großen Gebirgszüge, die im Neogen entstanden, wie beispielsweise die Rocky Mountains oder die Sierra Nevada in Nordamerika, von Norden nach Süden erstrecken, stellten diese Gebirgsketten keine Barrieren für die Abwanderung der Faunenelemente in die günstigeren Klimate Südamerikas dar. Viele Tiere wanderten über eine Landenge bei Panama, die sich im Pliozän gebildet hatte, von Nord- nach Südamerika. Dies betraf vor allem Tapire, Nashörner, Elefanten, Hirsche, Schweine, Kamele, Bären, Hunde, Waschbären, Katzen, Stinktiere, Kaninchen und Ratten. Das umgekehrte Phänomen, dass auch Tiere aus Südamerika nach Nordamerika gelangten, traf auch ein aber es handelte sich hierbei nicht um viele Tiere (Affen, Ameisenbären, Opossums).

Weitere Faunenwanderungen erfolgten über die Bering-Straße zwischen Asien und Nordamerika. Außerdem kam es zu einem Faunenaustausch zwischen Afrika und Eurasien. Allerdings konnten sich weniger Arten von Eurasien nach Afrika retten, da die Alpen und andere von Westen nach Osten verlaufenden Gebirgszüge, den Faunenwanderungen und Florenelementen den Weg nach Süden versperrten (STANLEY 2001).

In Nordamerika sind nach dem frühen Mittelmiozän die Chalicotherien der Unterfamilie Schizotheriinae äußerst selten und es ist unklar, ob *Moropus* und *Tylocephalonix* das frühe Mittelmiozän überlebten. Vermutungen, die das Aufkommen von Riesenfaultieren, die eine ähnliche Lebensweise und ähnliche ökologische Ansprüche an ihre Umwelt hatten wie Chalicotherien, als Grund für das Aussterben von Chalicotherien ansehen, werden von COOMBS (1998) abgelehnt. Die Riesenfaultiere wanderten erst vor 7-6 Millionen Jahren nach Nordamerika ein. Da die Chalicotherien bis zu diesem Zeitpunkt mit ziemlicher Sicherheit bereits ausgestorben waren, ist es unwahrscheinlich, dass diese Tiergruppe die Schizotheriinae

verdrängten. Nach dem Obermiozän lebten keine Chalicotherien in Europa weiter. Nur Tiere der Gattung *Anisodon* konnten in Asien bis zum Pleistozän fortleben.

Die letzten Vertreter der Schizotheriinae stammen aus dem späten Pliozän und frühen Pleistozän (vor ca. 6,1-1,7 Mio. J.) von Ost- und Südafrika (GUÉRIN & PICKFORD 2004). Vor circa zwei Millionen Jahren lebte dort die letzte Art *Ancylotherium hennigi* (COOMBS 1989). Die letzten Vertreter der Chalicotheriinae gehörten ursprünglich der Gattung *Hesperotherium* und *Nestoritherium* an, allerdings stellen ANQUETIN et al. (2007), die Gattung *Nestoritherium* unter die Gattung *Anisodon*. Wie bereits aufgezeigt wurde, stellt *Hesperotherium* eine der letzten Gattungen von Chalicotheriinae dar, die im späten Pliozän bis mittleren Pleistozän von China existierten (QIU 2002; SEMPREBON et al. 2011). Die Gattung *Anisodon* konnte man in Indien (Siwalik) mit *Anisodon sivalense* finden, sie stammten ebenfalls aus dem späten Pliozän bzw. dem frühen Pleistozän. Unsere frühen Vorfahren im Plio- und Pleistozän hatten vermutlich noch die Möglichkeit die Chalicotherien in Afrika und Asien zu erleben. Die ältesten Hominiden stellt vermutlich die Gattung *Sahelanthropus* aus Zentralafrika dar, die vor etwa sieben Millionen Jahren lebte. Die Menschenaffen, der Gattung *Australopithecus* traten vor circa vier Millionen Jahren auf und lebten bis vor 2,3 Millionen Jahren. Aus dieser Hominiden-Gattung entwickelten sich zwischen 2,5 und zwei Millionen Jahren die Frühmenschen der Gattung *Homo* (COOMBS 1989; STANLEY 2001; QIU 2002; ANQUETIN et al. 2007; ZIEGLER 2008).

Wie zahlreiche andere Säugetiere waren die Chalicotherien aufgrund der weltweiten Klimaabkühlung, der zunehmenden Trockenheit und ökologischen Problemen wie die Ausbreitung von Grasflächen, der Rückgang der Wälder und mit der damit verbundenen Ernährungsproblematik konfrontiert. Das Austrocknen von Wasserlöchern und Seen könnte ein weiterer Grund für die problematischen Lebensumstände der Chalicotherien im späten Neogen sein. Die niederkronigen Zähne und die Wasserabhängigkeit waren mit Sicherheit Faktoren, die das Überleben der Chalicotherien, nach dem Verschwinden der Bäume und dem Fehlen von Wasserquellen, erschwerten. Die genannten Umweltbedingungen erklären vermutlich auch weshalb Chalicotherien ab dem Obermiozän seltene Faunenelemente mit einer geringeren Diversität sind, als zu ihrem evolutiven Höhepunkt im Mittelmiozän (SEMPREBON et al. 2011).

Es kann zudem angenommen werden, dass die starken, saisonalen Schwankungen des Klimas das Überleben der Chalicotherien stark beeinträchtigt haben. Die starke Abkühlung ab dem

Obermiozän war, wie wir bereits besprochen haben, ein lebensfeindlicher Faktor für diese großen Pflanzenfresser. Abgesehen von einer starken, globalen Temperaturabnahme mit mehreren, starken Abkühlungsphasen verzeichnen die neogenen Klimate auf der Nordhalbkugel verschiedene periodische und rasch eintreffende Fluktuationen, die sich auch in der Vegetation zeigten. Der Effekt jener Temperaturfluktuationen hing zudem vom geographischen Breitengrad ab. In höheren Breiten waren diese deutlicher zu erkennen, als in niedrigen und mittleren Breiten. Die Temperaturkurven von Europa und Nordamerika zeigen, dass die Temperaturschwankungen in diesen geographischen Breiten besonders ausgeprägt waren. MAI (1995) bezeichnet diese wechselhaften Klimaverhältnisse als „rhythmisch-zyklischen Klimawechsel“. Vermutlich waren es auch die im Mittelmiozän schnellen Temperatur- und Niederschlagsschwankungen im Jahresverlauf, die das Überleben für *Anisodon grande* erschwerten (NAGEL, pers. komm.).

Für ihr Ableben im frühen Pleistozän in Afrika und Asien sind mit Sicherheit auch größere Nahrungskonkurrenten wie die großen Giraffen und die großen Boviden, die an eine höher gelegene Vegetation herankommen, verantwortlich. Neben diesen großen Herbivoren erscheinen im Obermiozän auch Großformen der Carnivoren wie die Machairodontinen. Weitere gefährliche Prädatoren waren die großen Hyänen der Gattung *Percrocuta*, die vielleicht Jagd auf die Chalicotherien machten (ZAPFE 1979). Durch die erhöhte Nahrungskonkurrenz und den existierenden Raubdruck änderten sich die Lebensumstände der plumpen und schwerfälligen Chalicotherien drastisch innerhalb kürzester Zeit. Im Verlauf des Mittelmiozäns entstand als Konsequenz von Radiation eine große Variabilität innerhalb der Säugetiere. Diese Entwicklungswelle betraf auch die Chalicotherien. Allerdings diversifizierte sich nicht nur die Gruppe der Chalicotherien, sondern auch andere Säugetiergruppen. Als Folge der adaptiven Radiation erhöhten sich die Nahrungskonkurrenz und der Selektionsdruck (Fressfeinde) innerhalb der Säugetierwelt. Variabilität und Selektion haben zur Folge, dass nur die Arten bzw. Organismen überleben können, die an ihre Umwelt angepasst sind. Wenn Individuen oder Arten auf eine Veränderung in ihrer Umwelt sehr empfindlich reagieren, so handelt es sich um spezialisierte Tiere. Ihre Spezialisierung ist umso größer, je geringer ihre Ressourcen sind, um sich den ändernden Umweltbedingungen anzupassen. In der Evolution verläuft der Trend einer geringen Spezialisierung, das sind die sogenannten Generalisten, in Richtung sehr stark spezialisierter Typen. Die Chalicotherien stellen mit ihrer Körpermorphologie und ihrem Verhalten eine sehr spezialisierte Tiergruppe dar, allerdings waren sie gegenüber anderen Tiergruppen eine zu wenig gut adaptierte Evolutionslinie. Die im Pleistozän von China

herrschenden Umweltverhältnisse entzogen diesen hochspezialisierten Herbivoren, die Möglichkeit zu überleben. Die große Diversität der Säugetierfauna wurde somit auf sehr wenige spezialisierte Tiergruppen reduziert, wie z.B. die Giraffiden, die Equiden und die Probosciden. (ZIEGLER 1980).

2.3 Ursachen für den Klimawandel

Im Folgenden wird versucht auf die Ursachen für die globale Abkühlung und die steigende Trockenheit im Neogen einzugehen.

Viele verschiedene Faktoren waren an der Klimaverschlechterung beteiligt und es handelt sich um einen sehr komplexen Prozess, der bis heute noch nicht vollständig geklärt ist. Zunächst wird auf die Situation der Weltmeere eingegangen. Wie bereits erwähnt wurde, wird die klimatische Isolierung der Antarktis als eine der Hauptursachen angesehen. Zu diesem Zeitpunkt bewegten sich die Kontinente Australien und Südamerika von der Antarktis weg und als Folge entstand der zirkumpolare Meeresstrom. Im Weiteren begann vor 40 Millionen Jahren die erste Bildung von Eis auf der Antarktis (BAHLBURG & BREITKREUZ 2008)

Im Neogen gelangten von der mit Eis bedeckten Antarktis vermehrt kühle Meeresströmungen in die nördlichen Breitengrade. Diese polaren Meeresströmungen sorgten für eine starke Abkühlung der weltweiten Ozeane. Die von der Antarktis ausgehenden kalten Luftströme sorgten zudem für eine kühlere Atmosphäre. In der Eiszeit war fast der ganze Kontinent mit einem Eisschild bedeckt und Eismassen türmten sich im Inneren bis zu 4000 Meter hoch auf. Heute findet man an der Antarktis noch weitaus größere Eismassen vor. Durch die kälteren Meere verdunstete zudem weniger Wasser, was sich folglich in den geringeren Niederschlagsmengen zeigte.

Um ein Verständnis für den maßgeblichen Einfluss der Meeresströmungen auf das Klima zu erhalten, ist es wichtig folgenden Prozess zu erklären: Im nördlichen Atlantik sinkt schweres, stark salzhaltiges Oberflächenwasser infolge der Abkühlung durch kühle Winde ab. Durch das Absinken von stark salzhaltigem Oberflächenwasser im nördlichen Atlantik wird warmes Wasser aus dem Atlantik angezogen und ist der Motor für den Golfstrom. Dieser Mechanismus sorgt für günstige Klimabedingungen in Europa, da warmes Wasser bis vor die Küste Großbritanniens gelangt.

Der Einfluss dieser Warmwasserströme auf unser Klima wurde auch am Ende der letzten Eiszeit mit den Kälteeinbrüchen der Dryas-Zeiten ersichtlich, als Schmelzwasser in das atlantische Meer mündete und das salzhaltige Oberflächenwasser verdünnte, welches im Weiteren nicht schwer

genug war um abzusinken. Die Unterbrechung des Warmwasserstroms des Atlantiks resultierte in einem Kälteeinbruch (THOME 1998).

Die Auswirkungen der Warmwasserströme auf unser Klima zeigten sich auch am Ende des Mittelmiozäns, als der Meeresspiegel um circa 120 Meter sank und viele Landverbindungen durch den geringen Wasserstand freigelegt wurden. Die vor etwa 4,2 bis 2,4 Millionen Jahren entstandene Landenge bei Panama und die Auffaltung des marinen Island-Färöer-Rückens, haben die Abkühlung der Nordhalbkugel insofern verstärkt, da nun die warmen Meeresströmungen in die kühleren, polnahen Bereiche des Atlantiks gelangten. Durch die Warmwasserströme gelangte Feuchtigkeit in die polnahen Gebiete, was eine Voraussetzung für die Entstehung der Polkappen war (BAHLBURG & BREITKREUZ 2008). Außerdem besitzen offene Festlandflächen im Gegensatz zum Meer nicht die Eigenschaft viel Wärme zu speichern. Die Vergrößerung der Landfläche bewirkt somit auch eine Reduktion der Wärmekapazität des Meeres und die raschere Abkühlung (THOME 1998).

Eine wesentliche Komponente, die zur Abkühlung des Klimas im Neogen beitrug, war die Entstehung großer Gebirge durch plattentektonische Vorgänge, wie die Heraushebung der Rocky Mountains oder der Sierra Nevada in Nordamerika. Auch die Heraushebung des Himalayas und die Bildung der Alpen wirkten sich auf das Klima aus. Diese großen Gebirgsketten stellten vor allem Hindernisse für die Niederschläge dar. Ihre Entstehung verstärkte folglich die Aridität in bestimmten Gebieten. Mit dem Aufstieg der Sierra Nevada im Westen der USA am Ende des Miozäns entstand ein Regenschatten im Gebiet der Basin-and-Range-Provinz, dieses Gebiet war im Miozän Regenwald und heute ist es eine Wüste. Ähnliche Beobachtungen konnten nach der Herausbildung der kenianischen und äthiopischen Hochländer in Ostafrika beobachtet werden. Riftvorgänge führten zu einer Aufwölbung dieses Gebietes, welches feuchte Winde des Südatlantiks abfängt. Seit dem Beginn der Auffaltung im Untermiozän sind große Bereiche Ostafrikas im Regenschatten dieses Gebirgszuges (STANLEY 2001).

Außerdem führt die Auffaltung von Gebirgen generell zur Abkühlung, weil Meeresgebiete zu Festland werden. Wenn zudem große Flächen über die Schneegrenze reichen, ist das Absinken der globalen Temperaturen noch stärker. Auf diese Faktoren weist THOME (1998) hin, weil sie bereits mehrmals im Verlauf der Erdgeschichte beobachtet wurden. Der karbonischen Faltung mit der Entstehung des variskischen Gebirges folgte die permokarbonische Eiszeit (vor ca. 32 Mio. J.) und nach der alpidischen Faltung am Ende des Tertiärs bildeten sich die heutigen Gebirgsketten (Alpen, Himalaya, Karpaten, Pyrenäen, Atlas, Balkan, usw.) und es folgte das

jetzige Eiszeitalter. Der Autor deutet darauf hin, dass das Aufsteigen eines Hochgebirges den Kohlendioxidgehalt in der Luft minimiert und somit der Treibhauseffekt reduziert wird. Dies erklärt sich so, dass bei der Hebung von großen Gebieten kristalline Gesteine vorzufinden sind, die wenn sie verwittern der Atmosphäre viel Kohlensäure entziehen. Mit der Entstehung der Gebirge im Neogen nahm der Kohlendioxidgehalt in der Luft ab und somit auch der Treibhauseffekt. Die Gebirgsentwicklung bewirkt aus diesem Grund auch eine Abkühlung. Da kaltes Wasser mehr CO₂ aufnehmen kann als warmes Meereswasser, ist es verständlich, dass während der Abkühlung im Neogen weniger CO₂ in der Luft ist, weil jenes im kalten Wasser gebunden ist. Der Gehalt des Treibhausgases Kohlendioxid in der Atmosphäre korreliert mit der globalen Abkühlung bzw. Erwärmung. THOME (1998) hebt hervor, dass eine geringe Kohlendioxid-Konzentration in der Atmosphäre in Anbetracht dieser Tatsache nicht eine Ursache, sondern eine Folge der Abkühlung der Ozeane ist (THOME 1998; FAUPL 2003).

Laut STANLEY (2001) deuten Indizien, wie das verstärkte Aufkommen von C₄-Pflanzen, auf die Möglichkeit hin, dass es im Neogen zu einer Abnahme des Kohlendioxids kam. Allerdings gibt es noch keine sicheren Hinweise für eine Abnahme der CO₂-Konzentration in der Atmosphäre, die vor drei bis vier Millionen Jahren das Eiszeitalter ausgelöst haben könnte.

Wie bereits erwähnt wurde, waren plattentektonische Prozesse auch an der Klimaverschlechterung im Neogen beteiligt. Aus diesem Grund spielt auch die Vulkanaktivität eine zentrale Rolle. Bei einer Eruption gelangen sehr viele Staubteile in die Atmosphäre, die die Sonnenstrahlen reflektieren. Es wird vermutet, dass im Pleistozän nach zahlreichen Vulkanausbrüchen die globale Temperatur sank.

Ein weiterer Klimafaktor ist die Sonneneinstrahlung, die einen großen Einfluss auf das Klima und die Vereisung auf der Erde hat. Für Schwankungen in der Intensität der Sonneneinstrahlung sind neben Faktoren der Atmosphäre auch die Erdbahnelemente, das heißt, andere Planeten, verantwortlich. Nach Milankovich sind folgende drei Zyklen für das Klima auf der Erde zu berücksichtigen: Der Neigungswinkel der Erdrotationsachse, die Exzentrizität (Maß für die Abweichung der Erdumlaufbahn) und die Präzession der Erdrotationsachse (BAHLBURG & BREITKREUZ 2008). Somit können auch Änderungen der Erdbahnelemente Temperaturschwankungen auf der Erde hervorrufen (THOME 1998).

Wie bereits erwähnt wurde, verstärkt auch das seltenere Vorkommen von Wäldern, die weltweite Abkühlung und Aridität. Wälder weisen zwar eine geringe Rückstrahlung des Sonnenlichts

(Albedo) auf, aber sie speichern auch Feuchtigkeit und Wärme. Da Wälder immer seltener auftreten, erfolgt diese Speicherung nicht mehr.

Ein weiteres Beispiel für einen Albedo-Effekt ist die positive Rückkopplung während der globalen Klimaverschlechterung durch die sich ausbreitenden Eis- und Schneemassen. Gletscher besitzen eine hohe Albedo, das heißt, sie besitzen die Fähigkeit die Sonnenstrahlen zu reflektieren. Im Gegensatz zu den Ozeanen, die die Sonnenwärme aufnehmen und speichern, reflektieren Eis und Schnee die Sonnenstrahlen. Da trocken fallende Schelfflächen und Landbrücken (z.B. Bildung des Isthmus bei Panama im Pliozän) und der sinkende Meeresspiegel unter anderem die Folgen der polaren Eisbildung sind, vergrößert sich die Landmasse immer mehr und die Fläche der Weltmeere wird fortlaufend geringer. Mit der Reduktion der Meeresoberfläche einhergehend vermindert sich auch die Wärmespeicherung der Sonnenenergie. Aus diesem Grund verstärkt der größere Albedo-Effekt die Abkühlung der Atmosphäre und man spricht in diesem Zusammenhang auch von einem positiven Rückkopplungseffekt (BAHLBURG & BREITKREUZ 2008).

Epoche		Europäische Säugetier Megazonen	MN-Zonen
Pliozän	Oberpliozän	Villanyien/Villafranchien (3,4-1,8)	MN 17
			MN 16
	Unterpliozän	Ruscinien (4,9-3,4 Mio. J.)	MN 15
			MN 14
Miozän	Obermiozän	Turolien (8,7-4,9 Mio. J.)	MN 13
			MN 12
			MN 11
		Vallesien (11,1-8,7 Mio. J.)	MN 10
			MN 9
	Mittelmiozän	Astracien (15,0-11,1 Mio. J.)	MN 8 MN 7
			MN 6
		Orleanien (20,5-15,0 Mio. J.)	MN 5
			MN 4
			MN 3
	Untermiozän	Agenien (23,8-20,5 Mio. J.)	MN 2
			MN 1

Tab. 1: Europäische Säugetierzonen: Megazonen und MN-Zonen (MAI 1995; STEININGER 1999)

Epoche	MN-Zone	Alter	Referenzlokalität
Obermiozän	MN 13	6,6-4,9 Mio. J.	El Arquillo 1 (Spanien)
	MN 12	8,0-6,6 Mio. J.	Los Mansuetos (Spanien)
	MN 11	8,7-8,0 Mio. J.	Crevillente 2 (Spanien)
	MN 10	9,7-8,7 Mio. J.	Masia del Barbo (Spanien)
	MN 9	11,1-9,7 Mio. J.	Can Llobateres (Spanien)
Mittelmiozän	MN 8 MN 7	13,5-11,1 Mio. J.	La Grive (Frankreich)
	MN 6	15,0-13,5 Mio. J.	Sansan (Frankreich)
	MN 5	17,0-15,0 Mio. J.	Pontlevoy (Frankreich)
	MN 4	18,0-17,0 Mio. J.	La Romieu (Frankreich)
	MN 3	20,5-18,0 Mio. J.	Wintershof-West (Deutschland)
Untermiozän	MN 2	22,5-20,5 Mio. J.	Montaigu (Frankreich)
	MN 1	23,8-22,5 Mio. J.	Paulhiac (Frankreich)

Tab. 2: Europäische Säugetierzonen des Miozäns (STEININGER 1999).

3. Entwicklungstendenzen

Weiter oben wurde die Tendenz der stammesgeschichtlichen Größenzunahme in der Säugetierevolution bereits besprochen und das trifft auch auf die Evolution der Chalicotherien zu, die im Verlauf des Miozäns ihre Körpergröße stark optimierten. Während die frühen eozänen Chalicotherien schaf- bis tapirgroß (z.B. *Eomoropus* und *Litholophus*) werden konnten, entwickelten die post-eozänen Formen bis zu pferdegroße Tiere. *Schizotherium* aus dem Oligozän war zwar noch von kleiner Größe, aber im Mittel- und Obermiozän erreichten manche Vertreter der Chalicotherien sogar die stattliche Größe eines Hauspferdes von etwa zwei Meter bis zum Widerrist (= Übergang der Schultern/Rücken zum Hals) (OSBORN 1913; HEISSIG 1999).

An früherer Stelle erwähnte man bereits, dass *Anclyotherium pentelicum* (Obermiozän) und *Anisodon grande* (Mittelmiozän) die größten Vertreter unter den Chalicotherien darstellen, die bis heute bekannt sind. Selbst die späteren Vertreter der Schizotheriinae wie z.B. *Ancylotherium hennigi*, der bis ins frühe Pleistozän in Afrika überleben konnte, war etwas kleiner als *Ancylotherium pentelicum*. Im Falle der Chalicotheriinae konnte auch innerhalb der weiter entwickelten Arten beobachtet werden, wie z.B. bei *Anisodon wuduensis* aus dem Obermiozän von China oder *Anisodon sivalense* aus Indien und *Hesperotherium sinense* aus dem Plio-Pleistozän von China, dass sie etwas kleiner waren als *Anisodon grande* (KHAN et al. 2009). Auch die am weitesten fortgeschrittene, obermiozäne Art von *Chalicotherium*, *Chalicotherium goldfussi* war nicht größer als *Anisodon grande* (QIU 2002; COOMBS 2009). Mit Hilfe der Körpergröße kann man erkennen, dass die Lebensbedingungen im Mittelmiozän besonders günstig für die Säugetierentwicklung waren und, dass sich die Umwelt für die Chalicotheriidae ab dem Obermiozän verschlechterte. Die Umweltentwicklung spiegelt sich somit in der Konstruktion des Körpers wider (FRANZEN 2007).

Die quadrupeden Schizotheriinae, die nur etwas längere Vorderextremitäten im Vergleich zu den Hinterextremitäten aufwiesen und retraktile Krallen besaßen, bevorzugten im Allgemeinen eher offene, savannenähnliche Landschaften als Lebensraum. Aus diesem Grund ist anzunehmen, dass die Schizotheriinae sich schneller fortbewegen konnten als die Chalicotheriinae, die vorwiegend in geschlossenen Wäldern lebten. Zudem lässt ein offenes Terrain eher eine schnelle Fortbewegung zu, als ein geschlossenes, und die Entwicklung einer schnellen Fortbewegung ist auf offenen Flächen sinnvoller als in dichten Wäldern (FRANZEN 2007). Die Chalicotheriinae

bewegten sich gorillaähnlich fort und sie wirken in ihrem Habitus äußerst plump und schwerfällig. Aus diesem Grund ist eine schnelle Fortbewegung nur schwer vorstellbar. Vermutlich werden diese Tiere aufgrund ihrer Körpermorphologie in Bezug auf ihre Geschwindigkeit unterschätzt, wie dies auch bei Gorillas der Fall ist. Es ist anzunehmen, dass alle Chalicotherien wahrscheinlich um einiges schneller waren, als es unsere Vorstellungskraft bei der Betrachtung ihrer Gestalt erlaubt (NAGEL, pers. komm.).

Die Umwelt stellt die Lebensräume für Tiere zur Verfügung und jeder Wandel in den äußeren Faktoren wie z.B. das Klima wirkt sich auf die Lebensräume aus, und die Tierwelt muss sich an diese Veränderungen adaptieren. Aus diesem Grund bewohnen nicht alle Tiere dieselben Lebensräume. Der Mechanismus der adaptiven Radiation zielt durch die Variabilität der Organismen auf die Besetzung aller Lebensräume ab (ZIEGLER 1980). Die Wechselbeziehung von Umwelt und Körper untersuchte auch DENG (2009), indem er das Körpergewicht der Säugetierfauna und deren Verteilung in Bezug auf das Klima und der daraus resultierenden Landschaftsformen interpretierte.

Die Untersuchungen von DENG (2009) bestätigen, dass *Schizotherium* mit einem Körpergewicht von 620 kg ein eher kleiner Vertreter der Chalicotherien war, der bevorzugt in trockenen Gebieten mit teilweise bewaldeten Flächen des späten Oligozäns von China lebte. Für eine mittelmiozäne Art *Chalicotherium* sp. ermittelt der Autor ein Körpergewicht von rund 330 kg und ein geschlossenes und humides Waldbiotop. Im späteren Obermiozän von China lebte eine weitere *Chalicotherium*-Art, die allerdings ein größeres Gewicht (1700 kg) aufwies und beträchtlich größer war als das vorherige *Chalicotherium*. Aufgrund des Vorkommens von großen Säugetieren wie *Chalicotherium* sp. in der Dashengou-Fauna wird angenommen, dass es sich hier bereits um eine offene Umwelt handelte, die noch relativ feuchte Verhältnisse bot. Kennzeichnend für die etwas spätere Yangjiashan-Fauna ist das Vorfinden von vielen großen Säugetieren wie z.B. *Ancylotherium* sp. mit einem Gewicht von circa 1300 kg. Dieser schizotheriine Vertreter der Chalicotherien spricht für einen offenen und savannenähnlichen Lebensraum. Im frühen Pliozän Chinas wird in der Shilidun-Fauna das Auftreten von *Ancylotherium* sp. und *Hesperotherium* sp. festgestellt. *Ancylotherium* weist hier ein Körpergewicht von rund 1800 kg auf und das kleine Tier, das den Chalicotheriinae angehört, wog rund 500 kg. Der Autor verweist an dieser Stelle auf einen durch Trockenheit geprägten Lebensraum im Unterpliozän hin, der an eine Steppenlandschaft erinnert und bereits weniger großwüchsige Säugetiere beherbergte als es im Obermiozän der Fall war. Im frühen Pleistozän

konnte nur noch *Hesperotherium* sp. mit einem Gewicht von circa 600 kg festgestellt werden. Die Umweltbedingungen waren weiterhin subarid, und es handelte sich vermutlich um eine offene Steppenlandschaft.

Anhand dieser Studie soll ersichtlich werden, dass die Umwelt einen Einfluss auf die Körpergröße hat und DENG (2009) zeigt zudem, dass Chalicotherien in offeneren Habitaten zu einer steigenden Körpergröße tendieren, was man auch anhand des womöglich größten Tieres, nämlich *Ancylotherium* sp. beobachten kann. Innerhalb von *Chalicotherium* kann man ebenfalls eine Größenzunahme erkennen. *Chalicotherium* sp. (mit circa 330 kg), das zunächst geschlossene Wälder bewohnte und dementsprechend klein- bis mittelgroß gewesen zu sein scheint, wurde von einem weiteren *Chalicotherium* sp. (mit circa 1700 kg) abgelöst, das die humide und offene Landschaft des obermiozänen Chinas bewohnte und bereits ein recht großes *Chalicotherium* darstellt (SCHENKEL 1987; DENG 2009).

Laut FRANZEN (2007) wächst die Körpergröße in der dritten Potenz (x^3), aber die Muskelkraft wächst in der zweiten Potenz (x^2). Daraus ergibt sich, dass sich große Tiere langsamer fortbewegen oder dass sie ihren Fortbewegungsapparat spezialisieren müssen, damit sie trotz ihrer Größe vor Fressfeinden flüchten können. Bei den Pflanzenfressern entwickelten die Elefanten einen so großen Körper, dass kein Feind ihnen gefährlich werden konnte. Dem gegenüber entwickelten die Pferde im Zuge ihrer zunehmenden Größe zusätzlich einen hochspezialisierten Bewegungsapparat, nämlich den Zehenspitzenangriff auf der dritten Zehe, der ihnen die Flucht vor Raubtieren ermöglichte. Die Tiere, die nicht groß genug waren um Raubtiere abzuhalten, mussten folglich schneller werden. Tiere wie die Pferde, die trotz ihrer Körpergröße schnell sein konnten, waren in gewisser Weise im Vorteil gegenüber Tieren, die groß, aber langsam waren. Hinzu kommt, dass Pferde zudem ausdauernder und energiesparender in der Fortbewegung waren, als die Raubtiere, die sie verfolgten. Abgesehen von der Steigerung der Fluchtgeschwindigkeit durch die Entwicklung eines ökonomisierten Bewegungsapparates, entwickelten die Pferde, wie auch die Elefanten, einen energiesparenden Stoffwechsel (FRANZEN 2007).

Die Zunahme der Körpergröße im Laufe der Entwicklung ist auch als Cope'sche Regel bekannt. Es ist anzunehmen, dass eine steigende Körpergröße bei Tieren wie den Chalicotherien vorteilhaft in Bezug auf die Nahrungsbeschaffung und ihre Konkurrenzfähigkeit gegenüber

anderen Herbivoren war. Die Körperhöhe war ausschlaggebend, ob sie an die Nahrung gelangen. Da sie ihre Nahrung hauptsächlich von Bäumen und Büschen bezogen, war es von Vorteil möglichst groß zu sein und, wenn möglich größer zu sein als andere Pflanzenfresser. Wie bereits erwähnt wurde, haben die Chalicotherien auch den zweibeinigen Stand im Laufe ihrer Evolution perfektioniert, der ihnen das Erreichen der höheren Vegetationsschichten erleichterte. Im Mittelmiozän von Europa existierten beispielsweise noch keine Großformen der Giraffen, die als Nahrungskonkurrenten in Frage gekommen wären. Aus diesem Grund war ihre Existenz im mittleren Miozän zusätzlich begünstigt (ZAPFE 1979). FRANZEN (2007) erklärt, dass bei größeren Tieren der Stoffwechsel ökonomischer verläuft als bei kleineren Tieren, das heißt, je größer ein Tier wird, desto ökonomischer kann der Körper arbeiten. Auch AGUSTÍ & ANTÓN (2002) verweisen auf die Tatsache, dass in einem großen Körper das Arbeiten der Verdauungsorgane ökonomischer verläuft als bei kleineren. Pflanzenfresser wie die Chalicotherien benötigten also einen großen Verdauungstrakt mit einem langen Magen und langen Därmen um die große Menge an faseriger, zellulosehaltiger Nahrung aufzuspalten.

Die Ökonomisierung des Stoffwechsels zeigt sich nicht nur im Verdauungstrakt der Tiere, sondern bereits im Kauapparat, wo die Verdauung beginnt. Da die Körpergröße in der dritten Potenz wächst und die Kauflächen nur in der zweiten Potenz, ist es notwendig, dass die Oberflächen der Zähne in Relation zum Körper vergrößert werden. Bei den Pferden erfolgt die Zunahme der Zahnkronenoberfläche unter anderem durch die Molarisierung der Vorderbackenzähne. Durch diese Entwicklung wird die Kaufläche auf die Prämolaren erweitert. Bei der schizotheriinen Gattung *Ancylotherium* werden auch molarisierte Prämolaren beobachtet. Die Chalicotheriinae besaßen im Gegensatz zu den schizotheriinen Chalicotherien keine molarisierten Prämolaren. Weitere Entwicklungstendenzen, die bei der Bezahnung von manchen Chalicotherien festgestellt werden konnten, sind eine Zunahme der Zahnoberfläche und der Haltbarkeit der Zähne, indem die Backenzähne länger und hochkroniger werden und die Prämolaren größer (COOMBS 1998). Diese Tendenz entsteht innerhalb der Herbivoren als Reaktion zum starken Abrieb der Zähne beim Kauvorgang. Die Abnutzung der Zähne wird durch die Erhöhung der Zahnkrone und der Einlagerung von mehr Material kompensiert. Diese zwei Entwicklungstendenzen kann man vor allem bei den Schizotheriinae beobachten, denn sie weisen längere Zähne auf als die Chalicotheriinae. Selbst wenn bei den Chalicotherien nie eine echte hypsodonte Bezahnung festgestellt werden konnte, so tendieren die Zähne der Unterfamilie Schizotheriinae unter den Chalicotheriidae am ehesten zur Hochkronigkeit. Die Tendenz zur Hypsodontie ist ein allgemein festzustellendes Körpermerkmal, das in der Evolution der

Säugetiere beobachtet werden konnte. Im Laufe der Säugetierentwicklung wurde festgestellt, dass es von Vorteil ist, möglichst hochkronige Zähne zu haben und Zahnzement eingelagert zu haben, das ein Nachwachsen der Zähne erlaubt. Wie bereits erklärt wurde, spielt hier der Übergang von Blatt- zu Grasnahrung eine wesentliche Rolle für die Zahnentwicklung. Da die in Gras vorzufindenden Phytolithen den Zahn sehr stark abnutzen, ist es von Vorteil hochkronige Zähne zu haben. An dieser Stelle ist es wichtig zu wiederholen, dass das Aufkommen der Hypsodontie nicht direkt mit der Ausbreitung der Graslandschaften und der globalen, klimatischen Abkühlung korreliert. Bei den Pferden kann man schon viele Millionen Jahre vor der Etablierung von Grasnahrung als Hauptnahrungsquelle, hochkronige Zähne entdecken. (AGUSTÍ & ANTÓN 2002; FRANZEN 2007).

Laut SCHENKEL (1987) ist es bei den großen Huftieren herkömmlich, dass die Arten, die in einem offenen Lebensraum leben, vorwiegend Gräser fressen (engl. „grazer“) und größer sind als die „browser“ (engl.: Nichtgrasesser) und die spezialisierten Waldbewohner. Der Autor zeigt diese Tendenz anhand der Nashörner auf. Inwiefern das Grasessen mit den schizotheriinen Chalicotherien in Zusammenhang steht, ist bislang umstritten, allerdings ist es laut SEMPREBON et al. (2011) möglich, dass diese zum Teil auch auf Gras aufnahmen.

Ein weiteres Zahnmerkmal, das das Fressen von abrasiver Nahrung ermöglicht und bei den Pferden beobachtet werden kann, ist die zunehmende Schmelzfältelung. Es verlängern sich somit, die für den Kauvorgang wichtigen Schmelzkanten und auch die Kauleistung kann auf diese Weise gesteigert werden. Pferde zeigen eine Lophoselenodontie, das heißt, die Zahnoberfläche hat sichelförmige Schmelzkanten, die durch ein Joch miteinander verbunden sind. Durch diese zusätzliche Reibekante kann das Zerkleinern der Nahrung noch effizienter ablaufen. Bei den Nashörnern und Chalicotherien handelt es sich um einen lophodonten Zahntyp, der durch die Ausbildung eines Außenkantenjoches (Ectoloph) gekennzeichnet ist. Dieses Zahnmerkmal weisen alle Chalicotherien auf und bei weiter entwickelten Tieren ist dieses Merkmal auch sehr prominent ausgebildet. Der Ectoloph ist für die Nahrungszerkleinerung sehr wichtig, weil die Nahrung gegen diese Kante abgerieben bzw. zerrieben wird. Die Gattung *Ancylotherium* weist unter den Chalicotherien den am besten ausgebildeten Ectoloph und, die am hochkronigsten Zähne unter allen Chalicotherien auf. Lophodonte Zähne können zusätzlich als Merkmal eine Crista, ein Antecrochet oder Crochet aufweisen. Eine Crista kann bei einigen Vertretern der Schizotheriinae und auch bei *Chalicotherium goldfussi* entdeckt werden. Letzteres Merkmal ist auch bei der Gattung *Ancylotherium* vorzufinden (THENIUS 1989; FRANZEN 2007).

An den Kauapparat schließt ein für Pflanzennahrung adaptiertes Verdauungssystem an, auf das im Folgenden eingegangen wird.

Ein weiterer Evolutionstrend, der innerhalb der Chalicotheriidae beobachtet wurde, erwähnt QIU (2002) im Falle der vermutlich letzten existierenden Chalicotherien, nämlich *Hesperotherium sinense* aus dem Pleistozän Chinas. Diese Tiere zeigen eine stark verkürzte Schnauze und der Verlust aller Schneide- und Eckzähne (SEMPREBON et al 2011). Wie bei *Hesperotherium* wurde beim mittelmiozänen *Chalicotherium brevirostris* und beim obermiozänen *Kalimantsia bulgarica* ebenfalls eine auffallend kurze Schnauze erkannt.

Die Chalicotheriinae zeigen zudem die Entwicklung von stärkeren Kiefern als bei anderen Chalicotherien. Vermutlich handelt es sich hier um Anpassungen an härtere Nahrung (COOMBS 1989, SEMPREBON et al. 2011). In Verbindung mit der primären Ernährungsweise der Chalicotherien, die Phyllophagie (Blattässerei), könnte das Abflachen des vorderen Gebisses und der Verlust bzw. die Reduktion der anterioren Zähne entstanden sein. Insbesondere der Verlust der Schneidezähne im Ober- und Unterkiefer deutet deren Funktionslosigkeit an. Die Chalicotherien hatten möglicherweise, wie die rezenten Baumfaultiere (Pilosa), die keine Schneidezähne besitzen, verhornte Lippen mit denen sie Blätter von den Ästen rupfen konnten. Das Gebiss der Chalicotherien erinnert zudem an das Gebiss von nichtgrasfressenden Nashörnern, die ebenfalls ein nach vorne flacher werdendes Gebiss besitzen und eine ähnliche Ernährung, wie die Chalicotherien hatten (MOELLER 1987; SCHENKEL 1987). Die Dominanz der Eckzähne, die bei den meisten Chalicotheriinae gut entwickelt sind, deutet auf eine soziale Funktion hin (ZAPFE 1979; THENIUS 1989).

4. Herbivorie

Unter Herbivoren versteht man Tiere, die sich von Pflanzenteilen ernähren. Herbivorie (Phytophagie) bezeichnet nicht nur das Verzehren von Pflanzenteilen wie Blättern, Blüten, Sprossen, Holz, Wurzeln, Rinde oder Gräsern, sondern sie beschreibt auch das Fressen von Samen (Granivorie), Früchten (Frugivorie), Pollen oder das Pflanzensaugen. Die meisten

Herbivoren kommen unter den Wirbellosen, wie etwa Landschnecken, Käfer, Heuschrecken und Schmetterlingslarven vor. Die größten Herbivoren sind allerdings Wirbeltiere.

Die Ernährung von Tieren spiegelt sich vorerst im Gebiss eines Tieres wider, denn es weist bestimmte Strukturabweichungen auf, die z.B. einen Fleischfresser von einem Pflanzenfresser unterscheidet. Wie die carnivoren besitzen herbivore Tiere Sonderanpassungen für die Nahrungsaufnahme. Die Pflanzenfresser zeigen Gebiss- und Zahnstrukturen um die Pflanzenteile abschneiden, zerkleinern und verdauen zu können. Dazu verfügen Pflanzenfresser über ein spezielles Gebiss mit bestimmten Zahnstrukturen und angepassten Verdauungsorganen, die auf die Aufspaltung von pflanzlicher Nahrung spezialisiert sind. Die Pflanzen wiederum entwickelten als Schutz vor herbivoren Tieren spezifische Strategien um nicht abgeweidet zu werden. Als Abwehrmechanismen bilden Pflanzen morphologische Gebilde wie Dornen und Stacheln oder chemische Substanzen wie Pflanzengifte, ätherische Öle, Kalziumoxalatkristalle (Phytolithe) und andere. Im Falle der Landsäugetiere, die sich herbivor ernähren, spielen die Phytolithe eine ganz wesentliche Rolle bei der Nahrungszerkleinerung. Die Phytolithe in den Pflanzen sorgen für eine starke Abnutzung der Zähne, was für Tiere sehr problematisch ist, wenn sie nicht daran adaptiert sind. Der Verzehr von Gras als Nahrung ist besonders problematisch, weil Gräser den höchsten Anteil an Phytolithen haben. Blätter und Blüten von Pflanzen beinhalten viel weniger Phytolithe und Rinde, Holz, Früchte und Nüsse enthalten beinahe keine Kalziumoxalatkristalle (TSARTSIDOU 2007). Chalicotherien gelten als „browser“, das heißt, als Nichtgrassesser, die sich vorwiegend von weichen Pflanzenteilen wie Blätter und junge Knospen ernähren. Das Gebiss der Chalicotherien liefert Hinweise über ihre Ernährung, das einen Verzehr von weicher Nahrung unterstützt. Blätter sind im Vergleich mit Gräsern eine ballaststoffreiche, wasserhaltige und weiche Kost, die das Gebiss nicht sonderlich beansprucht. Hingegen besitzt Gras einen viel höheren Anteil an Phytolithen als Blätter, und sie sind sehr robust aufgebaut. Damit ein Tier die Nährstoffe aus den Gräsern nutzen kann, ist eine starke Bearbeitung durch die Zähne nötig. Als Anpassung an diese Ernährung bilden die „grazer“ hochkronige Zähne, die der starken Abrasion Stand halten. Die Zähne der Chalicotheriinae im Laufe der Zeit immer relativ niederkronig blieben, kommt für diese Gruppe eine weiche Pflanzenkost in Frage (AGUSTÍ & ANTÓN 2002). Da die Entwicklungslinie der Schizotheriinae unter den Chalicotherien die höchsten Zahnkronen besaßen, kann hier das Fressen von Gras und anderen stark abrasiven Pflanzenteilen, als Ergänzung zur weichen Pflanzenkost, in Erwägung gezogen werden. Die ausschließliche Ernährung mit Gras scheint aber unwahrscheinlich zu sein, da ihre Zähne in ihrer Entwicklung trotz allem brachyodont (niederkronig) blieben.

Als Strategie gegen die Zahnabnutzung durch abrasive Nahrung, wie Gras und andere harte Pflanzenteile, entwickeln die terrestrischen Wirbeltiere spezielle Zahnstrukturen wie die Zunahme der Kauflächen, die Verfältelung bzw. Rippung der Zahnoberfläche, die Erhöhung der Zahnkronen und Modifikationen des Gebisses, um diese Nahrungsquelle dennoch nutzen zu können. Diese Anpassungen kann man auch innerhalb der rezenten Nashörner feststellen. Bei den Nashörnern und deren nahen Verwandten, die Tapire und Chalicotherien findet man ein echtes Quetschgebiss vor, das heißt, die Nahrung wird unter Druck zerquetscht. Die Prämolaren und Molaren bilden Schmelzfalten mit Höcker und kleinen Kämme auf den Kauflächen aus, weil zwischen diesen Schmelzkanten sich das weiche Dentin (Zahnbein) befindet, das stärker abgenutzt würde. So wird die Nahrung zwischen Ober- und Unterkiefer eingeklemmt und gegen die Schmelzränder abgerieben. Innerhalb der Nashörner lässt sich erkennen, dass die zwei grasfressenden Arten, das Indische Panzernashorn und das Breitlippennashorn, hochkronige Zähne entwickelt haben und die drei Nichtgrasfresser, niederkronige (SCHENKEL 1987).

Für die Ernährung der Chalicotherien kommen mitunter auch trockene Pflanzenteile wie Nüsse, Samen, Rinde und Zweige in Frage. Faserige, verholzte und trockene Pflanzenteile erschweren die Zerkleinerung und Aufschließung der Nahrung. Diese harten Pflanzenteile sind abrasiv und sie beanspruchen den Zahnschmelz stärker als Blätter, Knospen und fleischige Früchte. Außerdem sollen manche Chalicotherien auch saftige Früchte verzehrt haben. Inwieweit diese Pflanzenteile bei der Ernährung von Chalicotherien eine Rolle gespielt haben, wird weiter unten eingehend besprochen (SEMPREBON et al. 2011; COOMBS 2009).

Der Großteil der pflanzlichen Nahrung, die Unpaarhufer (Perissodactyla) und Paarhufer (Artiodactyla) aufnehmen, besteht aus Zellulose. Zellulose ist ein Strukturpolysaccharid und ein wichtiger Baustoff für die pflanzlichen Zellwände. Zellulose zählt man auch zu den sogenannten Ballaststoffen, die für den Menschen unverdaulich sind. Auch wenn der Mensch aus Zellulose keine Energie gewinnen kann, so sind Ballaststoffe für den menschlichen Organismus dennoch sehr wichtig. Beim Durchlaufen des Darmes reibt die Zellulose an der Darmwand und stimuliert auf diese Weise die Schleimproduktion der Darmschleimhaut. Somit fördert Zellulose die Aktivität des Darmes und sie unterstützt den Transport der Nahrung durch den Darm. Da sich Unpaarhufer ausschließlich pflanzlich ernähren, ist die Fähigkeit aus Zellulose Energie zu

gewinnen von wesentlicher Bedeutung. Früchte, Blätter und Gräser sind reich an Zellulose. Laut FRANZEN (2007) enthalten Gräser ein hohes Maß an Zellulose, was für die Paarhufer insbesondere für landwirtschaftlich genutzte Tiere wie Kühe, Rinder, Schafe und Ziegen bei der Verdauung von großer Bedeutung ist. Aus diesem Grund hat die Natur im Laufe der Evolution von Unpaarhufern und Paarhufern Strategien entwickelt, wie die Zellulose energetisch zu Gunsten der Organismen genutzt werden kann. Zu den extremsten Herbivoren zählen viele Artiodactyla, denn sie ernähren sich größtenteils von Gras. Die sogenannten Wiederkäuer (Ruminantia) fressen mit ihren Mundwerkzeugen die Pflanzendecke von Weiden, indem sie sich langsam vorwärts bewegen, ab. Diese Tiergruppe hat im Laufe der Entwicklung die Rumination, das heißt, die Vormagenfermentierung und das Wiederkäuen perfektioniert um Zellulose aufzuschließen und chemisch verfügbar zu machen. Alle Unpaarhufer, einschließlich der Chalicotherien, haben eine andere Strategie entwickelt, nämlich die sogenannte Blinddarmfermentierung. Da diese beiden Tiergruppen, wie die Menschen, über kein körpereigenes Enzym verfügen, hat die Natur einen anderen Weg gefunden, wie Zellulose für diese Tiere verwertbar ist. Es haben sich symbiotische Bakterien in den Pansen (dem ersten ihrer vier Mägen) von Wiederkäuern (Ruminantia) und in den Blinddarm von Unpaarhufern eingenistet, die Zellulose spalten und für die Tiere verfügbar machen können. Urpferdfunde aus Messel zeigen, dass diese Tiere bereits vor etwa 47 Millionen Jahren (Eozän) Blinddarmfermentierer waren. Diese Tatsache beweist auch, dass diese Erfindung der Natur schon sehr alt ist und bereits vor der Ausbreitung der Steppenlandschaften vor circa sechs bis sieben Millionen Jahren vorhanden war. Es kann somit vermutet werden, dass die eozänen Chalicotherien ebenfalls Blinddarmfermentierer waren. Bei Wiederkäuern durchläuft die aus dem Mundraum stammende zerkleinerte Nahrung ein vierkammeriges Magensystem. Im sogenannten Pansen (Rumen) und Netzmagen (Reticulum) beginnen die Prokaryonten und Protisten (vor allem Ciliaten) die zellulosehaltige Nahrung aufzuspalten. Das Tier würgt in regelmäßigen Abständen einen Teil des Nahrungsbreis wieder in Mundraum, wo die Pflanzenfasern erneut mechanisch bearbeitet werden und die Bakterien besser mit dem Grünfutter durchmischt werden, somit kann die Nahrung noch besser aufgespalten werden. Nach diesem Verdauungsschritt gelangt der Nahrungsbrei in den Blättermagen (Omasum), wo ihm das Wasser entzogen wird. Anschließend wandert die Nahrung in den Labmagen, wo Verdauungsenzyme aktiv werden, die die Nahrung abbauen. Schlussendlich erfolgt die Resorption der Nahrungsbausteine im Dünndarm. Der Verdauungstrakt von Wiederkäuern nimmt im Körper der Tiere einen sehr großen Teil ein, der ungefähr 40% des Körpergewichts beträgt. Im Vergleich dazu nimmt bei den Blinddarmfermentierern das Verdauungssystem nur 15% ein,

was natürlich bei der Fortbewegung sehr ökonomisch ist. Nichtsdestotrotz läuft die Verdauung bei den Ruminantia effizienter ab als bei den Unpaarhufern, da die Zelluloseverdauung bereits vor dem Darm geschieht und nicht wie bei Chalicotherien, Pferden, Tapiren und Nashörnern im Blinddarm. Der Nachteil ist, dass die Nährstoffaufnahme im Dünndarm erfolgt und die Zersetzung der zellulosereichen Nahrung erst am Ende des Dünndarms abläuft, kurz bevor sie ausgeschieden wird. Bei den Unpaarhufer passiert das zerkleinerte Pflanzenmaterial die Speiseröhre, den Magen, den Dün- und den Dickdarm mit Blinddarm und Enddarm, wo der unverdauliche Nahrungsrest den Körper wieder verlässt. Die Kohlenhydratverdauung beginnt durch den Speichel bereits im Mund und endet im Blinddarm mit der Zelluloseverdauung. Im Magen wird Salzsäure sezerniert, die den pH-Wert im Magen senkt. Im sauren Milieu werden proteinspaltende Enzyme aktiv, somit beginnt die Verdauung der Proteine bereits im Magen und endet im Dünndarm. Die Verdauung von Fetten erfolgt mithilfe von Galle aus der Leber im Dünndarmlumen. Im Dünndarm erfolgt die Aufnahme von Wasser und der kleinsten Nährstoffbausteine durch die Darmzotten. Die Nahrung, die diese Tiere aufnehmen, wäre ohne die Aktivität der symbiontischen Prokaryonten nie so reichhaltig und nahrhaft. Somit beziehen Unpaarhufer und Wiederkäuer einen Großteil der Nährstoffe, die ihnen Energie liefern aus der Arbeit der Mikroorganismen. Der Blinddarm ist wie der Pansen bei den Wiederkäuern stark vergrößert, denn er dient als Gärkammer, wo die Mikroorganismen ihre Arbeit verrichten und die Zellulose verdauen. Die Prokaryonten und Protisten im Blinddarm (Caecum) bzw. im Pansen (Rumen) hydrolisieren die Zellulose und wandeln die entstehende Glucose in andere Stoffe um, die der Organismus des Tieres schlussendlich verwerten kann. Zellulosehaltige Nahrung ist meist recht voluminös, und die Verdauung verläuft recht langsam und benötigt viel Zeit. Aus diesem Grund ist das Verdauungssystem von Herbivoren in Relation zum Körper recht groß und es benötigt einen langen Verdauungskanal. Die unterschiedlichen Verdauungssysteme können auch anhand der Fäzes (Kot) differenziert werden, die bei Unpaarhufern sehr grobfasrig und fest ist, und bei den Wiederkäuern aufgrund des Wiederkauens gut zermahlen und weich ist. Im Falle der Unpaarhufer nimmt der Blinddarm einen großen Teil des Hinterleibes ein, allerdings ist der Verdauungstrakt der Ruminantia noch um einiges größer. Der Erfolg der Wiederkäuer über die Unpaarhufer wird meist mit der effizienteren Verdauung, durch das Wiederkäuen und die Vormagenfermentierung, in Verbindung gebracht (ZIEGLER 1980; SCHMIDT-NIELSEN 1999; FRANZEN 2007; CAMPBELL & REECE 2008).

Nach der Größe der Pflanzenfresser, müssen die Tiere mehr oder weniger Pflanzenmaterial aufnehmen. Chalicotherien waren mittelgroße bis große Tiere, die vermutlich relativ viel

Nahrung zu sich nehmen mussten. Da pflanzliche Nahrung ein geringer Energielieferant ist, fressen die meisten Herbivoren, um ihren Energiebedarf abdecken zu können, ständig (AGUSTÍ & ANTÓN 2002).

Für Laubäser wie es die Chalicotherien, Tapire und die meisten Nashörner sind, ist es wichtig zu erwähnen, dass Blattnahrung vor allem Kohlenhydrate und Wasser enthält. In den Blättern der Pflanze erfolgt die Energiespeicherung in Form von Stärke, die den Tieren hochwertige Energie liefert. Außerdem sind junge Blätter proteinreich und relativ zellulosearm, das heißt, dass sie auch leichter zu verdauen sind. Ältere Blätter enthalten weniger Proteine und sind zellulosehaltiger als junge. Holz besteht zum überwiegenden Teil aus Zellulose, deshalb stellte die Verdauung von Borke und Holz kein Problem für die Chalicotherien dar. Viele Samen und Nüsse von Bäumen und Sträuchern sind protein- und fettreich. Pflanzliche Nahrung ist generell ballaststoffreich, und sie enthält viele wertvolle Vitamine und Mineralstoffe, die für die Tierernährung essentiell sind (FRANZEN 2007; CAMPBELL & REECE 2008)

FRANZEN (2007) erwähnt, dass die größte Vielfalt von Pflanzenfressern in Savannen, Steppen, Halbwüsten und Tundren lebt. In den Savannen findet man eine große Vielfalt an Wiederkäuern. In den Steppen überwiegen allerdings die Pferde, die im Gegensatz zu den Artiodactyla auch altes und trockenes Gras fressen können. Wiederkäuer verzehren vorwiegend frisches Gras, da es zelluloseärmer und proteinreicher ist. Diese Nahrungspräferenz geht laut FRANZEN (2007) auf die unterschiedlichen Metabolismen der zwei Tiergruppen zurück. Als Beispiel führt der Autor die Gnus und Zebras an, die in Savannen gemeinsam vorkommen. Da die Gnus vorwiegend die Blätter fressen, begnügen sich die Zebras mit den Stängeln und Stammresten. Somit können sich beide Tiergruppen in diesem Lebensraum ernähren, ohne miteinander in Konkurrenz zu treten.

Die Kombination aus einem großen Körper, einem spezialisierten Lokomotionsapparat und einem ökonomischen Stoffwechsel, verhalf den Pferden zu ihrem großen Erfolg und trug zu ihrem Überleben bis in die heutige Zeit bei. Die Pferde sind unter den Unpaarhufern die erfolgreichste Familie, und jene die zahlenmäßig am ehesten mit den Wiederkäuern konkurrieren kann. Die Tapire und Nashörner stellen mit ihrer Lebensweise und ihrem Körper eigentlich schon lebende Fossilien dar und sie dürften laut FRANZEN (2007) eigentlich schon gar nicht mehr existieren, weil ihr Entwicklungsstand sehr ursprünglich ist, und sie mit anderen Tieren nicht konkurrenzfähig sind. Tapire und Nashörner kommen heute nur noch in Rückzugsgebieten der Welt vor. Im Falle der Tapire war das Auswandern nach Südamerika der Grund, warum sie bis heute überleben konnten. Dort bewohnen sie die tropischen Regenwälder und das Bergland. Die Tapire sind heute aufgrund der Bejagung durch Raubkatzen (Puma, Jaguar, Tiger, Leopard)

und der Lebensraumzerstörung durch den Menschen stark vom Aussterben bedroht. Die Nashörner konnten vermutlich auch nur in sogenannten Refugialgebieten, wie dem tropischen Regenwald von Java, Sumatra und Indien oder den Steppen und Savannen Afrikas, überleben. In ihrem Falle entwickelten sie ähnlich den Elefanten einen so großen Körper, dass ihnen kein Raubtier gefährlich werden konnte. Durch den Menschen, der Jagd auf sie macht, ist ihre Existenz heute allerdings stark gefährdet. Während im Paläogen mindestens fünfzehn Familien mit über 100 Gattungen von den Unpaarhufern existierten, gibt es heute weltweit nur noch drei Familien mit sechs Gattungen. Leider überlebten die Chalicotherien nicht wie die Pferde, Tapire und Nashörner, bis in die heutige Zeit (SCHENKEL 1987; FRANZEN 2007).

5. Microwear-Analyse von *Anisodon grande* aus der mittelmiozänen Lagerstätte von Devínska Nová Ves - Spalte

Der praktische Teil dieser Diplomarbeit befasst sich mit der Nahrungspräferenz der herbivoren Chalicotherien aus dem Mittelmiozän von Devínska Nová Ves (deutsch: Theben-Neudorf). Es gibt heute einige Methoden, wie die Microwear- oder Mesowear-Methode, Isotopenanalysen, Untersuchung der pflanzlichen Phytolithen und die Untersuchung der Mikrostrukturen des Zahnes, mit denen es möglich ist die Ernährungsweise von fossilen und rezenten Tieren festzustellen. Um Kenntnis über die ernährungsspezifischen Gewohnheiten adulter und juveniler Tiere der Art *Anisodon grande* aus der Spaltenfüllung von Neudorf an der March zu erhalten, wurde hier die Microwear-Methode nach SOLOUNIAS & SEMPREGON (2002) angewandt. Der Zahnschmelz der Wirbeltiere ist das härteste Baumaterial, das vom Körper gebildet wird. Durch den Kauvorgang hinterlässt die aufgenommene Nahrung je nach Qualität im Laufe des Lebens Spuren auf dem Zahnschmelz. Da der Zahnschmelz und seine Strukturen auch bei fossilem Material gut erhalten bleiben, können fossile Zähne wie rezentes Material auf Merkmale des Verschleißes untersucht werden. Während die Mesowear-Methode die gewohnheitsgemäße, langzeitige Ernährungsweise von Tieren untersucht, wird mit der Microwear ermöglicht regionale und saisonale Änderungen der Umwelt zu erkennen, weil man mit dieser Arbeitstechnik, die letzten Mahlzeiten der Tiere beleuchtet. Mit Hilfe der Microwear-Analyse nach SOLOUNIAS & SEMPREGON (2002) kann die Ernährungsweise eines herbivoren Tieres wie *Anisodon grande* festgestellt werden. Man kann mit dieser Methode

frugivore, folivore und gramnivore Tiere unterscheiden. Außerdem kann man erkennen, ob ein Tier vor allem hartes Pflanzenteile zu sich nahm. Diese relativ junge Methode hat sich für diesen Zweck als äußerst effizient erwiesen und erfährt heute breite Anerkennung.

5.1 *Anisodon grande* De Blainville 1849

Die Art *Anisodon grande* gehört zu den Chalicotheriinae und war für lange Zeit als „*Chalicotherium*“ *grande* (ZAPFE 1979) oder „*Macrotherium*“ *grande* (DE BONIS et al. 1995) bekannt. Der korrekte Name dieser Art unterliegt zahlreichen Diskussionen und nomenklatorischen Änderungen. Die Nomenklatur der Typus-Art von *Anisodon* nämlich *Anisodon grande* aus Sansan beschreiben ANQUETIN et al. (2007) eingehend. Für die Namensgebung ganz wesentlich war die Entscheidung von Butler (1965), der den Artnamen *grande* beibehielt und den Gattungsnamen „*Macrotherium*“ ablehnte. Der gültige Gattungsname war aus diesem Grund, der von LARTET (1951) eingeführte Name *Anisodon* und der Altnamen dieser Art ist *Anoplotherium grande* (De Blainville 1849). Bezüglich des Epithetons der Art bestehen allerdings noch Zweifel, denn es könnte sein, dass *Anoplotherium magnum* (Lartet 1839) der Altnamen und das Synonym zu *grande* ist.

Die von GERAADS et al. (2001) gemacht Äußerung, dass *Chalicotherium grande* aus Sansan eigentlich *Anisodon grande* ist, da es sich hier um zwei divergente Gruppen der Chalicotheriinae handelt, bestätigten 2007 auch ANQUETIN et al. Die Autoren nehmen an, dass es nicht möglich ist, dass die obermiozäne Art *Chalicotherium goldfussi* (MN 8-9) aus der mittelmiozäne Art *Anisodon grande* (MN 5-6) entstand. Laut ANQUETIN et al. (2007) sind diese beiden Arten durch Immigration von Asien nach Europa gelangt.

Nach GERAADS et al. (2001) und ANQUETIN et al. (2007) erfordert das Material von Theben-Neudorf und Sansan weitere Untersuchungen um bestätigen zu können, dass es sich bei diesen Lokalitäten um die Art *Anisodon grande* handelt. Die Autoren verweisen auf Unterschiede im Material von Sansan (MN 6) und Neudorf-Spalte (MN 6), obwohl alle früheren Autoren das Material von beiden Lokalitäten zu *Chalicotherium grande* zugewiesen haben. Zum einen ist das Material von Sansan etwas jünger als das Material von Devínska Nová Ves und zum anderen zeigen manche Stücke morphologische Merkmale, die im Material von Sansan nicht vorzufinden sind. Beispielsweise erwähnen GERAADS et al. (2001) Unterschiede in der Schädelmorphologie z.B. ist das Hinterhaupt flach und breit, aber der hintere Teil des Schädels ist nicht verkürzt. Die Schädel von Sansan zeigen ein weniger flaches Hinterhaupt, und der obere Teil ist nicht so breit wie in Theben-Neudorf, allerdings ist bei den Schädeln von Sansan die Schädelbasis stark

verkürzt. Aufgrund dieser Unterschiede stellen ANQUETIN et al. (2007) sogar die Hypothese auf, dass in Devínska Nová Ves *Anisodon grande* und *Chalicotherium* gemeinsam vorkamen. SEMPREBON et al. (2011) untersuchten erneut das Material der beiden Lagerstätten und kamen zu der Auffassung, dass die ganze Sammlung von Theben-Neudorf bzw. die überwiegende Mehrheit zu *Anisodon grande* gehört.

ZAPFE (1979) beschreibt in einer umfassenden und detailreichen Arbeit die Art „*Chalicotherium*“ *grande* aus der Spaltenfüllung von Neudorf an der March/ Devínska Nová Ves. Diese fossile Sammlung umfasst um die 60 Individuen. Heute ist das Material von der Spalte aus Devínska Nová Ves/Theben-Neudorf im Naturhistorischen Museum in Wien (NHMW) und in Basel (NMB) aufbewahrt.

5.2 Vorkommen und Alter

Die Wirbeltierfauna der Spaltenfüllung von Neudorf an der March war bereits vor dem Zweiten Weltkrieg bekannt. ZAPFE beschrieb diese Fauna erstmals 1949. Die Lokalität Theben-Neudorf befindet sich in der Nähe des heutigen Bratislava (siehe Anhang, Abb. 7). Die Lagerstätte von *Anisodon grande* in Devínská Nová Ves (Theben-Neudorf) ist ein ehemaliger Steinbruch. Dieser Steinbruch liegt laut ZAPFE (1979) an der Bahnstrecke von Devínska Nová Ves nach Bratislava und nördlich des Thebener Kogels. Beim Umgebungsgestein des Fossilfundes handelte es sich um einen mesozoischen Kalkstein, der für die Kleinen Karpathen charakteristisch ist. Da die Lokalität Devínska Nová Ves zur Zeit der Deposition von *Anisodon grande* Teil einer Halbinsel der Paratethys war, war dieser Bereich vermutlich Küste. ZAPFE (1979) schildert den damaligen Standort als trocken und karg und solche Spalten waren ein Element der Kalkstein-Küste. Für den Autor stellte die Spalte eine Einsturzfalle für die Tiere dar, die vermutlich auf der Suche nach Wasser waren. Dies würde dem Autor zufolge auch erklären, warum überwiegend zusammengehörige Skelettteile gefunden wurden und warum die Skelette im Verband in der Spaltenfüllung eingebettet waren. Die Spalte, die das Chalicotherien-Material enthielt, war laut ZAPFE (1979) ein Teil eines Höhlensystems. Dieser Spaltenhohlraum wurde im Laufe der Zeit von einem gelb-orangen Lehm ausgefüllt und umgab die Fossilreste von *Anisodon grande* zur Gänze.

Das fossile Material von *Anisodon grande* wurde auf verschiedenen Horizonten, über den gesamten Abgrund des Einsturzkegels verteilt, entdeckt. Der Autor nimmt an, dass die Tiere beim Einsturz auf unterschiedlichen Ebenen des Einsturzkegels liegen blieben.

Die Spalte von Theben-Neudorf stellt ein selten vorzufindendes „Massengrab“ von *Anisodon grande* dar. Es enthielt zahlreiche adulte Tiere und auch juvenile, präjuvenile Tiere und Föten. Besondere Aufmerksamkeit erhielten vor allem die präjuvenilen Tiere, denn sie waren laut ZAPFE (1979) vermutlich noch nicht fähig selbstständig zu gehen und er nimmt an, dass sie von den Muttertieren getragen wurden und durch den Einsturz mit der Mutter zusammen ums Leben kamen.

5.2.1 Europäische Säugetierzonen des Miozäns

Die sogenannten neogenen „Europäischen Landsäugetieralter“ (engl. „European Land Mammal Ages“ - kurz ELMA) stellen geochronologische, stratigraphische und biostratigraphische Einheiten dar, die für das Miozän und Pliozän gemacht wurden. Diese Einteilung der Zonen beruht auf den zeitlich abfolgenden Gesteinsschichten und dem darin gefundenen Säugetiermaterial.

Der Verständlichkeit halber, wurde die Bezeichnung „Europäische Landsäugetier Megazonen“ (engl. „European Land Mammal Mega-Zones“, kurz ELMMZ) eingeführt, um den Begriff „Zeitalter“ (engl. „ages“) zu vermeiden. Außerdem stellen die Europäischen Säugetier Megazonen auch eine einfache Alternative zu den bereits existierenden miozänen Einteilungssystemen des mediterranen Raums, des zentralen Bereichs der Paratethys und des östlichen Bereichs der Paratethys dar. Die Megazonen lauten: Agenien, Orleanien, Astaracien, Vallesien, Turolien, Ruscinien und Villanyien oder Villafrancien. Diese Einheiten beziehen sich allerdings nur auf Europa und können folglich nicht global angewandt werden. Aus diesem Grund gibt es die „North American Land Mammal Ages“ (engl., kurz NALMA) (siehe Tab. 1-2). Die Verwendung dieser chronostratigraphischen Einheiten ist inzwischen anerkannt und gängig in der „scientific community“. Da die Megazonen, die auch als MEIN-Zonen nach Mein 1979 bekannt sind, nur eine grobe chronostratigraphische Einteilung erlauben, werden diese Megazonen wiederum in Subeinheiten, sogenannten MN-Zonen (engl. „Neogene Mammal-Zones“) unterteilt. Die MN-Zonen finden unter den Autoren inzwischen allgemeine Anerkennung und Verwendung. Jede MN-Zone besitzt eine Referenzlokalität und die Zonierung beginnt im Untermiozän mit der Megazone Agenian mit einem geochronographischen Alter von

23,8 Millionen Jahren (MN 1) und die letzte Megazone ist das Villanyien oder Villafranchien, das mit einem Alter von 1,8 Millionen (MN 17) Jahren im Oberpliozän endet.

Das Material von *Anisodon grande* aus Devínska Nová Ves stammt laut SEMPREBON et al. (2011) aus dem frühesten MN 6. Nach den Megazonen (Europäische Säugetierzonen) entspricht das dem Astracien. Die Chalicotherien von Neudorf-Spalte lebten somit vor circa 15 Millionen Jahren (siehe Tab. 1-2).

5.3 Bemerkungen zur Flora von Neudorf an der March im Mittelmiozän

Im Folgenden wird versucht die Flora der mittelmiozänen Fundstelle von Theben-Neudorf an der March mit Hilfe von bereits beschriebenen, gleichaltrigen Fundstellen und Florenkomplexen zu rekonstruieren. Besonders wertvoll für die Rekonstruktion der möglichen Flora, die vor circa 15 bis 13,5 Millionen Jahren in Devínska Nová Ves vorgeherrscht haben könnte, sind die Florenbeschreibungen von BERGER (1953) von Wien-Hernals, von BERGER & ZABUSCH (1952) von der Türkenschanze in Wien und die Arbeit zur Fundstelle von *Anisodon grande* (früher *Chalicotherium grande*) von BERGER 1950. Die untersarmatischen Lokalitäten von der Wiener Türkenschanze und Wien-Hernals werden zwar den Zonen 7-8 zugeordnet, dennoch lassen diese beiden etwas jüngeren Lokalitäten eine mögliche Rekonstruktion der Flora von Devínska Nová Ves zu, weil sie geographisch ähnlichen, klimatischen Einflüssen unterlagen. Neudorf an der March liegt im Wiener Becken und die Lokalitäten von der Türkenschanze und Wien-Hernals sind circa 50 Kilometer entfernt (siehe Anhang, Abb. 7). Der etwas ältere mittelmiozäne Fundort von Laa an der Thaya (Karpantium), der auch nicht weit entfernt von Neudorf an der March liegt, liefert einen kleinen Florenkomplex, der von BERGER 1968 beschrieben wurden. Auch diese Flora ermöglicht Rückschlüsse auf die vorherrschende Vegetation von Devínska Nová Ves. Zudem ermöglichen vorangegangene Analysen von Florenkomplexen (z.B. GREGOR 1980) mittelmiozäner Fundstellen nähere Angaben zur Flora zu machen.

5.3.1 Klima im Mittelmiozän

Wie bereits an früherer Stelle erwähnt, nimmt man für das Mittelmiozän ein warmgemäßigtes bis subtropisches Klima an. Die Jahresmitteltemperatur lag wahrscheinlich zwischen 10 bis 18°C

aber auch leichte Fröste sind in manchen Monaten möglich. Ein eindrückliches Beispiel für ein kühler werdendes Klima, ist das Verschwinden der Palmen aus dem mittelmiozänen Europa, die stärkere Fröste nicht ertrugen, wie von GREGOR (1980) und vielen anderen Autoren angenommen wird, herrschte ein Klima des **Cfa**-Typs vor. Dieses beschreibt warmgemäßigte Regenklimare ohne ausgesprochene Trockenheit und mit Temperaturen im wärmsten Monat über 22°C. Im Gegensatz zu BERGER & ZABUSCH (1952), die in ihrer Arbeit zur Türkenschanze in Wien im unteren Sarmatium (oberes Mittelmiozän) das Klima als eher trocken bezeichnen, deuten zahlreiche andere Klimaanalysen auf ein Klima hin, das warmgemäßigt war und variable Niederschläge ohne ausgeprägter Trockenheit im Sommer aufwies (MAI 1995). Die Arbeiten von BERGER (1953) und BERGER & ZABUSCH (1952), die auf aride Klimabedingungen in dieser Zeit hindeuten, wurden von GREGOR (1980) überarbeitet und neuinterpretiert. Das Hauptargument von BERGER & ZABUSCH (1952), das nach ihrer Ansicht für eine herrschende Aridität in der mittelmiozänen Flora der Wiener Türkenschanze spricht, ist die Vielzahl an fossilen Leguminosen. BERGER & ZABUSCH (1952) interpretierten den „Leguminosen-Typus“ als Indikator für Trockenheit. GREGOR (1980) falsifizierte diese Hypothese, indem er klarstellte, dass Leguminosen-dominante Trockenwälder eigentlich relativ feuchte Berg- und Mesophytenwälder in Ufer bzw. Sumpfnähe waren. Hinweise für die vorherrschende Feuchtigkeit an den Lokalitäten Wien-Hernals und der Wiener Türkenschanze sind Indikatorarten für Niederschläge und Feuchtigkeit wie *Glyptostrobus* und *Cinnamomum* (MAI, 1995). Diese beiden Gattungen wurden im Florenkomplex von Wien-Hernals gefunden (BERGER 1953). Die Flora der Türkenschanze in Wien zeigt zwar eine etwas geringere Feuchte an, aber es muss sich dennoch um einen Feuchtstandort gehandelt haben, wie das der Fossilfund der Gattung *Cinnamomum*, die humide Standorte wählt, bestätigt (GREGOR 1980). Die fossilen Pflanzenreste von Laa an der Thaya weisen nach BERGER (1968) auf ein feuchtwarmes, subtropisches Klima hin.

Als weitere Klimazeugen können die Laubblätter der Türkenschanze in Wien zur Interpretation des Klimas herangezogen werden. Blattform-Analysen deuten darauf hin, dass es sich um eine Vegetation des warm-temperierten Klimas handelte, aber nicht um eine trockenheitsliebende Vegetation. Weitere Indizien lieferte die Blattrand-Analyse des Standorts Wien-Türkenschanze. 60% der untersuchten Blätter waren ganzrandig, dieses Ergebnis deutet auf ein feuchtes Klima mit höheren Temperaturen hin. Ein Anteil von 40% der Laubblätter deutet aber bereits auf ein gemäßigteres Klima mit weniger Niederschlägen und niedrigeren Temperaturen hin, denn sie besaßen einen gezähnten Blattrand. Man kam zu dem Schluss, dass es sich um eine vorwiegend

feuchte Vegetation eines warmgemäßigten Klimas ohne ausgesprochene Sommertrockenheit handelte (MAI 1995). Es ist anzunehmen, dass in Devínska Nová Ves ähnliche Klimabedingungen wie in den beschriebenen Lokalitäten herrschten. MAI (1995) erklärte, dass das Miozän zwar Klimaschwankungen mit variablen Niederschlägen, Temperaturschwankungen und Tieftemperaturen aufwies, dennoch kann nicht von einem ariden Klima im Mittelmiozän ausgegangen werden.

5.3.2 Vegetation

Es ist anzunehmen, dass es sich auch vorherrschend bei der Vegetation der Fundstelle Devínska Nová Ves um Laubwälder, die unter warmgemäßigten, mehr oder weniger feuchten Bedingungen wuchsen, handelte. Diese Wälder enthielten sowohl paläotropische wie arktotertiäre Florenelemente. Man spricht in diesem Zusammenhang auch von einem „Mixed Mesophytic Forest“. Im Laufe des Tertiärs kommt es jedoch zu einer mengenmäßigen Verschiebung in der Verteilung dieser Komponenten. Tendenziell nehmen während des mittleren und jüngeren Tertiärs in Mitteleuropa die arktotertiären Elemente in den subtropischen Waldgesellschaften zu. Bis ins Obermiozän Mitteleuropas dominieren die arktotertiären Elemente gegenüber den paläotropischen Elementen des Waldes (MAI 1995).

Die arktotertiären Floren bezeichnen eine laubwerfende, sommergrüne Vegetation, die kontinentales Klima bevorzugt. Unter einem kontinentalen Klima versteht man einen Klimatyp, bei dem die Niederschlagsverteilung und Temperaturen angepasst sind an den jahreszeitlichen Rhythmus. Laubwerfende Bäume verlieren noch vor dem Winter ihre Blätter. Durch die Winterruhe, in der keine Assimilation durchgeführt werden kann, haben sie auch eine kürzere Vegetationszeit. Im Gegensatz zu den immergrünen Laubbäumen sind die Knospen der sommergrünen Laubbäume mehr oder weniger gut vor dem winterlichen Kälteeinbruch geschützt. Die Knospen, die am Baum überwintern sind fest und durch mehrere Knospenschuppen vor der Winterkälte geschützt. Besonders problematisch für die Vegetation sind Temperaturschwankungen im Winterverlauf oder Spätfröste. Die Konkurrenzfähigkeit der laubwerfenden Bäume hängt meistens vom Ausmaß der Schäden der späten Kälteeinbrüche ab. MAI (1995) beschreibt, dass der Einbruch der arktotertiären Florenkomplexe im Unteroligozän bereits begann und, dass dieser Florenwechsel während des gesamten Oligozäns und Miozäns in Mitteleuropa stattfand. Die laubwerfenden Pflanzen haben sich als Folge der Lichtperiodizität in den polaren Gebieten im Alttertiär von Europa entwickelt. Später stellten sie eine Anpassung an

das saisonale Klima dar (MAI, 1995). Die Waldgesellschaften im höheren Miozän erinnern nach MAI (1995) an die heutigen Sommerlaubwälder Europas.

Der festgestellte Florenwechsel, der sich im Laufe des Tertiärs vollzog, korreliert mit dem Rückgang des tropenähnlichen Klimas in Europa. Das Klima veränderte sich von paratropisch im Eozän, subtropisch im Miozän, bis gemäßigt im Pliozän. Nichtsdestotrotz kam es während des Tertiärs immer wieder zu Klimaschwankungen. Global betrachtet, wird eine Abnahme der Temperatur ab dem Ende des Eozäns erkannt, dies hängt mit der Regression der europäischen Meere zu dieser Zeit zusammen. Ein relativ kurzer Aufwärtstrend wird in den Temperaturkurven um das untere und frühere Mittelmiozän verzeichnet. Dieses thermische Maximum wird auch „mittelmiozäne Erwärmung“ genannt. Im Allgemeinen wird jedoch festgestellt, dass das Klima im Laufe der Zeit generell immer kontinentaler, das heißt kühler und trockener wurde (MAI 1995).

Ein weiterer Indikator für ein zunehmend subtropisches Klima ist der Rückgang der paläotropischen Mastixioideenfloren, die als Reliktfloren des Eozäns gelten und je nachdem ob günstige Klimaverhältnisse herrschten, wieder auftraten. Pflanzen der Mastixioideenfloren gelten als typische, tropische Regenwaldelemente, die Familiendominanz von Mastixiaceen, Symplocaceen, Lauraceen und unter anderem immergrüne Fagaceen aufweisen. Zur Zeit des Miozäns kam es durchaus noch vor, dass man solche Floren antraf, allerdings werden diese wärmeliebenden, paläotropischen Elemente immer gattungs- und artenärmer. Ein weiteres paläotropisches Element der immergrünen Tropenwälder stellen die laurophyllen (lorbeerblättrigen) Vegetationselemente dar. Dieser Vegetationstyp bevorzugt warme und feuchte Bedingungen. Bäume des Lorbeer-Typus sind an ein warmes und feuchtes Klima angepasst und sie ertragen nur milde Winter, weil sie keinen bzw. nur einen geringen Knospenschutz aufweisen. Ihre Blattform ist meist oval bis lanzettlich und sie weisen häufig eine „Träufelspitze“ bzw. „Vorspitze“ auf, die ebenfalls auf ein warmes und feuchtes Klima hinweist. Außerdem sind ihre Blätter eher dick, derbhäutig-ledrig und glänzend. Zum Schutz vor Austrocknung weisen die laurophyllen Blätter ein gut entwickeltes Sklerenchym auf, das dem Blatt Festigkeit verleiht. Die Begriffsbildungen „paläotropische Flora“, „Mastixioideenflora“ oder „laurophyllle Vegetation“ bezeichnen sinngemäß den gleichen immergrünen, (sub)tropischen Vegetationstyp (MAI 1995).

5.3.3 „Mixed Mesophytic Forests“

Gemischte mesophytische Wälder sind warmgemäßigte Regenwälder, wie sie beispielsweise heute noch in China und Japan anzutreffen sind. „Mixed Mesophytic Forests“ sind gekennzeichnet durch ihre große Artenvielfalt und keine Art ist in der Zusammensetzung des Waldes vorherrschend. Man bezeichnet dieses Fehlen von primären Konstituenten als Polydominanz. In einem „Mixed Mesophytic Forest“ kommen sommergrüne Bäume mit unterschiedlichen Nadelbäumen und immergrünen Laubbäumen gemischt vor. Ein weiteres Merkmal ist, dass die Mehrheit der Pflanzen laubwerfende, breitblättrige Holzarten sind. Jene Vertreter entstammen zahlreichen Pflanzenfamilien, die aber meist nicht miteinander verwandt sind. Der „Mixed Mesophytic Forest“ ist sehr gattungs- und artenreich. Neben sommergrünen Elementen, beherbergen gemischte mesophytische Wälder auch immergrüne Pflanzen, die aber zahlenmäßig den laubwerfenden Bäumen unterliegen. In seinem Aufbau ist dieser Wald-Typ sehr komplex und besitzt eine vielstöckige Baumschicht. Die Baumkronenschicht wird von hochwüchsigen, arktotertiären Bäumen gebildet. WANG (1961) erläutert, dass dieses Charakteristikum im Unterschied zu anderen Regenwäldern steht, die diese Besonderheit nicht aufweisen. Außerdem weist ein „Mixed Mesophytic Forest“ eine immergrüne Strauchschicht, eine artenreiche Lianenschicht und eine farnreiche Krautschicht auf. Generell gleicht ein „Mixed Mesophytic Forest“ in seinem komplexen Aufbau und seiner Vielschichtigkeit einem tropischen Regenwald, allerdings besteht dieser zu einem höheren Anteil aus immergrünen, breitblättrigen Bäumen (WANG 1961; MAI 1995).

Neben den arktotertiären Elementen wie zum Beispiel *Acer*, *Castanea* und *Carya*, kommen auch Vertreter der Koniferen wie beispielsweise *Taxodium* oder *Sequoia* in dieser Waldpflanzengesellschaft vor. Klassische Vertreter der laurophyllen Florenelemente sind Pflanzen wie z.B. *Ailanthus*, *Symplocos*, *Engelhardia*, *Liquidambar* oder *Cedrela*.

Die Geschichte der „Mixed Mesophytic Forests“ geht bis ins Paläozän Europas zurück. Wie es zahlreiche Fossilfunde dokumentieren, kommt diese Waldform im Unteroligozän bis ins Obermiozän vor. Aus dem Oberpliozän ist das letzte Auftreten dieser Florengesellschaft in Europa bekannt (MAI 1995).

5.3.4 „Mixed Mesophytic Forests“-Vegetation von Neudorf an der March im Mittelmiozän

Der „Mixed Mesophytic Forest“ von Devínska Nová Ves war vermutlich ein sehr artenreicher Laubmischwald, der laubwerfende, sommergrüne Florenelemente wie auch laurophyllle,

immergrüne Florenelemente enthielt. Laut MAI (1995) waren Mischfloren aus subtropischen, laurophyllen Arten mit zahlreichen gemäßigten, sommergrünen Elementen im Mittelmiozän typisch. Im Vergleich dieser Fundstelle mit den mittelmiozänen Florenkomplexen von Klettwitz und Schipkau bei Senftenberg/Niederlausitz (MAI 1995) kann angenommen werden, dass es sich um einen „Mixed Mesophytic Forest“ handelte, der einen größeren Anteil an arktotertiären Elementen gegenüber laurophyllen aufwies. Die Florenkomplexe Klettwitz und Schipkau beschreiben Mischfloren aus subtropischen, laurophyllen Arten mit vielen gemäßigten, laubwerfenden Arten. Wobei die Flora von Schipkau bereits mehr arktotertiäre Elemente als paläotropische Elemente aufweist, als jene in Klettwitz (MAI 1995). Es ist wahrscheinlich, dass sich der Florenkomplex von Theben-Neudorf an der March (Devínska Nová Ves) aus Elementen des „Mixed Mesophytic Forests“ zusammensetzte. Es handelte sich vermutlich um eine mosaikartige Landschaft mit sehr feuchten bis trockenen Standorten, die verschiedene Vertreter aus Sumpfpflanzengesellschaften, Auwaldgesellschaften und Pflanzengesellschaften des mesophytischen Waldes vereinte.

Im Folgenden werden Pflanzen-Gattungen angeführt, die in der Vegetation von Neudorf an der March vorgekommen sein könnten und somit auch eine Nahrungsquelle für die damals dort lebenden Chalicotherien der Art *Anisodon grande* dargestellt haben könnten.

Einige Elemente der paläotropischen, immergrünen Vegetation, die in Neudorf möglicherweise vorgekommen sind, sind die Gattungen *Smilax* (Smilacaceae), *Engelhardia* (Juglandaceae), *Symplocos* (Symplocaceae), *Sideroxylon* (Sapotaceae). Zu den Vegetationselementen der Mastixioideenflora zählt man die Gattung: *Diplopanax* (Mastixiaceae). Die Arten der Mastixiaceae waren meist fruchtetragend und womöglich deshalb auch besonders attraktiv für Pflanzenfresser wie *Anisodon grande*. Ein laurophylls Florenelement stellt *Cinnamomum* (Lauraceae) mit seinen fleischigen Zimtfrüchten dar. Die miozänen Regenwälder beherbergten auch Kletterpflanzen (Lianen), die oft verholzt und mehrjährig waren, wie von der Gattung *Smilax*.

Als arktotertiäre Florenelemente können die Gattungen *Quercus* (Fagaceae), *Fagus* (Fagaceae), *Alnus* (Betulaceae), *Betula* (Betulaceae), *Carpinus* (Betulaceae), *Acer* (Sapindaceae), *Populus* (Salicaceae), *Salix* (Salicaceae), *Pinus* (Pinaceae), *Ulmus* (Ulmaceae), *Zelkova* (Ulmaceae), *Prunus* (Rosaceae), *Crataegus* (Rosaceae), *Buxus* (Buxaceae), *Zanthoxylum* (Rutaceae), *Juglans* (Juglandaceae), *Rhus* (Anacardiaceae), *Rhamnus* (Rhamnaceae), *Cornus* (Cornaceae), *Platanus*

(Platanaceae), *Eucommia* (Eucommiaceae), *Magnolia* (Magnoliaceae) *Parrotia* (Hamamelidaceae), *Ilex* (Aquifoliaceae), *Vitis* (Vitaceae) und *Parthenocissus* (Vitaceae) genannt werden.

Die Vertreter der Leguminosen *Celastrus* (Celastraceae) und *Podogonium* zählt man zu den arktotertiären Florenelementen.

Arktotertiäre Vertreter, die vorwiegend dem Auwald entstammen, sind *Cephalotaxus* (Cephalotaxaceae) und *Celtis* (Ulmaceae) oder die Walnussgewächse *Pterocarya* (Juglandaceae) und *Carya* (Juglandaceae). Wobei die Gattungen *Salix*, *Populus* und *Alnus* auch zu den Indikatorpflanzen für die weiche Au gezählt werden können, weil sie Staunässe, Überflutungen und Hochwasser tolerieren. Die Gattungen *Prunus*, *Crataegus*, *Acer*, *Ulmus* und *Quercus* werden zu den Pflanzen der harten Au gezählt.

Die Familie der Cephalotaxaceae ist heute in Europa nicht mehr vorhanden. Es handelt sich bei dieser Gattung um immergrüne Nadelbäume, wie die Vertreter der Pinaceae.

Als feuchtigkeitsliebende Pflanzen können die Sumpfpflanzen-Gattungen *Glyptostrobus* (Taxodiaceae), *Taxodium* (Taxodiaceae), *Nyssa* (Nyssaceae) und *Myrica* (Myricaceae) angeführt werden.

5.4 Material

Das für die Microwear-Analyse verwendete Material besteht aus den fossilen Zähnen von *Anisodon grande* aus Devínska Nová Ves/Theben Neudorf-Spalte und Zähnen von rezenten Vergleichstieren, die verschiedene Herkünfte haben. Das Material aus Neudorf an der March befindet sich am Naturhistorische Museum Wien (NHMW). Dieses Material setzt sich aus Zähnen adulter und juveniler Tiere zusammen. Im Zuge dieser Forschungsarbeit wurden neben adulten Backenzähnen auch prämolare Milchzähne untersucht. Das Material bestand zum Teil aus Zahnreihen und Einzelzähnen. Die Objekte, die zum Vergleich für die Microwear-Analyse eingesetzt wurden, stammen aus der Paläontologischen Sammlung der Universität Wien (UNW) und der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums Wien (NHMW). Die rezenten Vergleichstiere sind ausschließlich Herbivore (siehe Tab. 3). Bei der Auswahl der Fauna wurde keine Rücksicht auf mögliche Ernährungsweisen der Arten genommen. Da die Herkunft

der Tiere nicht in allen Fällen ausreichend dokumentiert wurde, konnte nicht immer festgestellt werden, ob es sich um ein wildlebendes Tier oder um eine Zoohaltung handelte. Die Herkunft der Tiere ist bis auf wenige bekannt. Es wird angenommen, dass der Großteil der ausgewählten Tiere Wildfunde darstellen.

Der Großbuchstabe neben der Nummer der Ausgrabung steht für den Horizont (A-D) der Spaltenfüllung und gibt Auskunft darüber in welcher Schicht sich das fossile Material befand. Bei manchen Stücken erkennt man Abweichungen in der Beschriftung des Materials, denn man findet unter dem Material auch Buchstaben wie N, K und O. Diese werden vom Autor (ZAPFE 1979) nicht weiter erläutert. Die Zahnformel von adulten Tieren der Art *Anisodon grande* lautet im Oberkiefer 0/0/3/3 und im Unterkiefer 3/1/3/3. Juvenile Tiere besaßen im Milchgebiss je Kieferseite drei obere Backenzähne (Zahnformel: 0/0/3) und je drei Schneidezähne, einen Eckzahn und drei Backenzähne (Zahnformel: 3/1/3) im Unterkiefer.

Folgende Zähne von *Anisodon grande* wurden am Naturhistorischen Museum beprobt:

Mandibular-Gebiss (adult):

38A (sin): p4-m3
38A (dex): p2, p4-m3
43B (sin): p2-m3
24C (sin): p3-m2
25aC (sin): p3-m3
33aC (sin): p3-m1, m3
34a (sin): p4-m2
24K (dex): p4-m3
23eO (sin): p4-m3

Die Zähne des Unterkiefers sind bunosenodont bzw. selenolophodont (siehe Anhang, Abb. 9). Generell sind der m2 und der m3 fast ident aufgebaut und die Unterscheidung der beiden Zähne ist äußerst schwierig. Charakteristisch für den m2 und m3 sind die zwei Halbmonde (mesial-Trigonid und distal-Talonid). Der größte Zahnhöcker ist allerdings das Metaconid, das vom Trigonid gebildet wird. Das Protoconid ist klein und das Paraconid ist nur eine kleine, unscheinbare Erhebung am Rand der Zahnkrone. Der distale Halbmond besteht aus dem Metalophid, das ist das Joch zwischen Hypoconid und Entoconid, welches beim Talonid ausgeprägter ist, als beim Trigonid. Das Hypoconid und Entoconid sind zwei gut ausgebildete Zahnhöcker. Distal kann zudem ein wulstiges Cingulum festgestellt werden. Das Trigonid (mesial) ist stets breiter als das Talonid (distal), wenn auch das Talonid in der Regel größer ist als das Trigonid. Als zuverlässiges Unterscheidungsmerkmal führt ZAPFE (1979) an, dass der

Zahnhöcker, der von Metaconid und Metastylid gebildet wird, wenn man ihn von lingual betrachtet, im Vergleich zum m2 stumpf wirkt. Außerdem ist die Grube des Trigonids, von occlusal betrachtet, beim m3 viel geräumiger als beim m2. Des Weiteren führt der Autor an, dass das externe Cingulum, falls es ausgebildet ist, zwischen dem Hypoconid und Protoconid beim m3 deutlicher ist, als beim m2. Die gefundenen m3 von *Anisodon grande* (Devínska Nová Ves) sind meist nur geringfügig angekau. Im Gegensatz zum m2 und m3 ist der m1 immer stark abgekau und er ist leicht zu erkennen aufgrund seiner geringen Größe. Die Morphologie dieses Zahnes ist ähnlich dem der hinteren Molaren, allerdings weist der m1 keinen Metastylid auf und das Trigonid ist auffallend kleiner als das Talonid. Der m1, m2 und m3 zeigen innerhalb der Art nur eine geringe Variabilität, was die Größe und die Proportionen angeht. Dies ist laut ZAPFE (1979) mit dem einfachen Bau der unteren Molaren zu begründen. Alle unteren Molaren haben zwei Wurzeln.

Der p4 weist im Gegensatz zum p3 und p2 eine molariforme Tendenz zur Ausbildung der zwei halbmondförmigen Joche auf. Der p4 besitzt gegenüber den Molaren kein Metalophid, denn das Entoconid und das Hypoconid sind voneinander getrennt. Das Paraconid ist zudem schwach ausgebildet und die Grube des Trigonids ist offen und weit. Das Metastylid fehlt hier wie beim m1 und das Metaconid bildet den höchsten Zahnhöcker. Auffallend ist auch, dass der Trigonid deutlich schmälere als der Talonid ist. Der p3 zeigt keine beginnende Molarisierung. Der größte Zahnhöcker ist das Protoconid. Das Metaconid zeigt stark variierende Ausbildungen, es kann das Protoconid in einigen Fällen sogar überragen bzw. mindestens so groß werden. Der p2 zeichnet sich durch eine enorme Variabilität aus. Er kann kegelförmig sein oder den hinteren Prämolaren gleichen. Die Krone des p2 ist durch ein prominentes Protoconid gekennzeichnet, von dem sich ein kurzes Joch zum Hypoconid zieht. Das Paraconid und Entoconid sind nur äußerst minimal ausgebildet. Generell sind die Prämolaren zweiwurzellig, beim p2 können die Zähne auch stiftförmig und einwurzellig sein. Die Prämolaren Zähne sind alle durch eine ausgeprägte Variabilität in der Form, im Umriss, in den Proportionen und in der Bewurzelung der Zähne gekennzeichnet (ZAPFE 1979).

Maxillar-Gebiss (adult):

23C (sin): P4-M2
 39xC (sin): M1-M3
 39xC (dex): M1-M3
 29FC (sin): M1-M2
 23xxC(dex): P4-M1
 40A (sin): M1-M3
 30BD (dex): M2-M3

39C (sin): M2-M3

42A (sin): M2-M3

Die Zähne des Oberkiefers von *Anisodon grande* sind lophodont (siehe Anhang, Abb. 8). Der M3 des Oberkiefers charakterisiert sich laut ZAPFE (1979) durch einen subquadratischen Umriss und die Zähne sind fast so breit wie lang, während beim M2 der Umriss mehr trapezförmig ist. Die Länge der prämolaren Zahnreihe im Oberkiefer beträgt etwa 41% der molaren Zahnreihe im Vergleich. Der M2 und M3 weisen eine große morphologische Ähnlichkeit auf. Die M3 sind meist weniger abgekaut als die M2. Das hängt vermutlich mit dem Grund zusammen, dass die hinteren Molare immer als letzte durchbrechen und keinen erhöhten Abkautungsgrad erlangen. Der M2 und M3 sind durch das Vorherrschen eines Para-, Meta-, Proto- und Hypocon und einer großen Zentralgrube charakterisiert. Für den M2 und M3 ist der Ectoloph, der aus einem großen konkaven Lappen besteht und einem kleinen, fast ebenen Lappen besteht, charakteristisch. Diese beiden Lappen werden durch den Metastyl getrennt. Der große Lappen bildet zudem die Außenwand des Paracons und der kleine Lappen liegt der Außenwand des Metacons an und steht nach distal weg. Der Paracon stellt einen deutlichen Höcker dar, der Metacon ist nicht so vollständig ausgebildet, denn von ihm geht ein Kamm, der sogenannte Metaloph, zum Hypocon hinüber. Charakteristisch ist, dass bei prämolaren Zähnen, dieser Metaloph zwischen dem Protocon und Metacon verläuft. Der Protocon ist beim M3 kräftig, freistehend und er ist mit dem Paracon durch den Protoloph verbunden, der einen Knoten, der Protoconulus, aufweist. Am Rand der Krone befindet sich ein starkes mesiales Cingulum. Der M3 ist zudem dreiwurzelig und er variiert in seiner Größe und in den Proportionen stärker als der M2. Beim M2 sorgt der nach mesial hervorspringende Parastyl für die Trapezform des M2. Unterschiedlich zum M3 ist zudem, dass der mesiale und distale Lappen des Ectolophs beim M2 etwa gleichgroß sind und der hintere ist gegenüber dem vorderen nur geringfügig versetzt. Folglich ist der Mesostyl in einer zentraleren Position als beim M3, wo sich dieser am Rand befindet. Des Weiteren ist der Metaloph beim M2 breiter und nicht so schlitzförmig wie beim M3. Hingegen ist der Protoloph des M3 ausgeprägter als beim M2. Hier ist nur der kräftige Protoconulus mit dem Paracon verbunden. Der M1 unterscheidet sich von den M2 und M3 durch die geringere Größe. Er ist auch trapezförmig bzw. quadratisch und er ist meistens sehr stark abgekaut. In der Morphologie gleicht dieser Zahn den anderen Molaren des Oberkiefers. Der Ectoloph weist hier zwei gleichgroße Hälften auf und der Mesostyl liegt mehr in der Mitte der Zahnlänge. Der Parastyl springt weniger buccal vor als der Mesostyl. Beim M2 und M3 ist ein umgekehrtes Verhältnis zwischen dem Parastyl und Mesostyl vorzufinden. Der Metacon ist spitz und eher weit vom Hypocon entfernt. Der Protoconulus bildet hier eine spitze Erhöhung und ist gelegentlich mit

dem Protocon durch einen niedrigen Grat verbunden, dieses Merkmal ist allerdings variabel. Sehr deutlich ist die Ausbildung eines mesialen und distalen Cingulums beim M1. Im Umriss zeigen alle drei Molaren nur geringe Schwankungen. Wie die Molaren ist der P4 auch dreiwurzelig. Kennzeichnend für die Prämolaren ist die Dominanz der drei Höcker (Proto-, Para- und Metacon), die durch Kämme miteinander verbunden sind. Der Protocon ist kräftig und mit dem Metacon verbunden durch den „Metalophen“ Kamm. Zudem ist der Protoconulus hier ein spitzer Höcker. Der Ectoloph ist hier flach und breit mit zwei kleinen Höckern (Paracon und Metacon). Proximal und distal der Krone befindet sich jeweils ein dickwulstiges Cingulum. Während der Parastyl hier deutlich ausgebildet ist, sind Mesostyl und Metastyl nur undeutlich erkennbar. Der P3 zeigt generell eine große Ähnlichkeit zum P4. Er unterscheidet sich in seiner subquadratischen Form und geringen Größe. Der P2 ist in seiner Form eher dreieckig. Der Ectoloph bildet dabei die Basis und der Protocon die Spitze des Dreiecks. Die Zahnkrone des P2 wird von einem großen Paracon dominiert und dahinter kann man einen undeutlichen Metacon erkennen.

Mandibular-Gebiss (juvenil):

21xB (dex): dp3-dp4
 N9 (dex): dp3-dp4
 23C (sin): dp3-dp4
 23C (dex): dp3-dp4
 21B (sin): dp4

Im Unterkiefer sind die Milchzähne dp3 und dp4 nur wenig abgekauht. Die Wurzeln dieser Zähne sind, wie für Milchzähne typisch, gespreizt. Der dp4 zeigt gelegentlich ein zweispitziges Metaconid (mit Metastylid). Das selbe Phänomen kann auch beim dp3, aber seltener, beobachtet werden. Der dp3 ist neben dem dp4 um einiges schlanker und er zeigt eine schmalere Trigonidregion. Während beim dp4 die Ausbildung des Paraconids variierte, ist dieser beim dp3 kräftig ausgebaut und es stellt einen selbstständigen Zahnhöcker dar. Das distale Cingulum ist beim dp4 unterschiedlich ausgeprägt, aber immer präsent. Das Trigonid ist gegenüber zum Talonid kleiner. Der dp3 zeigt im Gegensatz zum dp4 stärkere Schwankungen in der Zahngröße.

Maxillar-Gebiss (juvenil):

23G (dex): DP3
 23CD (sin): DP4
 21 (sin): DP4
 14 (sin): DP3-DP4

29C (sin): DP3-DP4

Die oberen Milchzähne ähneln sehr stark dem M1 des Dauergebisses, auch wenn jene kleiner sind. Der DP3 unterscheidet sich vom DP4 vor allem in seiner geringen Dimension. Es ist zu erwähnen, dass alle DP4, die noch neben den Molaren des Dauergebisses vorkamen, sehr stark abgekaut waren. Dies ist in Bezug auf die Microwear-Analyse ein wichtiges Kriterium, auf das im Späteren genauer eingegangen wird. Der DP4 führt im Milchgebiss eine ähnliche Funktion aus wie der M3 im Dauergebiss. Der DP4 ist an dem starken Vorspringen des Parastyls nach buccal und mesial zu erkennen. Außerdem sind die beiden Hälften des Ectolophs stark eingedrückt und der Ectoloph scheint nach buccal flach abzufallen. Diese Merkmale lässt eine Unterscheidung zum DP3 und M1 zu. Der DP3 ist etwa halb so groß wie der M1. Neben der geringeren Größe des DP3 im Vergleich zum DP4, lässt der DP3 einen höheren Abkautungsgrad zu erkennen. Weitere Unterscheidungsmerkmale zum DP4 sind, dass der Ectoloph des DP3 steiler nach buccal abfällt, der Parastyl schwächer entwickelt ist und sich weniger stark nach buccal neigt. Im Gesamten erscheint dieser Zahn gedrungener als der DP4. Eine starke Variabilität in der Morphologie, der Größe und der Proportionen kann laut ZAPFE (1979) beim DP3 und DP4 nicht erkennen.

Art	Name	Stückzahl*	Alter	Fundort/Herkunft	Sammlung
<i>Anisodon grande</i>		75	Mittelmiozän MN6	Devínska Nová Ves/ Theben-Neudorf- Spalte	NHMW
<i>Rhinoceros unicornis</i>	Indisches Panzernashorn	2	Rezent	Unbekannt	NHMW
<i>Rhinoceros sondaicus</i>	Javanashorn	8	Rezent	Java	NHMW
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	Sumatranashorn	4	Rezent	Unbekannt	NHMW
<i>Choeropsis liberiensis</i>	Zwergflußpferd	6	Rezent	Tiergarten Schönbrunn Wien	NHMW
<i>Bubalus arnee</i>	Wasserbüffel	4	Rezent	Tiergarten Schönbrunn Wien	NHMW
<i>Tapirus terrestris</i>	Flachlandtapir	4	Rezent	Unbekannt	NHMW
<i>Rangifer tarandus</i>	Rentier	15	Rezent	Norwegen (Wildfund)	UNW
<i>Alces alces</i>	Elch	8	Rezent	Nehrung?	UNW
<i>Muntiacus muntjak</i>	Indischer Muntjak	2	Rezent	Unbekannt	UNW
<i>Hyemoschus aquaticus</i>	Wassermoschustier	4	Rezent	Kamerun	UNW
<i>Tragulus sp.</i>	Kantschil	4	Rezent	Java	UNW
<i>Tragulus javanicus</i>	Kleinkantschil	4	Rezent	Java	UNW

Tab. 3: Anzahl der fossilen Proben sowie der rezenten Vergleichstiere

*Zahl der verwendeten Zähne pro Art

Abkürzungen im Text (siehe 5.4 Material)

5.5 Methode

Für die Durchführung der Microwear-Analyse müssen zunächst Abgüsse von den Versuchsobjekten genommen werden. Bei *Anisodon grande* wurden alle Zähne verwendet, die in einem guten Zustand zu sein schienen und bereits eine Abkautung zeigten. Bei den Vergleichstieren wurde bis auf eine Ausnahme der zweite Molar im Ober- und Unterkiefer beprobt, da dieser Zahn für diese Methode am besten geeignet ist. Man verwendet Zahnabgüsse, da ein kompletter Schädel nicht in ein Binokular passen würde und man somit die Zahnoberfläche nicht auf Spuren der Nahrung untersuchen könnte. Bevor man Abgüsse nimmt, muss als erster Schritt die Zahnoberfläche von Staub und anderen Verunreinigungen befreit werden. Zur Reinigung der Zähne wird Aceton verwendet, welcher auf einen Wattebausch aufgetragen wird. Mit geringem Druck wird die Oberfläche des Zahnes mehrmals abgewischt und somit gesäubert. Danach wird ein Wattestäbchen mit Aceton befeuchtet und die feineren Verunreinigungen werden abgetragen. Es ist darauf zu achten, dass die Watte beim Säubern nicht an den Objekten kleben bleibt. Anschließend wird eine zahnärztliche Polyvinylsiloxan-Abgussmaße („President Plus Jet Regular Body, Surface Activated“ von Coltène Whaledent) auf die Zahnoberfläche aufgetragen. Im Falle von *Anisodon grande* wurde diese Masse gezielt auf die Schmelzränder der Zahnkronen aufgetragen. Bei den oberen Molaren betraf das vor allem den Hypocon und den Ectoloph, der von Paracon und Metacon gebildet wird. Beim Nehmen der Abgüsse muss darauf geachtet werden, dass die Masse über den Schmelzrand hinaus aufgetragen wird, weil dies erleichtert den folgenden Arbeitsschritt. Die Abgussmasse trocknet innerhalb weniger Minuten. Als Nächstes werden „Schälchen“ für die Abgüsse gemacht, die später Formen für das Epoxidharz darstellen. Diese Formen werden aus einer selbstaushärtende Knetmasse („Lab-Putty, Activator Tube“ von Coltène whaledent) geformt. Diese Masse wird um den bereits gemachten Abguss angebracht. Wichtig ist dabei, dass der Rand der Form hoch ist und dass die Form waagrecht ist und selbstständig stehen kann. Nach circa zwölf Stunden können diese „Schälchen“ mit einem Epoxidharz („Araldite“ von Huntsman, „EpoFix Resin, Hardener“ von Struers) ausgefüllt werden. Das Harz wird vor der Verwendung zentrifugiert, um Blasenbildung in dieser flüssigen Substanz zu unterbinden. Bei den großen Abgüssen wie bei *Anisodon grande* und einigen Vergleichstieren, mussten die Schälchen bloß eingegossen werden. Bei kleineren Abgüssen wie z.B. bei *Hyemoschus aquaticus* oder *Tragulus javanicus*, musste unter einem Binokular mit Hilfe einer Pinzette und einer Präpariernadel vorsichtig gearbeitet werden. Das Kunstharz wurde dann nur tropfenweise auf den Abguss aufgetragen. Nach dem Ausfüllen der Formen muss das Harz circa zwölf Stunden trocknen.

Für die Microwear-Analyse wird die nun selbst hergestellte Rekonstruktion des Zahnschmelzes verwendet. Bei *Anisodon grande* waren diese Stücke etwa legosteingroß und relativ handlich. Kleinere Exemplare erforderten größere Präzision beim Arbeiten unter dem Mikroskop. Um die Merkmale der Microwear-Analyse erkennen und zählen zu können, wird am Mikroskop eine 35fache Vergrößerung eingestellt und das Mikroskop muss zudem mit einem 0,16 mm² (0,4 x 0,4) großen Raster im Okular ausgestattet sein. Dieses Netz ist für das Arbeiten mit der Microwear-Methode Voraussetzung. Die Größe dieses Rasters ist für diese Methode genormt, um Vergleiche mit anderen Tiergruppen anstellen zu können.

Für die Microwear-Untersuchung muss der Zahnschmelzrand der Zahnkrone unter Licht auf Abnutzungsspuren beobachtet werden. Im Unterschied zu anderen Methoden, die Fotomikrographie verwenden, werden die Informationen über die Merkmale bei der Microwear direkt vom Zahnabguss genommen. Da der Abguss transparent ist, kann das eintreffende Licht das Objekt gut durchleuchten und die auf dem Zahnschmelz sich befindenden Abnutzungsmerkmale werden durch das Beleuchten der Oberfläche sichtbar. Dabei reflektieren tief eingeritzte Merkmale das Licht weniger stark, als oberflächliche, flache Merkmale. Letztere brechen das Licht und leuchten regelrecht auf, weil sie nicht tief sind. Der Winkel des Lichtstrahles ist besonders wichtig, denn er steht in Abhängigkeit zu den Merkmalen, die man auf der Oberfläche sichtbar machen möchte. Im Allgemeinen ist das Verwenden eines flachen Lichtwinkels schräg zum Objekt zu empfehlen, allerdings sollte die Lichtquelle auch etwas bewegt werden um sicher zu sein, dass die Kratzer und Punkte vollständig ausgeleuchtet werden und alle Merkmale zu sehen sind. Man unterscheidet in der Microwear verschiedene qualitative Merkmale, die unter dem Binokular erkennbar sind. Diese kategorischen Kennzeichen werden gezählt und notiert. Pro Zahn wird der Raster an zwei verschiedenen Stellen des Zahnschmelzes positioniert um Zählungen durchzuführen. Somit erhält man pro Zahn zwei Zählungen. Aus diesen zwei Zählungen wird danach ein Mittelwert berechnet, der zum Vergleich mit anderen Tieren herangezogen wird, vor allem die Gesamtzahl der Kratzer (scratches) im Vergleich mit der Gesamtzahl der Gruben (pits) liefert ausschlaggebende Erkenntnisse. In dieser Untersuchung wurden folgende Merkmale beachtet: „small pits, large pits, puncture pits, fine scratches, coarse scratches, hypercoarse scratches und gouges“. „Small pits“ sind kleine, helle, flache Punkte, die ein Wechseln des Lichtes benötigen um sichtbar zu werden. Wenn sie direkt mit Licht bestrahlt werden, sieht man sie nicht. Wenn das Licht etwas sparsamer eingesetzt wird, leuchten diese Merkmale hell vor einem dunklen Hintergrund auf. Bei Huftieren, wie es die Chalicotherien sind, muss besonders darauf geachtet werden, dass man nur die stark hell aufleuchtenden „small

pits“ zählt. Unter dem Mikroskop erscheinen auch etwas dumpfer leuchtende Punkte an der Oberfläche, was vermutlich vom eintreffenden Licht reflektierte Flecken sind (BASTL, pers. komm.). Die „large pits“ sind meistens doppelt so groß „wie small pits“. Sie erscheinen, im Gegensatz zu den „small pits“, dunkel und tief. Es handelt sich hierbei um einen kleinen, in den Zahnschmelz eingedrückten Punkt. Diese Gruben müssen mit dem Licht direkt angestrahlt werden um ihre Dreidimensionalität erfassen zu können. „Puncture pits“ sind in ihrer Größe sehr variabel. Sie können einen Durchmesser von 0,03 mm und größere bis zu 0,1 mm aufweisen. In dieser Analyse wurden diese unterschiedlichen Größen der „puncture pits“ nicht berücksichtigt. Es handelt sich immer um große und tiefe Einkerbungen. Sie weisen immer einen durchgehenden Rand auf und ihre Form kann oval und rund sein. Sie sind leicht zu erkennen, da sie fest eingedrückt wurden und auffallend groß sind. Dieses Kennzeichen ist unter direktem Licht gut zu erkennen und es handelt sich hier auch um ein dunkles Merkmal. Die „fine scratches“ sind helle und sehr dünne Kratzer, die unter spärlichem Lichteinfluss gut zu erkennen sind. Es sind meist sehr feine und leuchtende Strukturen im Zahnschmelz, die das Licht sehr gut wiedergeben. Außerdem sind sie nicht tief in den Schmelz eingeritzt. Der „coarse scratch“ unterscheidet sich vom „fine scratch“, da er tiefer und breiter ist. Als nächstes Charakteristikum der Zahnoberfläche wird der „hypercoarse scratch“ unterschieden. Dieser ist sehr tief, breit und er erscheint immer dunkel, weil er das Licht nicht gut bricht. Das letzte Merkmal, das bei dieser Untersuchung berücksichtigt wurde, ist der sogenannte „gouge“. „Gouges“ sind herausgebrochene Strukturen des Zahnschmelzes. Sie weisen keine genau verlaufenden Grenzen auf. Sie sind generell großflächig und sie sind recht auffällig. Es handelt sich hier um eine beträchtliche Beschädigung des Zahnschmelzes. Die „Gouges“ werden hinsichtlich ihrer Anwesenheit oder ihres Fehlens erfasst, sie werden nicht gezählt. Die durchschnittliche Gesamtzahl der „pits“ und „scratches“ wird im Anschluss mit den Ergebnissen der rezenten, herbivoren Huftiere, deren Microwear ebenfalls in dieser Studie erfasst wurde, verglichen. Da die typische Ernährungsweise von den rezenten Tieren bekannt ist, gibt ein Vergleich Aufschluss über die Nahrungspräferenz der Chalicotherien. Durch diesen Vergleich kann festgestellt werden, ob sich die Tiere von *Anisodon grande* vorwiegend von Blättern (engl. „leaf-browser“) oder Gras (engl. „grazer“) ernährt haben. Man unterscheidet ebenfalls „mixed feeder“, das sind Tiere, die sich saisonal oder saisonal unabhängig abwechselnd von Blättern und Gras ernähren. Sie nehmen neben Blättern und Früchten zusätzlich eine große Menge an Gras auf. Bei den Nichtgrassfressern („browser“) werden jene differenziert, die vorwiegend Blätter fressen oder Früchte verzehren. Die Häufigkeit der verschiedenen Kratzer und Gruben, die auf dem Zahnschmelz erkannt werden, gibt zudem Auskunft über die Beschaffenheit der Nahrung.

Beispielsweise werden große und tiefe „large pits“ und „puncture pits“ als Indizien für das Fressen von Früchten betrachtet. Ein Vorfinden von vielen groben Spuren („coarse wear“) deutet auf das Verzehren von harter Nahrung wie z.B. harte Früchte, Nüsse, Samen, Rinde und Holz hin. Viele „pits“ und „gouges“ verweisen auf stark verschmutzte Nahrung, die einen hohen Anteil an mineralischen Stoffe, wie z.B. Sand oder Splitt, enthielt. Dieses Phänomen wird auch als „dirty browsing“ bezeichnet. Das Vorfinden einer hohen Anzahl an „scratches“, die als gemischt („fine/coarse“) oder „coarse“ eingestuft werden, und wenigen „pits“, deutet auf grasfressende Tiere. Klassische Blattäser zeigen eine unauffällige Microwear mit wenigen „fine scratches“ und „pits“. Erwähnenswert ist an dieser Stelle, dass Blattnahrung als weich betrachtet wird, weil Blätter generell kaum Phytolithe oder andere abrasive Substanzen enthalten, die den Zahnschmelz beschädigen könnten. Aus diesem Grund hinterlässt der Verzehr von Blättern nur geringfügig Abnutzungsspuren auf den Zähnen. Frucht dominierte „browser“ haben hohe „large pits“-Zählungen, „puncture pits“ und vorwiegend „coarse bzw. hypercoarse scratches“. (SOLOUNIAS & SEMPREGON 2002; SEMPREGON et al. 2004; SEMPREGON et al. 2011).

5.6 Ergebnisse und Diskussion

Für die Microwear-Analyse konnten von 75 Abgüssen von *Anisodon grande* schlussendlich 10 Stück, das entspricht 13%, verwendet werden. Die Abgüsse der rezenten Tiere waren in einem besseren Zustand als die fossilen, hier konnten 22% (14 von 65) der Abgüsse untersucht werden. Eine Microwear-Analyse war größtenteils aufgrund von verunreinigter Zahnschmelzoberflächen nicht durchführbar. Die fossilen Zähne waren vermutlich nach der Ausgrabung zur besseren Erhaltung mit einer Substanz lackiert worden, die sie allerdings für diese Methode leider unbrauchbar machte. Außerdem wurden von adulten *Anisodon grande* ausschließlich molare Zähne verwendet. Unter den zehn verwendeten Objekten, waren drei Milchzähne für die Microwear-Untersuchung geeignet. Die Zahnoberfläche von *Anisodon grande* erscheint im Licht unter dem Mikroskop rau und stark beansprucht. Man kann auf den ersten Blick einen starken Gebrauch der Zähne feststellen. SEMPREGON et al. (2011) bestätigen diese Diagnose, auch sie konstatieren eine starke Abrasion bei *Anisodon grande*. Der Zahnschmelz von *Anisodon grande* ist durch die Anwesenheit von Hunter-Schreger-Bänder (HSB) gekennzeichnet. Hunter-Schreger-Bänder sind ein optisches Phänomen des Zahnschmelzes, das durch Lichtbrechung und die innere Struktur des Zahnschmelzes entsteht. HSB sind eine dreidimensionale Struktur, die

durch die Schichtung von kreuzgegenständig angeordneten Schmelzprismen gebildet wird. Aufgrund dieser inneren Struktur des Zahnschmelzes erscheint der Zahnschmelz unter geringer Vergrößerung dunkel und hell gestreift. Dieses Charakteristikum wurde bereits von VON KOENIGSWALD (1999) in *Moropus elatus*, *Ancylotherium pentelicum*, „*Nestoritherium*“ *sinese*, *Chalicotherium* und *Metaschizotherium* beobachtet. VON KOENIGSWALD et al. (2010) bezeichnen die Art der HSB bei Chalicotherien je nach Lage als U-förmig bzw. transversal. Transversale Hunter-Schreger-Bänder wurden auch bei den Equiden entdeckt. Bei *Anisodon grande* konnten vertikale Hunter-Schreger-Bänder beobachtet werden. Diese Anordnung der HSB konnte auch bei den Nashörnern des Vergleichsmaterials beobachtet werden. VON KOENIGSWALD et al. (2010) bestätigen die Präsenz von vertikal orientierten HSB bei den Rhinocerotidae. Die Abgüsse des Zahnschmelzes von *Anisodon grande* und den rezenten Rhinocerotiden waren verblüffend ähnlich. Innerhalb der Entwicklung der HSB können auch Modifikationen bzw. Tendenzen erkannt werden. VON KOENIGSWALD (1999) bezeichnet die transversale bzw. wellenförmige Orientation der HSB (z.B. bei Pferde) als ein primitives Charakteristikum. Die U-förmigen HSB von Chalicotherien und Brontotheriiden und die vertikal angeordneten HSB bei den Nashörnern stellen ein abgeleitetes Stadium in der Entwicklung der Hunter-Schreger-Bänder dar. Vertikale HSB reduzieren anscheinend die Abnutzung des Zahnschmelzes und sie vermindern die Belastung an der Grenze zwischen dem Dentin und dem Zahnschmelz (engl. Enamel Dentine Junction, kurz EDJ), was in Anbetracht der Microwear-Analyse laut SEMPREBON et al. (2011) von Wichtigkeit sein könnte (VON KOENIGSWALD 1999; VON KOENIGSWALD et al. 2010).

Es wurde bereits erklärt, dass Chalicotherien im Allgemeinen als Blattäser eingestuft werden. SEMPREBON et al. (2011) untermauern diesen Aspekt indem sie zahlreiche Arten von diesen krallentragenden Huftieren im Zuge einer Microwear-Analyse untersuchten. Sie stellen die Chalicotherien entweder zur Gänze in die Gruppe der blätterfressenden Herbivoren oder zwischen „grazer“ und „browser“, als sogenannte „mixed feeder“. SEMPREBON et al. (2011) beschäftigten sich ebenfalls mit den Ernährungsgewohnheiten von *Anisodon grande*. Ihre Untersuchungen stimmen mit den hier erhaltenen Ergebnissen überein. Es wurde festgestellt, dass *Anisodon grande* eine sehr starke Abrasion des Zahnschmelzes aufweist. Die Microwear-Analyse ergibt, dass diese Gruppe eine in sich ähnliche Abnutzung vorzeigt, somit liegt eine geringe Variation innerhalb *Anisodon grande* vor. Die Zahnoberfläche ist insbesondere durch das Vorfinden von groben Abnutzungsspuren („coarse wear“) gekennzeichnet. Innerhalb der Gruben

(„pits“) werden „large“ und „puncture pits“ als „coarse wear“ betrachtet. Als grobe Merkmale des Zahnschmelzes werden auch die „coarse“ und „hypercoarse scratches“ oder die „gouges“ gesehen. Zu dieser Feststellung kamen auch SEMPREBON et al. (2011) in ihren Untersuchungen. Auffallend ist bei dieser Chalicotherien-Art, dass die Versuchsobjekte allesamt zahlreiche „large pits“ und viele „puncture pits“ aufweisen. Zudem war die Zahl der „scratches“ im Gesamten mittel bis hoch. Hier ist zu beachten, dass die groben Merkmale wie „coarse“ und „hypercoarse scratches“ feine Merkmale wie „fine scratches“ überlagern und jene somit unkenntlich machen (BASTL, pers. komm). Dies könnte auch der Grund sein, warum sehr wenige „fine scratches“ entdeckt wurden, aber die Zahl der „coarse“ und „hypercoarse scratches“ mittel bis hoch war. Laut SEMPREBON et al. (2011) scheinen die vorliegende Kennzeichen der Abnutzung auf eine harte Nahrung zurückzugehen wie z.B. harte Früchte, Samen und Nüsse. Außerdem könnte auch das Verzehren von Rinde und Ästen eine Rolle bei der Ernährung von *Anisodon grande* gespielt haben. Die große Anzahl an „large“ und „puncture pits“ ist laut SEMPREBON et al. (2011) ein Indikator für eine fruchtdominierte Ernährungsweise. „Gouges“ konnten nur bei drei von zehn Individuen festgestellt werden, somit kann das Fressen von Pflanzenteilen, die aus dem Erdreich stammen und harte Substanzen wie z.B. Splitt ausgeschlossen werden. Die Zahl der „small pits“ ist mittelmäßig bis hoch.

Der Vergleich der Chalicotherien-Art *Anisodon grande* mit den rezenten Vergleichstieren (siehe Tab. 5) zeigt, dass die Ernährung von *Anisodon grande* mit der der Nashörner überwiegend übereinstimmt (siehe Abb. 3-6). Die Zählungen der „scratches“ und „pits“ der Nashörner deckt sich mit jenen der Chalicotherien. Die Nashorn-Arten *Rhinoceros sondaicus* und *Dicerorhinus sumatrensis* sind „browser“, sie ernähren sich von Zweigen, Lianen und Stauden und leben in tropischen Regenwäldern. Die Nashorn-Art *Rhinoceros unicornis* bevorzugt Auwälder mit Sumpflvegetation und frisst vorwiegend Gräser, Wasserpflanzen und Baumzweige. Man kann anhand von Abb. 3 erkennen, dass *Rhinoceros unicornis* mehr „scratches“ als die anderen zwei Nashorn-Arten aufweist, was darauf beruhen könnte, dass diese Art ein „mixed feeder“ ist und auch einen großen Anteil an Grasnahrung zu sich nimmt. Für alle Nashörner kommt auch das Fressen von Früchten in Frage (SCHENKEL 1987). Wie man anhand der „large“ und „puncture pits“ erkennen kann (siehe Abb. 4-6), ergänzen Nashörner und die Art *Anisodon grande* ihre Ernährung mit Früchten. Abbildung 4-6 zeigt, dass auch die Flachlandtapire neben Blättern auch Früchte zu sich nehmen. Die schematische Auswertung zeigt allerdings, dass die hier untersuchten Flachlandtapire weniger Hinweise für eine fruchtdominierte Ernährung geben als die Chalicotherien, denn sie besitzen weniger „large“ und „puncture pits“. Interessant ist, dass

auch der Kleinkantschil (*Tragulus javanicus*) Überschneidungen mit *Anisodon grande* innerhalb der gesamten „scratch-“ und „pit“-Zählungen zeigt, obwohl diese Tiere neben Blättern, Knospen und Früchten auch Insekten fressen. Diese Art zeigt allerdings in dieser Untersuchung keine „puncture pits“. *Hyemoschus aquaticus* (Afrikanisches Hirschferkel) weist generell eine ähnliche Ernährungsweise wie der Kleinkantschil (*Tragulus javanicus*) auf. Diese Tiere verzehren neben pflanzlicher Kost aus Blättern, Knospen, Früchte auch tierische Kost wie z.B. Insekten, Fische, Kleinsäuger und Aas. *Hyemoschus aquaticus* zeigt bei der Microwear-Analyse keine eindeutige Überschneidung mit der Nahrungspräferenz von *Anisodon grande*. Außerdem konnte hier kein Hinweis für eine Frugivorie festgestellt werden (Abb. 6). Für diese Untersuchung besonders bedeutend ist, dass *Anisodon grande* keine Nahrungspräferenz mit den Grasfressern *Bubalus arnee* (Wasserbüffel) und *Rangifer tarandus* (Rentier) teilt. Während der Wasserbüffel Kräuter, Sumpf- und Wasserpflanzen verzehrt, nehmen Rentiere neben Gräser, Kräuter, Blätter auch Pilze und Flechten zu sich. Die verwendeten Rentierzähne zeigten interessanterweise auch ein Vorkommen von „puncture pits“. Es ist wahrscheinlich, dass diese Tiere aus den nördlichen Breiten ihre Ernährung auch mit Früchten von Büschen und Sträuchern ergänzen. In den Diagrammen (Abb. 3-5) erfolgt die Trennung zwischen den „browser“ und „grazer“ ziemlich eindeutig. Es scheint, dass die Nashörner und Chalicotherien sehr ähnliche Nahrungsgewohnheiten haben, die auf Zweigen, Früchten, Blättern und Rinde basiert. Für nähere Aussagen über die Nahrungspräferenzen der einzelnen Tiergruppen, müsste man eine größere Anzahl an Vergleichstieren pro Art verwenden. Dies hätte allerdings den Rahmen dieser Diplomarbeit gesprengt und war hier leider nicht möglich. Die Untersuchungen der juvenilen Zähne zeigen, im Gegensatz zu den Studien von SEMPREGON et al. (2011), dass diese drei verwendeten Zähne annähernd gleich viele Kratzer und Gruben aufweisen wie erwachsenen Tiere. Da juvenile Zähne einen dünneren Zahnschmelz aufweisen, könnte es sein, dass die hier verwendeten juvenilen Chalicotherien bereits ein subadultes Stadium erreicht hatten und aus diesem Grund ähnliche Resultate wie die adulten Tiere in der Microwear erreichten (BASTL, pers. komm).

Die Ergebnisse der durchgeführten Microwear-Analyse der Art *Anisodon grande* zeigen, dass diese Tiere Blattäser waren, die eine Vorliebe zu Früchten (Samen, Nüsse, Früchte) hatten und zusätzlich harte Pflanzenteile wie Rinde oder Holz, z.B. in Form von Ästen, zu sich nahmen. SEMPREGON et al. (2011) bezeichnen diesen Typ als „fruit browser“. Der „fruit-dominated browser“ zeigt in der Microwear im Gegensatz zum „mixed feeder“ und „leaf-dominated browser“ eine hohe Anzahl von „large pits“ und ausschließlich dieser Typ besitzt „puncture pits“

im Zahnschmelz. SEMPREBON et al. (2011) berichten, dass die zwei Arten *Anisodon grande* und *Chalicotherium goldfussi* die stärkste Abnutzung des Zahnschmelzes unter den beprobten Chalicotherien aufweisen. Die genauen Ursachen wodurch eine so grobe Abnutzung des Zahnschmelzes, wie sie bei *Anisodon grande* im Zuge der Microwear-Analyse festgestellt wurde, entstehen kann, sind bislang noch ungeklärt. SEMPREBON et al. (2011) führen neueste Untersuchungen an, die in Erwägung ziehen, dass in manchen Fruchtschalen und tropischen Blättern große Phytolithe bzw. eine große Anzahl dieser Kalziumoxalatkristalle eingelagert sind, die zur Abrasion der Zähne beitragen. SEMPREBON et al. (2011) weisen auf die Möglichkeit hin, dass diese Phytolithe zum Teil für die grobe Natur der „scratches“ und die hohe Zahl der groben Kratzer verantwortlich sein könnten, die vorwiegend bei fruchtefressenden Tieren vorkommen. Für die zahlreichen groben Kratzer in der Microwear von *Anisodon grande* könnten aber auch mineralische Substanzen (Staub) auf der Pflanzennahrung verantwortlich sein, die wiederum auf einen trockenen Lebensraum hindeuten würden (NAGEL, pers. komm). Aus diesem Grund kann ebenfalls ein trockenes Habitat für die Chalicotherien aus Devínska Nová Ves in Betracht gezogen werden. SEMPREBON et al. (2011) erwähnen, dass eine große Anzahl an „gouges“ und „small pits“ für einen offenen und trockenen Lebensraum typisch sind. *Anisodon grande* zeigt mäßig viele „small pits“, allerdings kaum „gouges“. Nichtsdestotrotz kann ein trockener Standort nicht ausgeschlossen werden. Es besteht die Möglichkeit, dass die vielen groben Kratzer durch mineralischen Staub oder durch Phytolithe in der Nahrung entstanden sind (SOLOUNIAS & SEMPREBON 2002; SEMPREBON et al. 2011).

BERGER (1950) stellte ein zahlreiches Vorkommen von Steinkernen der Art *Celtis hyperionis* in der Spaltenfüllung von Neudorf an der March fest. Es handelt sich hierbei um die Steinkerne aus den Früchten des Zürgelbaums (*Celtis*). Es ist durchaus möglich, dass die dort lebende Säugetierfauna unter anderem die Früchte von *Celtis* zu sich genommen hat. Diese Steinfrüchte besitzen ein fleischiges Mesokarp und einen harten Kern, der in Neudorf in einer Vielzahl fossil vorgefunden wurde. Die fossilen Kerne bestehen nur aus dem Endokarp, sie enthalten kein Mesokarp oder Endosperm mehr und auf diese Weise konnten sie über Jahrmillionen erhalten bleiben. Von rezenten Arten dieser Familie weiß man, dass die Früchte im Herbst wohlschmeckend süß sind. Sie stellen für viele Vögel und Säugetiere eine beliebte Nahrung dar und ihr Same wird somit weit verbreitet (SEMPREBON et al. 2011). Der Zürgelbaum ist nach BERGER (1950) ein toleranzfähiges Florenelement, das auch auf sandigen, schotterigen und wasserarmen Böden gedeiht. Diese Bermerkung würde auch sehr gut mit der Aussage von

ZAPFE (1979) übereinstimmen, der die Lokalität Neudorf-Spalte als trockenen Wald bezeichnet, da es sich zu dieser Zeit um ein Randgebiet der Paratethys handelte und man am Rande der Karpathen, wo Neudorf liegt, tiefgründige Verkarstungen feststellen konnte. Das Gebiet war folglich küstenähnlich und es beinhaltete senkrechte Spalten, die einsturzgefährdet waren und die der Fauna von Neudorf vermutlich zum Verhängnis wurden (ZAPFE 1979). Diese Spalten füllten sich im Lauf der Zeit mit Sediment an und bildeten später die Lagerstätten von der fossilen Fauna und Flora von Devínska Nová Ves. *Celtis* kommt unter anderem auf wasserarmen, steilen Abhängen, in Küstennähe oder an Berghängen bis 1000m Höhe vor (BERGER 1950). Laut ZAPFE (1979) ist *Celtis* ein Charakterbaum der Karstgebiete im Jungtertiär. Andere Autoren bezeichnen den Zürgelbaum als ein Element der Aulandschaften bzw. Auwaldränder, was auch für das Mittelmiozän von Neudorf an der March zutreffend sein könnte (MAI 1995). Es bleibt zu erwähnen, dass *Celtis* eine breite ökologische Toleranz vorweist. Der Zürgelbaum wächst unter gemäßigten bis subtropischen Bedingungen. Manche Arten wachsen in Wäldern oder an Flussläufen und andere wiederum bevorzugen trockenere Standorte. Zudem ist sein Vorkommen und seine Wuchsform artabhängig (SEMPREBON et al. 2011). Wie bereits an früherer Stelle erwähnt wurde, bevorzugten Tiere der Gattung *Anisodon* (Chalicotheriinae) generell bewaldete und feuchte Lebensräume. Die Microwear-Analyse zeigte, dass die Chalicotherien der Art *Anisodon grande* eine stark abrasive Nahrung zu sich nahmen. Da die genauen Hintergründe dieser starken Abnutzung noch nicht gelöst sind, können keine eindeutigen Schlüsse zur Umwelt von Devínska Nová Ves getroffen werden. Es ist möglich, dass die starke Abrasion durch kleine mineralische Stoffe entstanden ist, was auf ein trockeneres Habitat mit viel Staub hinweisen würde. Es kann aber auch sein, dass Phytolithe in Früchten und anderen Substanzen oder harte Pflanzenteile, wie Rinde und Holz, für dieses „coarse wear“ verantwortlich ist. Zu beachten ist, dass die Microwear-Analyse vor allem die Spuren im Zahnschmelz wiedergibt, die am Ende des Lebens der Tiere entstanden sind. Möglich wäre, dass sich die Tiere vor ihrem Tod in einem trockeneren Habitat aufhielten. Der küstenähnliche Bereich, wo den Tieren das Gelände zum Verhängnis wurde, könnte diesbezüglich in Frage kommen. Es ist aus diesem Grund auch möglich, dass die Landschaft in Devínska Nová Ves ein Mosaik aus verschiedenen ökologischen Standorten dargestellt hat und *Anisodon grande* ein geschlossenes Habitat mit feuchten und trockenen Standorten bot.

Die für die Microwear-Methode beprobten Zähne wurden zudem vermessen. Es wurde jeweils die Länge und die Breite des Zahnes (in mm) notiert. In Tab. 6-13 (siehe Anhang) können die Messungen nachvollzogen werden und in Abb. 10-14 (siehe Anhang) wird schematisch die

Größenentwicklung der Zähne, die innerhalb der Chalicotherien stattgefunden hat, wiedergegeben. Die gewonnenen Daten wurden mit aus der Literatur bekannten Messdaten in Relation gesetzt. Es wurden jene Zähne für den Vergleich herangezogen, die in der Literatur dokumentiert waren. Abb. 10 lässt erkennen, dass die untermiozäne Art aus der Unterfamilie Schizotheriinae *Phyllotillon naricus* noch kleine Zähne besaß. Im Vergleich mit der großen, obermiozänen Art *Ancylotherium pentelicum*, die aus der selben Unterfamilie stammt, kann man eine große Kluft innerhalb der Messdaten erkennen. Dieses Schema zeigt sehr anschaulich, dass eine Größenzunahme innerhalb der schizotheriinen Chalicotherien stattgefunden hat. Die *Anisodon* Art aus dem obermiozän von Mazedonien *Anisodon macedonicus* zeigt einen Abwärtstrend innerhalb der Gattung *Anisodon*, was die Zahngröße betrifft. Wie bereits an früherer Stelle diskutiert wurde, gilt das auch für die späteren Mitglieder der Gattung *Anisodon* z.B. *Anisodon wuduensis* und *Anisodon sivalense*. *Anisodon grande* stellt neben *Ancylotherium pentelicum* eines der größten Tiere unter den Chalicotherien dar. Abb. 10 zeigt zudem, dass die oberen Molaren der chalicotheriinen Chalicotherien beinahe quadratisch sind. Wohingegen die Messdaten für die Vertreter der Schizotheriinae eine rechtwinklige Form bestätigen. Die Messungen der M1 im Oberkiefer (Abb. 11) der Chalicotherien lassen erkennen, dass *Metaschizotherium bavaricum* ein recht kleines Tier war. Der Kontrast zu *Ancylotherium* ist eindeutig. Der M1 des Oberkiefers bestätigt die etwa gleichlangen Seitenverhältnisse der *Anisodon*-Zähne im Oberkiefer. Abb. 12 zeigt, dass die Zähne der Unterkiefer bei den Vertretern der Schizotheriinae und Chalicotheriinae einen rechtwinkligen Umriss aufweisen. Anhand dieses Diagramms kann erkannt werden, dass die eozäne Gattung *Litholophus* von sehr geringer Größe im Vergleich zu den post-eozänen Chalicotherien gewesen sein muss. Wie COOMBS (2009) berichtet, ist *Metaschizotherium fraasi* größer als *Metaschizotherium bavaricum*. Die Messungen der Länge und Breite bestätigten diese Feststellung. Interessant ist auch, dass *M. fraasi* wie *M. bavaricum*, die fast zur selben Zeit wie *Anisodon grande* lebten und anscheinend auch ähnliche Habitate bewohnten, kleiner waren als *Anisodon grande*. In Abb. 13 wird deutlich, dass die chalicotheriinae Art *Chalicotherium goldfussi* aus dem Obermiozän etwas größer als *Anisodon grande* war. Wie bereits erklärt wurde, erwähnt FRANZEN (2007), dass der Körper zur dritten Potenz und die Zähne in der zweiten Potenz im Laufe der Entwicklung der Säugetiere an Größe zunehmen. Wie man auch mit Hilfe dieser Zahnmessungen erkennen kann, kann innerhalb der Chalicotherien ein Trend zur Größenzunahme bis ins Obermiozän festgestellt werden. Ab dem Pliozän scheinen die schlechteren Umweltbedingungen, die vor allem auf die globale Klimaabkühlung zurückzuführen sind, einen Einfluss auf die Körpergröße der Chalicotherien gehabt zu haben. Diese Tendenz kann sehr gut innerhalb der Gattungen *Anisodon* und

Anclyotherium beobachtet werden (siehe *Anclyotherium hennigi*, unter 1.4.7).

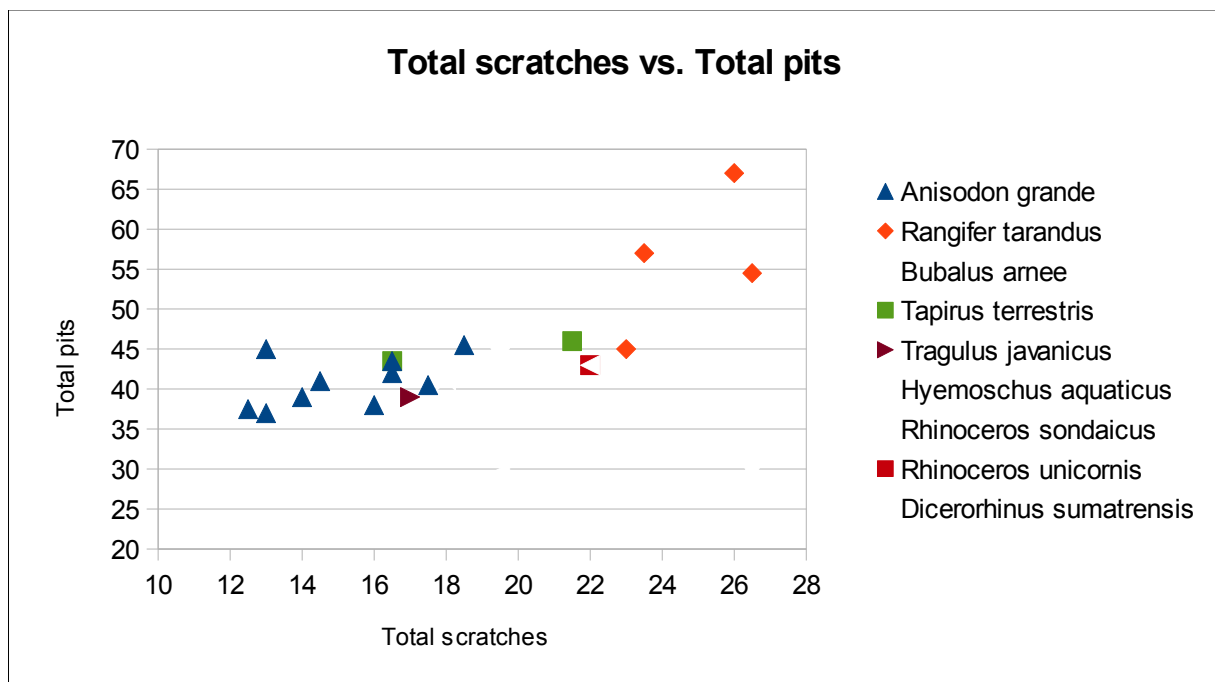


Abb. 3: Vergleich der Gesamtzahl der „scratches“ mit der Gesamtzahl der „pits“ pro Art.

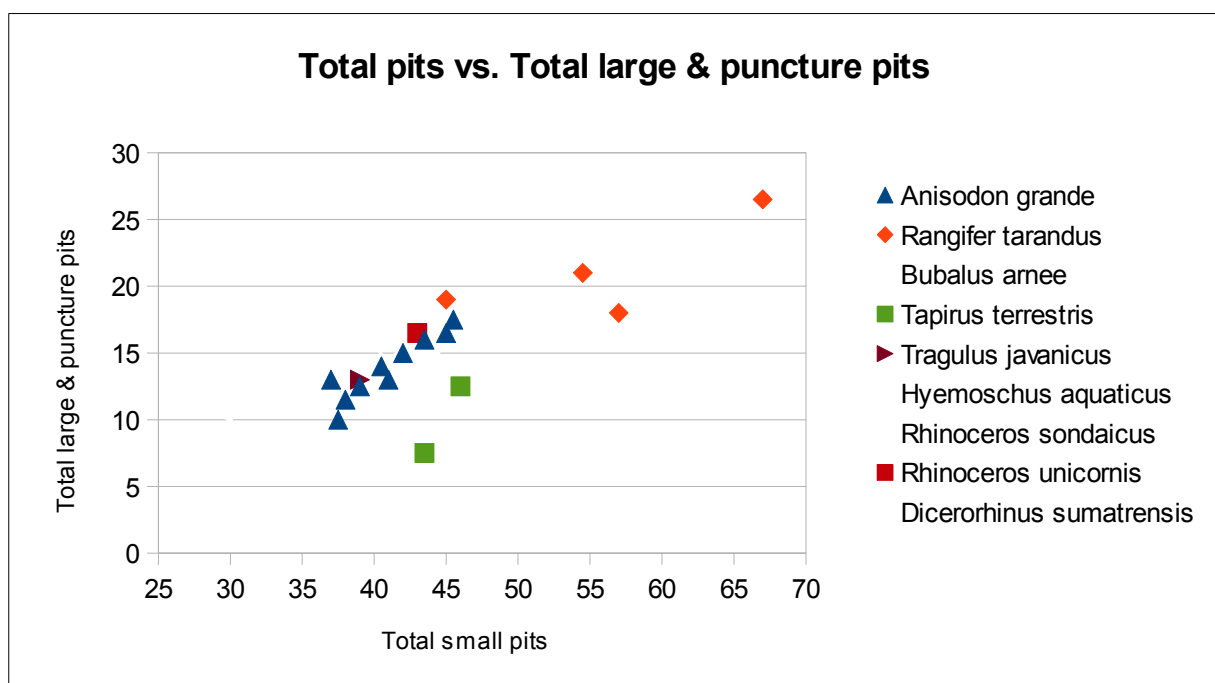


Abb. 4: Vergleich der gesamten „pits“ mit den gesamten „large“ und „puncture pits“ pro Art.

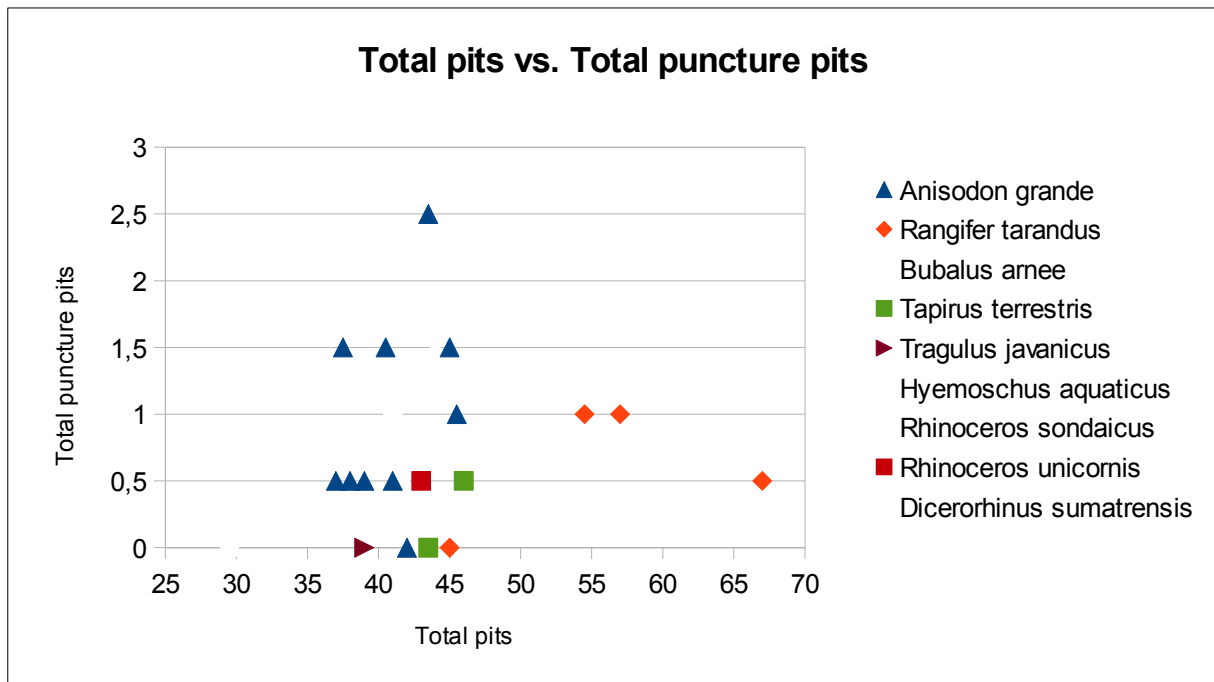


Abb. 5: Vergleich der Gesamtzahl der „pits“ mit der Gesamtzahl der „puncture pits“.

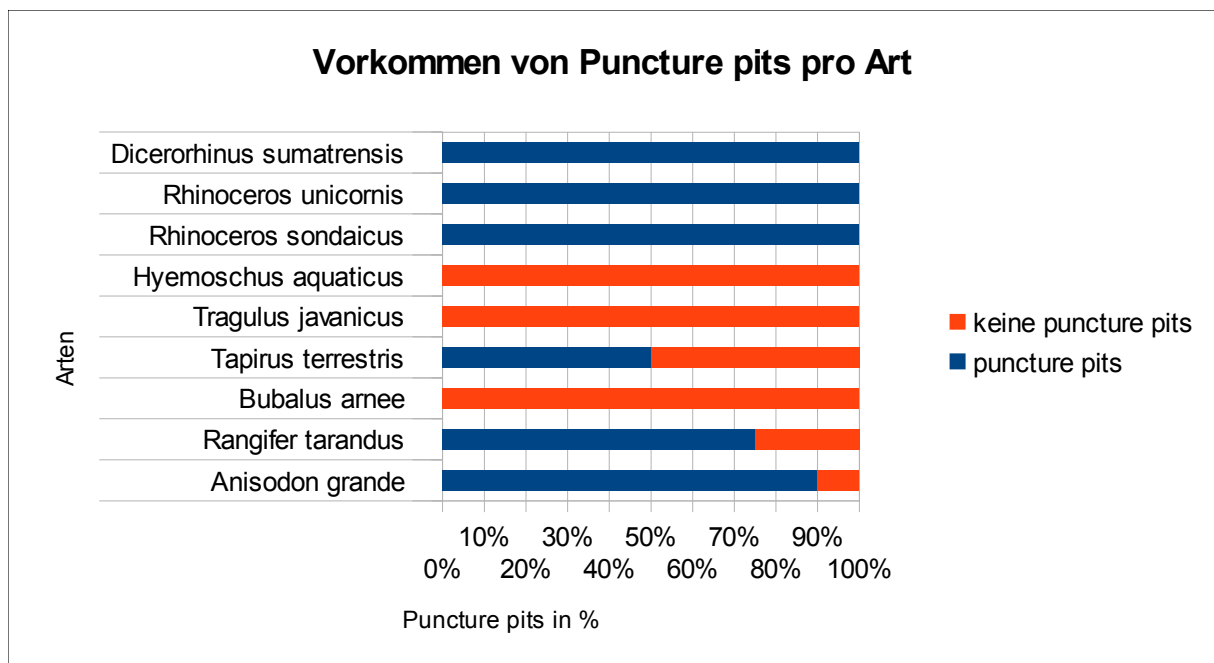


Abb. 6: Vorfinden von „puncture pits“ bei verschiedenen Herbivoren.

6. Worterklärungen und Abkürzungen

Mio. = Millionen

J. = Jahre

Tab. = Tabelle

Abb. = Abbildung

Hrsg. = Herausgeber

NHMW = Naturhistorisches Museum Wien

NMB = Naturhistorisches Museum Basel

GRIP = Greek-Iranian-Province

ELMA = European Land Mammal Ages

ELMMZ = European Land Mammal Mega-Zones

HSB = Hunter-Schreger-Bänder

EDJ = Enamel Dentine Junction

dex = dexter (rechts)

sin = sinister (links)

OK = Oberkiefer

UK = Unterkiefer

M = Molar (Mahlzahn) des Oberkiefers

m = Molar (Mahlzahn) des Unterkiefers

P = Prämolare (Vormahlzahn) des Oberkiefers

p = Prämolare (Vormahlzahn) des Unterkiefers

Caninus = Eckzahn

Incisivus = Schneidezahn

occlusal = in Aufsicht, von oben

buccal = zur Wangenseite hin

lingual = zur Zungenseite hin

mesial = zur Zahnbogenmitte hin

distal = von der Zahnbogenmitte weg

anterior = vorne

posterior = hinten

Cingulum = Schmelzwulst

Trigonid = anteriorer Zahnteil gebildet durch Meta-, Para-, Protoconid (Zahnhöcker der unteren Molaren)

Talonid = posteriorer Zahnteil gebildet durch Hypo- und Entoconid (Zahnhöcker der unteren Molaren)

Paracon = Höcker der oberen Prämolaren und Molaren, buccale Position

Metacon = Höcker der oberen Prämolaren und Molaren, distale Position

Protocon = Höcker der oberen Prämolaren und Molaren, linguale Position

Hypocon = Höcker der oberen Molaren, linguale Position

Paraconulus = vis à vis von Paracon

Metaconulus = vis à vis von Metacon

Protoconulus = vis à vis von Protoconulus

Hypoconulus = vis à vis von Hypocon

Metapodien = Sammelbegriff für Mittelhand- und Mittelfußknochen

Mt = Metatarsus (Mittelfußknochen)

Mc = Metacarpus (Mittelhandknochen)

Digit = Strahl

Astragalus = Sprunggelenk

Femur = Oberschenkel

Tibia = Schienbein

7. Literaturverzeichnis

Agustí J., Antón M. (2002): Mammoths, Sabertooths and Hominids. 65 Million Years of Mammalian Evolution in Europa. Columbia University Press, New York.

Anquetin J., Antoine P.-O., Tassy P. (2007): Middle Miocene Chalicotheriinae (Mammalia, Perissodactyla) from France, with a discussion of chalicotheriine phylogeny. Zoological Journal of the Linnean Society, 151: 577-608.

Bahlburg H., Breitzkreuz C. (2008): Grundlagen der Geologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.

Bai B., Wang Y., Meng J. (2010): New Craniodental Materials of *Litholophus gobiensis* (Perissodactyla, 'Eomoropidae') from Inner Mongolia, China, and Phylogenetic Analyses of Eocene Chalicotheres. American Museum Novitates, American Museum of Natural History, 3688: 1-26.

Bin B., Wang Y., Meng J. (2011): Early Eocene Chalicothere *Litholophus* with hoof-like unguals. Journal of Vertebrate Paleontology, 31(6): 1387-1391.

Berger W. (1950): Ein Massenvorkommen von *Celtis hyperionis* UNG. aus dem Miozän von Neudorf an der March. Österreichische botanische Zeitschrift, Wien, 97: 101-104.

Berger W., Zabusch F. (1952): Die Pflanzenreste aus den obermiozänen Ablagerungen der Türkenschanze in Wien (vorläufiger Bericht). Aus den Sitzungsberichten der Österr. Akademie der Wissenschaften, Mathem.- naturw. Kl., Abt. 1, Wien, 159: 501-507.

Berger W. (1953): Pflanzenreste aus den obermiozänen Ablagerungen von Wien-Hernals. Ann. Naturhist. Museum Wien, Wien, 59: 141-153.

Berger W. (1968): Pflanzenreste aus dem Mittelmiozän (Laaer Schichten) von Laa an der Thaya in Niederösterreich. Mitt. Geol. Ges., Wien, 61: 1-5.

Borissiak A.A. (1946): A new chalicothere from the Tertiary of Kazakhstan. Akad. Nauk. SSSR, Trudy Paleont. Inst., 13(3): 1-134.

Buchholtz C. (1988): Rinder. In: Grzimeks Enzyklopädie. Säugetiere. Kindler, München, 5: 360-417.

Campbell N.A, Reece J.B. (2008): Biologie. Pearson Studium, München.

Colbert E.H. (1934): Chalicothere from Mongolia and China in the American Museum. Bulletin of the American Museum of Natural History, 67: 353-387.

Coombs M.C (1975): Sexual Dimorphism in Chalicotheres (Mammalia, Perissodactyla). Systematic Zoology, 24: 55-62.

Coombs M.C. (1983): Large Mammalian Clawed Herbivores: A comparative Study. American Philosophical Society, New Series, Vol. 73, 7: 1-96.

Coombs M.C. (1989): Interrelationships and Diversity in the Chalicotheriidae. In: Pronthero D.R., Schoch R.M (Hrsg.): The Evolution of Perissodactyls. Clarendon Press/Oxford University Press, New York/Oxford, 438-457.

Coombs M.C (1998): Chalicotheriidae. In: Janis C.M, Scott K.M, Jacobs L.L (Hrsg.): Evolution of Tertiary mammals of North America. Cambridge University Press, Melbourne, 560-568.

Coombs M.C. (2009): The chalicothere *Metaschizotherium bavaricum* (Perissodactyla, Chalicotheriidae, Schizotheriinae) from the Miocene (MN5) Lagerstätte of Sandelzhausen (Germany): description, comparison, and paleoecological significance. Päläontologische Zeitschrift, 83: 85-129.

Cuvier G. (1822): Recherches sur les Ossements Fossiles, 2nd edn, Vol.5, Paris.

De Bonis L., Bouvrain G., Koufos G., Tassy P. (1995): Un Crane de Chalicothère (Mammalie, Perissodactyla) du Miocene Superieur de Macedonie (Grece): Remarques sur la Phylogenie des Chalicotheriinae. Paleovertebrata, 24: 135-176.

Deng T. (2009): Late Cenozoic Environmental Changes in the Linxia Basin (Gansu, China) as indicated by Cenograms of Fossil Mammals. *Vertebrata Palasiatica*. 10: 282-298.

Depéret C. (1892): La faune de mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) et quelques autres localités du bassin du Rhône. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 5: 1-93.

Eisenberg J.F, Groves C.P, MacKinnon K. (1987): Tapire. In: *Grzimeks Enzyklopädie. Säugetiere*. Kindler, München, 4: 598-608.

Faupl P. (2003): *Historische Geologie. Eine Einführung*. Facultas, Stuttgart.

Filhol H. (1891): Études sur les mammifères fossiles de Sansan. *Ann. Sciences géologiques*, 21: 1-319.

Franzen J.L. (2007): *Die Urpferde der Morgenröte. Ursprung und Evolution der Pferde*. Spektrum Akademischer Verlag, München.

Frey W., Lösch R. (2010): *Geobotanik. Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.

Froehlich D.J. (1999): Phylogenetic Systematicx of Basal Perissodactyls. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(1): 140-159.

Gaudry A. (1862): *Animaux fossiles et Géologie de l'attique*. 75: 1-474.

Geist V., Baskin L. (1988): Renhirsche (Gattung Rangifer). In: *Grzimeks Enzyklopädie. Säugetiere*. Kindler, München, 5: 242-257.

Geraads D., Spassov N., Kovachev D. (2001): New Chalicotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) from the Late Miocene of Bulgaria, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(3): 596-606.

Geraads D., Saraç G. (2003): Chalicotheriidae from the middle Miocene hominoid locality of

Çandir (Turkey). Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 240: 233-234.

Geraads D., Spassov N., Kovachev D. (2006): The Bulgarian Chalicotheriidae (Mammalia): an update. Rev. Paléontol. Genève, 25: 429-437.

Geraads D., Tsoukala E., Spassov N. (2007): A skull of *Ancylotherium* (Chalicotheriidae, Mammalia) from the Late Miocene of Thermopigi (Serres, N. Greece), and the Relationships of the Genus. Journal of the Vertebrate Paleontology, 27(2): 461-466.

Gill T.N. (1872): Arrangement of the families of mammals with analytical tables. Smithsonian Miscellaneous Collections, 11: 1-98.

Gregor H.-J. (1980): Ein neues Klima- und Vegetations-Modell für das untere Sarmat (Mittelmiozän) Mitteleuropas unter spezieller Berücksichtigung floristischer Gegebenheiten. Verh. Geol. B.-A., Wien, 3: 337-353.

Guérin C., Pickford M. (2004): *Ancylotherium cheboitense* nov. sp., nouveau Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène supérieur des Tugen Hills (Kénya). C.R. Paleovol 4: 225-234.

Heissig K. (1999): Family Chalicotheriidae. In: Rössner G.E., Heissig K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 189-192.

Heissig K. (2009): The early Vallesian of Atzelsdorf (Late Miocene, Austria). 11. Rhinocerotidae and Chalicotheriidae (Perissodactyla). Ann. Naturhist. Mus. Wien, 111(A): 619-634.

Holbrook L.T. (2001): Comparative osteology of early Tertiary tapiromorphs (Mammalia, Perissodactyla). Zoological Journal of the Linnean Society, 132: 1-54.

Hooker J.J., Dashzeveg D. (2004): The Origin of Chalicotheres (Perissodactyla, Mammalia). Paleontology, 47: 1363-1386.

Khan M.A., Iqbal M., Akhtar M., Hassan M. (2009): Chalicotheres in the Siwaliks of Pakistan, Pakistan Journal of Zoology, 41: 429-435.

Kirchgeßner M. (1996): Tierernährung. Leitfaden für Studium, Beratung und Praxis., DLG-Verlag, Frankfurt a. Main.

Klingel H. (1987): Unpaarhufer. In: Grzimeks Enzyklopädie. Säugetiere. Kindler, München, 4: 550-556.

Koufos G.D. (2012): New material of Chalicotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) from the Late Miocene of Axios Valley, Macedonia (Greece) with the description of a new species. *Annales de Paléontologie*, 98: 203-224.

Lartet É. (1837): Note sur les ossements fossiles des terrains tertiaires de Simorre, de Sansan, etc., dans le département du Gers, et sur la découverte récente d'une mâchoire de singe fossile. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 4: 85-93.

Lartet É. (1837): In: de Blainville HMD. Rapport sur un nouvel envoi de fossiles provenant du dépôt de Sansan. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 5: 417-427.

Lehmann U. (1996) Paläontologisches Wörterbuch. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.

Lucas S.G., Schoch R.M. (1989) Taxonomy and Biochronology of Eomoropus and Grangeria, Eocene Chalicotheres from the Western United States and China. In: Pronthero D.R., Schoch R.M (Hrsg.): The Evolution of Perissodactyls. Clarendon Press/Oxford University Press, New York/Oxford, 422-437.

Mai D.H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Gustav Fischer Verlag, Jena.

Matthew W.D. (1929): Critical observations upon Siwalik mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 56: 437-560.

Matthew W.D., Schaub S. (1943): Die Vorderextremitäten von *Ancylotherium pentelicum* Gaudry und Lartet. *Schweiz Paleontol. Abh.* 64: 1-36.

McKenna M.C., Bell S.K. (1997): Classification of Mammals Above the Species Level.

Columbia University Press, New York.

Mein P. (1999): European Miocene Mammal Biochronology. In: Rössner G.E., Heissig K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 25-38.

Moeller W. (1987): Nebengelenktiere. In: Grzimeks Enzyklopädie. Säugetiere. Kindler, München, 4: 578-604.

Mottl M. (1958): Weitere Säugetierreste aus dem Sarmat von St. Stephan aus dem Lavanttal, Kärnten. Carinthia II, Mitteilungen des Naturhistorischen Landesmuseum für Kärnten, 46-48.

Osborn H.F. (1913): *Eomorphus*, an American Eocene chalicothere. Bulletin of the American Museum of Natural History, 32: 261-274.

Osborn H.F. (1929): The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. U.S. Geol. Survey, Monograph, 55: pp. 953, pls. 236, figs. 797, Washington.

Pronthero D.R., Schoch R.M. (1989): Origin and Evolution of the Perissodactyla: Summary and Synthesis. In: Pronthero D.R., Schoch R.M. (Hrsg.): The Evolution of Perissodactyls. Clarendon Press/Oxford University Press, New York/Oxford, 504-529.

Radinsky L.D. (1964): Notes on Eocene and Oligocene fossil localities in Inner Mongolia. American Museum Novitates, American Museum of Natural History, 2180:1-11.

Robin K. (1988): Hirschferkel. In: Grzimeks Enzyklopädie. Säugetiere. Kindler, München, 5: 120-123.

Roussiakis S.J., Theodorou G.E. (2001): *Ancylotherium pentelicum* (Gaudry & Lartet 1856) (Perissodactyla, Mammalia) from the classic Locality of Pikermi (Attica, Greece), stored in the Paleontological and Geological Museum of Athenes. Geobios 34(5): 563-584.

Saraç G., Kaya T., Geraads D. (2002): *Ancylotherium pentelicum* (Perissodactyla, Mammalia) from the Upper Miocene of central and western Turkey. Geobios, 35: 241-251.

Schaefer H., Zapfe H. (1971): *Chalicotherium grande* Blainv. und *Chalicotherium goldfussi* Kaup. Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel, 81: 157-199.

Schenkel R. (1987): Nashörner. In: Grzimeks Enzyklopädie. Säugetiere. Kindler, München, 4: 610-642.

Schmidt-Nielsen (1999): Physiologie der Tiere. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg/Berlin.

Schwarzbach M. (1993): Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.

Solounias N., Semprebon G. (2002): Advances in the Reconstruction of Ungulate Ecomorphology with Application to Early Equids. American Museum Novitates, American Museum of Natural History, 3366: 1-49.

Semprebon G.M., Godfrey L.R., Solounias N., Sutherland M.R., Jungers W.L. (2004): Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? Journal of Human Evolution 47: 115-144.

Semprebon G.M., Sise P.J., Coombs M.C. (2011) Potential Bark and Fruit Browsing as Revealed by Stereomicroscopy Analysis of the Peculiar Clawed Herbivores Known as Chalicotheres (Perisodactyla, Chalicotheriidae), J. Mammal Evol. 18: 33-55.

Stanley S. (2001): Historische Geologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg/Berlin.

Steininger F.F (1999): The Continental European Miocene. Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronology of the Miocene „European Land Mammal Mega-Zones“ (ELMMZ) and the Miocene „Mammal-Zones (MN-Zones)“. In: Rössner G.E., Heissig K.: The Miocene Land Mammals of Europe, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 9-24.

Thenius E. (1989) Zähne und Gebiß der Säugetiere. In: Niethammer J., Schliemann H., Starck D. (Hrsg.), Handbuch der Zoologie, Bd. VIII Mammalia, Walter de Gruyter, Berlin/New York.

Thome K.N. (1998): Einführung in das Quartär. Zeitalter der Gletscher. Springer-Verlag,

Berlin/Heidelberg.

Tsartsidou G., Simcha L.V., Albert R.M, Miller-Rosen A., Efstratiou N., Weiner S. (2007): The phytolithe archaeological record: strengsts and weaknesses evaluated based on a quantitive modern reference collection from Greece. *Journal of Archaeological Science*, 34: 1262-1275.

Qiu Z.X. (2002): *Hesperotherium* – a new genus of the last chalicotheres. *Vertebrata Palasiatica*, 40: 317-325.

Xue X.X., Coombs M.C. (1985): A new species of *Chalicotherium* from the upper Miocene of Gansu Province, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5: 336-344.

Zapfe H. (1948): Die Säugetierfauna aus dem Unterpliozän von Gaiselberg bei Zistersdorf in Niederösterreich. *Jahrbuch der geologischen Bundesanstalt*, Wien, 93:83-97.

Zapfe H. (1949): Eine mittelmiozäne Säugetierfauna aus einer Spaltenfüllung bei Neudorf an der March (CSR). *Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathem.-nat. Kl.*, 173-181.

Zapfe H. (1967): *Ancylotherium* im Obermiozän des Wiener Beckens. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien*, 71: 401-411.

Zapfe H. (1976): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSSR). *Chalicotherium grande* (BLV.) *Sitzungsberichte der Österr. Akademie der Wissenschaften, Mathem.-naturw. Kl., Abt. 1*, 185: 91-112.

Zapfe H. (1979): *Chalicotherium grande* (Blainv.) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Děvinská Nová Ves), Tschechoslowakei. *Neue Denkschriften Naturhistorisches Museum Wien*, 2: 1-182.

Ziegler B. (1980): *Allgemeine Paläontologie. Einführung in die Paläontologie Teil 1*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart.

Ziegler B. (2008): *Paläontologie. Vom Leben in der Vorzeit*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart.

Von Koenigswald W., Sander P.M. (1997): Tooth Enamel Microstructure. A.A. Balkema, Rotterdam, Brookfield.

Von Koenigswald W., Holbrook L.T., Rose K.D. (2010): Diversity and evolution of Hunter-Schreger-Band configuration in tooth enamel of perissodactyla mammals. Acta Palaeontologica Polonica, 56: 11-32.

Wang C.-W. (1961): The Forests of China - with a survey of Grasland and Desert Vegetation. Harvard University, Cambridge/Massachusetts.

Wehrli H. (1939): Die Chalicotherien aus den Dinotheriensanden Rheinhessens. Mitt. Reichsst. f. Bodenforschg. Zweigst. Darmstadt, V. Folge, 20: 26-33.

Internetquellen:

<http://www.iucnredlist.org>

abgerufen am 8.5.2013

8. Anhang

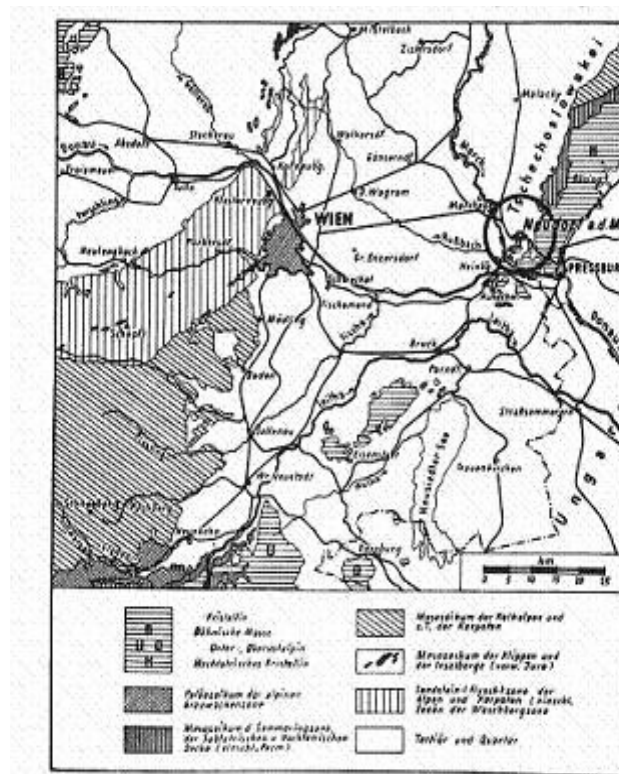


Abb. 7: Lage des Fundorts Devínska Nová Ves (Neudorf an der March) (ZAPFE 1979).

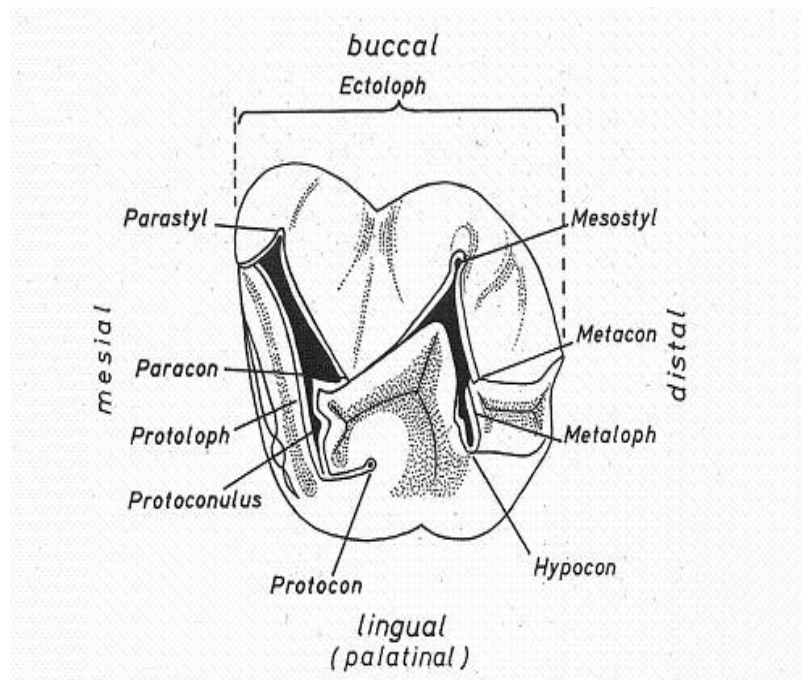


Abb. 8: Zahnkrone des oberen Molaren (M2 sin) von *Anisodon* (ZAPFE 1979).

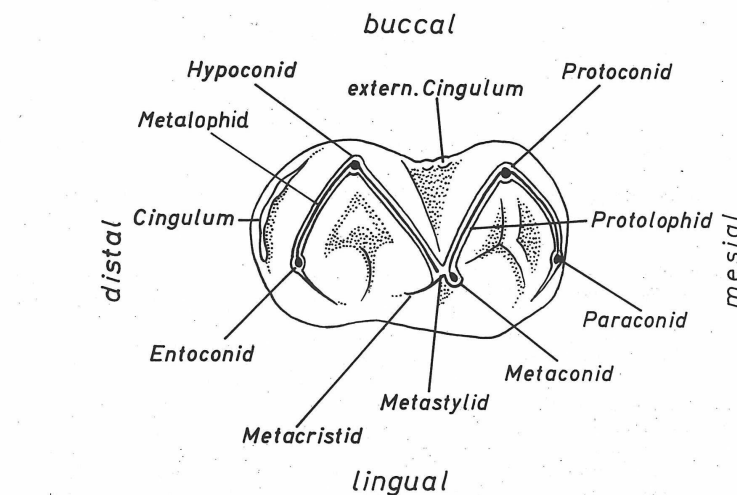


Abb. 9: Zahnkrone des unteren Molaren (m2 sin) von *Anisodon* (ZAPFE 1979).

Art/Inv.-Nr.	UK/OK	sin	dex	Anmerkung
<i>Rhinoceros unicornis</i>				
37591	UK	M2	M2	
<i>Rhinoceros sondaicus</i>				
4296	UK/OK	M2	M2	Juveniles Tier
7066	UK/OK	M2	M2	
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>				
1500	UK/OK	M2	M2	
1500	OK	M2	M2	
<i>Choeropsis liberiensis</i>				
7230	UK	M2-M3	M2-M3	
7230	OK	M2	M2	
<i>Bubalus arnee</i>				
22721	UK/OK	M2	M2	
<i>Tapirus terrestris</i>				
5199	UK/OK	M2	M2	
<i>Rangifer tarandus</i>				
2258/2	UK/OK	M2	M2	
1350	UK	M2	M2	
1417b	OK	M2	M2	
1417c	OK	M2	M2	
1417f	OK	M2	M2	
1417h	UK	M2	M2	
1417j	UK		M2	
<i>Alces alces</i>				
1066b	UK/OK	M2	M2	
1066a	UK/OK	M2	M2	
<i>Muntiacus muntjak</i>				
LB/5	OK	M2	M2	
<i>Hyemoschus aquaticus</i>				
1623	UK/OK	M2	M2	
<i>Tragulus sp.</i>				
1624	UK/OK	M2	M2	
<i>Tragulus javanicus</i>				
2101	UK/OK	M2	M2	

Tab. 4: Verwendete Zähne der rezenten Vergleichstiere aus dem NHMW und dem Institut für Paläontologie (Wien).

Nummer	Taxon	fine scratches			coarse scratches			hypercoarse scratches			scratches	
		1.Z	2.Z	Mittelwert	1.Z	2.Z	Mittelwert	1.Z	2.Z	Mittelwert	gesamt	
23cD (OK, sin, DP4)	Anisodon grande	3	2	2,5	8	11	9,5	5	4	4,5	16,5	
21 (OK, sin, DP4)	Anisodon grande	5	3	4	10	12	11	2	1	1,5	16,5	
14 (OK, sin, DP4)	Anisodon grande	2	3	2,5	12	5	8,5	2	8	5	16	
24C (UK, sin, M2)	Anisodon grande	5	3	4	10	11	10,5	2	6	4	18,5	
34a (UK, sin, M2)	Anisodon grande	4	6	5	4	15	9,5	3	3	3	17,5	
42A (OK, sin, M3)	Anisodon grande	4	5	4,5	4	8	6	4	1	2,5	13	
23eO (UK, sin, M2)	Anisodon grande	5	4	4,5	6	8	7	1	2	1,5	13	
30BD (OK, dex, M2)	Anisodon grande	5	4	4,5	6	7	6,5	1	2	1,5	12,5	
29FC (OK, sin, M1)	Anisodon grande	6	4	5	7	9	8	1	2	1,5	14,5	
40A (OK, sin, M1)	Anisodon grande	4	4	4	7	6	6,5	3	4	3,5	14	
1417c (OK, dex, M2)	Rangifer tarandus	6	7	6,5	14	16	15	4	5	4,5	26	
1417f (OK, sin, M2)	Rangifer tarandus	6	8	7	15	17	16	4	3	3,5	26,5	
1417f (OK, dex, M2)	Rangifer tarandus	7	7	7	13	15	14	2	3	2,5	23,5	
2258/2 (OK, dex, M2)	Rangifer tarandus	8		8	12		12	3		3	23	
22721 (OK, sin, M2)	Bubalus amee	5	6	5,5	18	16	17	6	2	4	26,5	
5199 (UK, sin, M2)	Tapirus terrestris	7	7	7	12	11	11,5	2	4	3	21,5	
5199 (OK, sin, M2)	Tapirus terrestris	6	4	5	8	6	7	5	4	4,5	16,5	
2101 (UK, sin, M2)	Tragulus javanicus	5		5	8		8	4		4	17	
1623 (UK, dex, M2)	Hyemoschus aquaticus	4	5	4,5	15	12	13,5	3	5	4	22	
1623 (OK, dex, M2)	Hyemoschus aquaticus	5	6	5,5	10	9	9,5	6	3	4,5	19,5	
7066 (OK, sin, M2)	Rhinoceros sondaicus	5	6	5,5	7	10	8,5	4	4	4	18	
7066 (OK, dex, M2)	Rhinoceros sondaicus	6	6	6	8	12	10	2	2	2	18	
37591 (UK, dex, M2)	Rhinoceros unicornis	7	8	7,5	10	14	12	4	1	2,5	22	
1500 (OK, sin, M2)	Dicerorhinus sumatrensis	4	2	3	12	13	12,5	4	4	4	19,5	
Nummer	Taxon	small pits			large pits			puncture pits			pits gesamt	Gouges 0-1
		1.Z	2.Z	Mittelwert	1.Z	2.Z	Mittelwert	1.Z	2.Z	Mittelwert		
23cD (OK, sin, DP4)	Anisodon grande	23	31	27	16	14	15	0	0	0	42	1
21 (OK, sin, DP4)	Anisodon grande	31	24	27,5	17	10	13,5	2	3	2,5	43,5	1
14 (OK, sin, DP4)	Anisodon grande	27	26	26,5	11	11	11	1	0	0,5	38	0
24C (UK, sin, M2)	Anisodon grande	31	25	28	19	14	16,5	0	2	1	45,5	0
34a (UK, sin, M2)	Anisodon grande	29	24	26,5	9	16	12,5	2	1	1,5	40,5	0
42A (OK, sin, M3)	Anisodon grande	29	28	28,5	15	15	15	1	2	1,5	45	0
23eO (UK, sin, M2)	Anisodon grande	23	25	24	12	13	12,5	0	1	0,5	37	0
30BD (OK, dex, M2)	Anisodon grande	26	29	27,5	8	9	8,5	1	2	1,5	37,5	1
29FC (OK, sin, M1)	Anisodon grande	27	29	28	14	11	12,5	0	1	0,5	41	0
40A (OK, sin, M1)	Anisodon grande	26	27	26,5	12	12	12	0	1	0,5	39	0
1417c (OK, dex, M2)	Rangifer tarandus	40	41	40,5	28	24	26	0	1	0,5	67	0
1417f (OK, sin, M2)	Rangifer tarandus	35	32	33,5	25	15	20	1	1	1	54,5	1
1417f (OK, dex, M2)	Rangifer tarandus	34	44	39	17	17	17	0	2	1	57	0
2258/2 (OK, dex, M2)	Rangifer tarandus	26		26	19		19	0		0	45	1
22721 (OK, sin, M2)	Bubalus amee	23	22	22,5	8	6	7	0	0	0	29,5	0
5199 (UK, sin, M2)	Tapirus terrestris	39	28	33,5	14	10	12	0	1	0,5	46	0
5199 (OK, sin, M2)	Tapirus terrestris	38	34	36	8	7	7,5	0	0	0	43,5	0
2101 (UK, sin, M2)	Tragulus javanicus	26		26	13		13	0		0	39	0
1623 (UK, dex, M2)	Hyemoschus aquaticus	28	28	28	15	15	15	0	0	0	43	0
1623 (OK, dex, M2)	Hyemoschus aquaticus	18	20	19	10	11	10,5	0	0	0	29,5	0
7066 (OK, sin, M2)	Rhinoceros sondaicus	29	30	29,5	10	13	11,5	1	0	0,5	41,5	1
7066 (OK, dex, M2)	Rhinoceros sondaicus	25	28	26,5	11	16	13,5	1	1	1	41	1
37591 (UK, dex, M2)	Rhinoceros unicornis	26	27	26,5	15	17	16	0	1	0,5	43	0
1500 (OK, sin, M2)	Dicerorhinus sumatrensis	28	31	29,5	11	15	13	1	2	1,5	44	1

Tab. 5: Zählungen der Microwear-Analyse von *Anisodon grande* und rezentem Vergleichsmaterial.

Messungen der Länge und Breite (in mm) von unteren Backenzähnen													
Nr.	dex/sin	P2		P3		P4		M1		M2		M3	
adult		L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
38A	sin					18,8	14,0	26,2	16,3	24,2	20,0	37,5	20,7
38A	dex	10,5	9,0			18,7	13,5	26,0	16,7	34,8	20,0	36,9	22,0
43B	sin	11,8	8,9	16,4	13,0	22,5	16,6	29,9	19,2	39,4	24,4	45,7	27,2
24C	sin			14,0	10,7	20,6	15,2	27,5	18,6	37,2	22,6		
25aC	sin			16,4	12,4	22,3	16,2	29,6	20,5	38,4	24,4	42,6	25,4
33aC	sin			14,9	11,7	21,8	16,5	31,2	20,6			43,4	25,6
34a	sin					24,0	18,0	29,9	19,4	37,6	24,4		
24K	dex					20,2	14,8	28,1	17,4	37,1	22,8	39,5	21,9
23eO	sin					22,0	15,9	28,5	19,7	38,2	24,2	40,5	26,1

Tab. 6: Messungen der Länge und Breite (in mm) von unteren Backenzähnen von *Anisodon grande* (adult) aus Devínska Nová Ves.

Messungen der Länge und Breite (in mm) von oberen Backenzähnen													
Nr.	dex/sin	P2		P3		P4		M1		M2		M3	
adult		L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
23C	sin					32,0	30,9	45,7	40,2	45,2	42,1		
39xC	sin							32,4	32,9	43,6	41,4	42,9	45,9
39xC	dex							32,8	34,1	43,4	40,2	44,1	45,2
29FC	sin							34,3	35,9	46,7	43,2		
23xxC	dex					21,2	20,1	30,1	30,6				
40A	sin							33,7	32,9	46,4	42,5	43,4	45,7
30BD	dex											41,8	43,1
39C	sin									47,4	40,5	48,5	41,8
42A	sin									44,3	42,1	46,6	45,5

Tab. 7: Messungen der Länge und Breite (in mm) von oberen Backenzähnen von *Anisodon grande* (adult) aus Devínska Nová Ves.

Nr.	dex/sin	Höhe der Mandibel	Höhe der Mandibel
		unter M1	unter M3
38A	sin		
38A	dex	47,5	56,0
43B	sin		
24C	sin		
25aC	sin	54,5	
33aC	sin	40,4	70,5
34a	sin	50,1	65,8
24K	dex		
23eO	sin	48,9	

Tab. 8: Messungen der Höhe der Mandibel (in mm) von *Anisodon grande* aus Devínska Nová Ves.

Messungen der Länge und Breite (juvenil)					
Nr.	dex/sin	DP3		DP4	
juvenil		L	B	L	B
21xB	dex	18,6	9,8	21,1	13,3
N9	dex	17,9	9,2	20,9	12,2
23C	sin	17,8	10,1	21,0	12,8
23C	dex	16,9	9,3	21,1	12,3
21B	sin			21,8	12,8

Tab. 9: Messungen der Länge und Breite (in mm) von unteren Backenzähnen von *Anisodon grande* (juvenil) aus Devínska Nová Ves.

Messungen der Länge und Breite (juvenil)					
Nr.	dex/sin	DP3		DP4	
juvenil		L	B	L	B
23G	dex	17,7	17,0		
23CD	sin			21,5	20,0
21	sin			25,6	24,0
14	sin	16,4	14,7	21,8	21,5
29C	sin	16,3	15,4	22,1	20,6

Tab. 10: Messungen der Länge und Breite (in mm) von oberen Backenzähnen von *Anisodon grande* (juvenil) aus Devínska Nová Ves.

Oberkiefer M3 im Längen-Breiten-Vergleich

	Länge	Breite
<i>Anisodon grande</i>	42,9	45,9
<i>Anisodon grande</i>	44,1	45,2
<i>Anisodon grande</i>	43,4	45,7
<i>Anisodon grande</i>	41,8	43,1
<i>Anisodon macedonicus</i>	39,5	40,0
<i>Anisodon macedonicus</i>	40,1	40,4
<i>Anisodon macedonicus</i>	40,9	40,0
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	62,5	53,0
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	71,5	49,5
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	54,0	50,0
<i>Phyllotillon naricus</i>	43,7	36,3
<i>Phyllotillon naricus</i>	41,8	35,9
<i>Phyllotillon naricus</i>	48,3	38,2

Tab. 11: Längen-Breiten-Vergleich des M3 im Oberkiefer verschiedener Chalicotherien (COOMBS 2009; KOUFOS 2012).

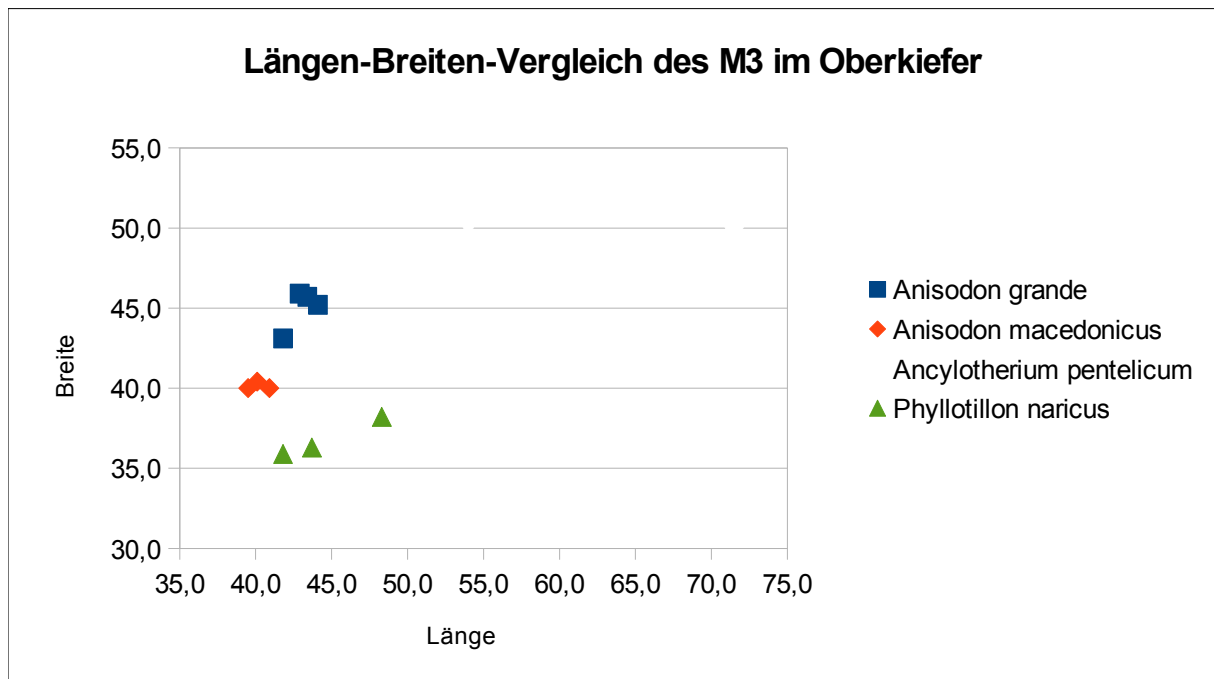


Abb. 10: Diagramm zur Veranschaulichung des Längen-Breiten-Verhältnisses am M3 des Oberkiefers von fossilen Chalicotherien.

Oberkiefer M1 im Längen-Breiten-Vergleich

	Länge	Breite
<i>Anisodon grande</i>	32,8	34,1
<i>Anisodon grande</i>	34,3	35,9
<i>Anisodon grande</i>	30,1	30,6
<i>Anisodon grande</i>	33,7	32,9
<i>Anisodon grande</i>	45,7	40,2
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	30,1	25,6
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	29,1	25,7
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	31,0	25,5
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	48,0	41,2
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	45,0	46,0
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	49,4	42,8
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	45,0	40,5

Tab. 12: Längen-Breiten-Vergleich des M1 im Oberkiefer verschiedener Chalicotherien (COOMBS 2009; BAI et al. 2010; KOUFOS 2012).

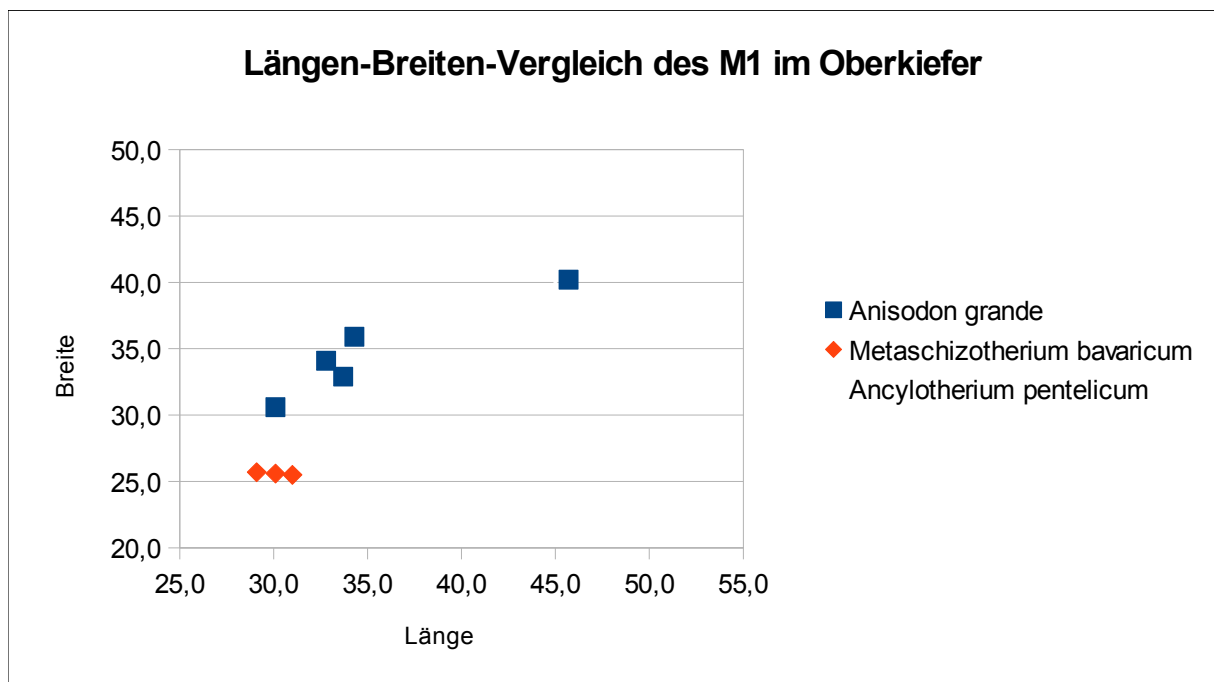


Abb. 11: Diagramm zur Veranschaulichung des Längen-Breiten-Verhältnisses am M1 des Oberkiefers von fossilen Chalicotherien.

Unterkiefer M2 im Längen-Breiten-Vergleich

	Länge	Breite
<i>Anisodon grande</i>	37,2	22,6
<i>Anisodon grande</i>	38,4	24,4
<i>Anisodon grande</i>	37,6	24,4
<i>Anisodon grande</i>	37,1	22,8
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	55,0	29,5
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	53,0	29,3
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	38,2	19,9
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	35,4	19,5
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	38,4	19,4
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	38,6	19,8
<i>Metaschizotherium fraasi</i>	41,0	21,2
<i>Metaschizotherium fraasi</i>	41,9	21,5
<i>Litholophus gobiensis</i>	23,4	24,2
<i>Litholophus gobiensis</i>	23,5	24,0

Tab. 13: Längen-Breiten-Vergleich des m2 im Unterkiefer verschiedener Chalicotherien (COOMBS 2009; BAI et al. 2010; KOUFOS 2012).

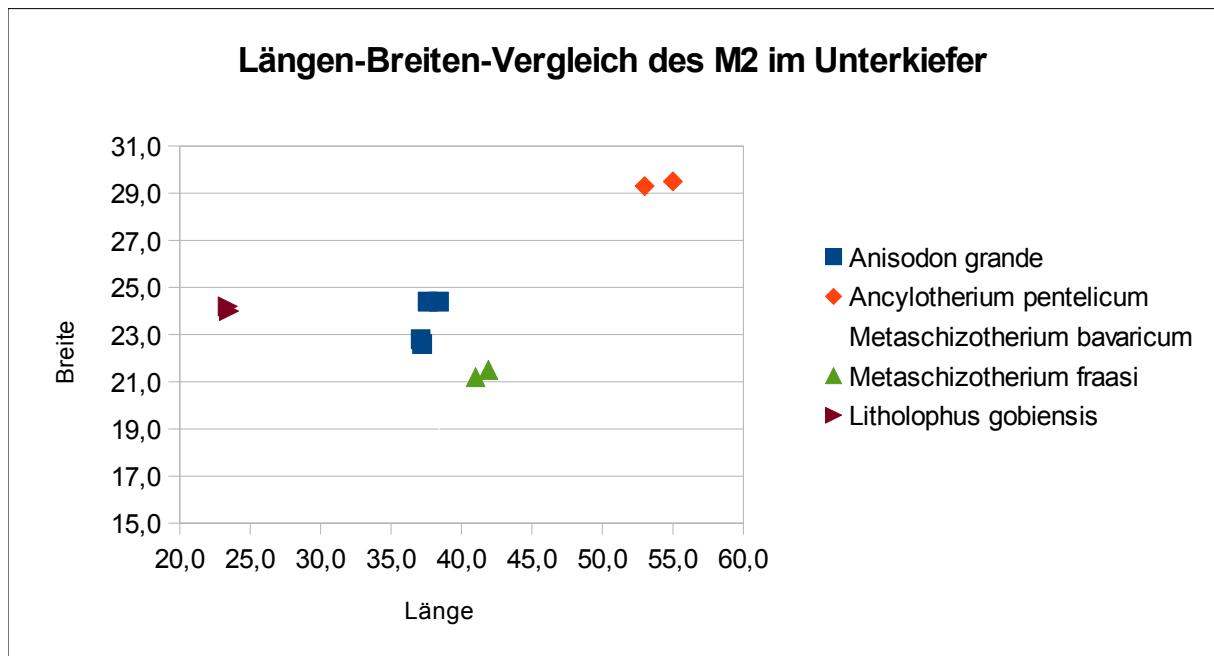


Abb. 12: Diagramm zur Veranschaulichung des Längen-Breiten-Verhältnisses am m2 des Unterkiefers von fossilen Chalicotherien.

Unterkiefer p4 im Längen-Breiten-Vergleich		
	Länge	Breite
<i>Anisodon grande</i>	22,5	16,6
<i>Anisodon grande</i>	20,6	15,2
<i>Anisodon grande</i>	22,3	16,2
<i>Anisodon grande</i>	21,8	16,5
<i>Chalicotherium goldfussi</i>	26,6	19,5
<i>Chalicotherium goldfussi</i>	25,0	17,2
<i>Chalicotherium goldfussi</i>	26,1	19,7
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	24,7	14,2
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	23,4	13,6
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	23,3	12,0
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	19,6	11,9
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	31,0	22,0
<i>Ancylotherium pentelicum</i>	31,4	22,0
<i>Litholophus gobiensis</i>	11,4	16,1
<i>Litholophus gobiensis</i>	12,3	16,5
<i>Litholophus gobiensis</i>	12,7	17,0

Tab. 14: Längen-Breiten-Vergleich des p4 im Unterkiefer verschiedener Chalicotherien (HEISSIG 2009; COOMBS 2009; BAI et al. 2010; KOUFOS 2012).

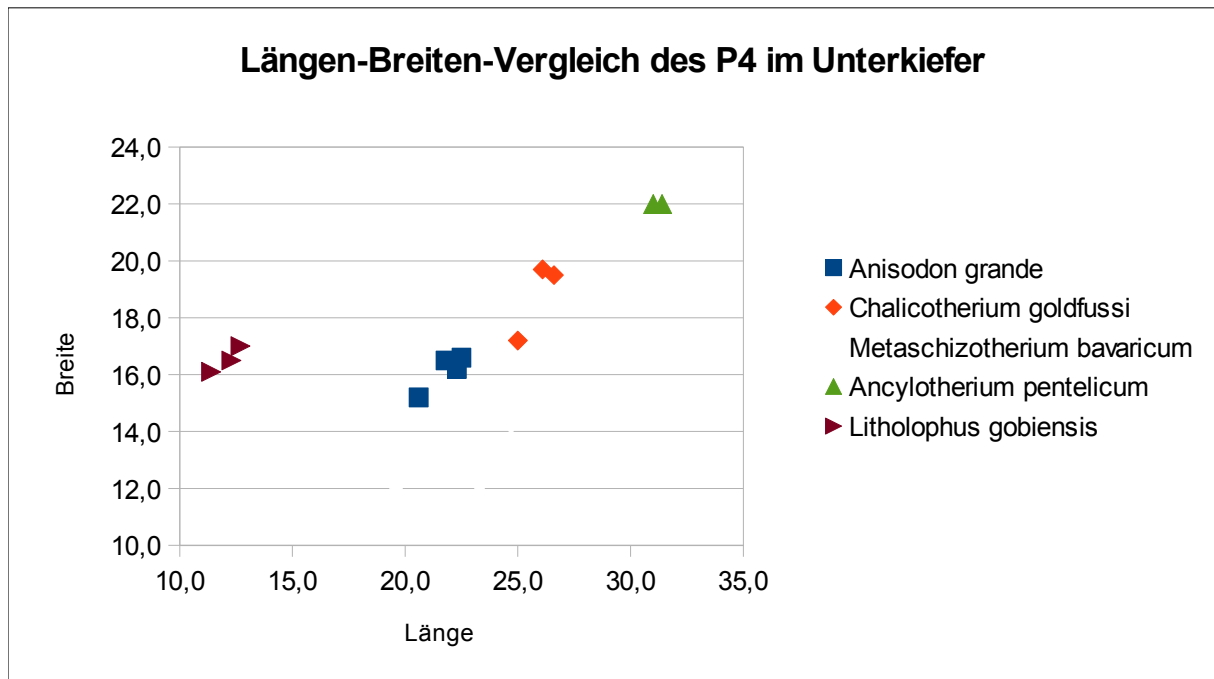
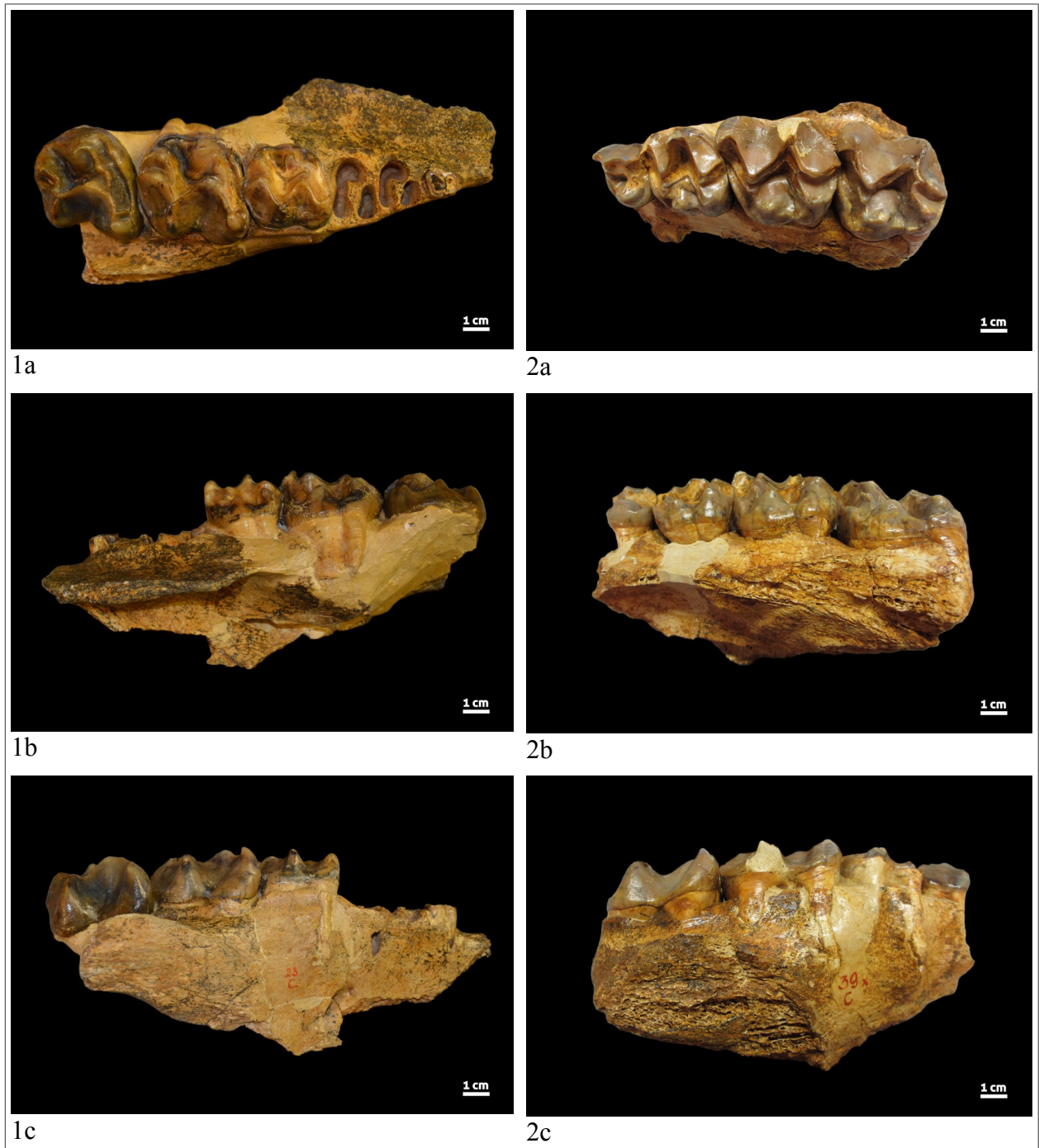
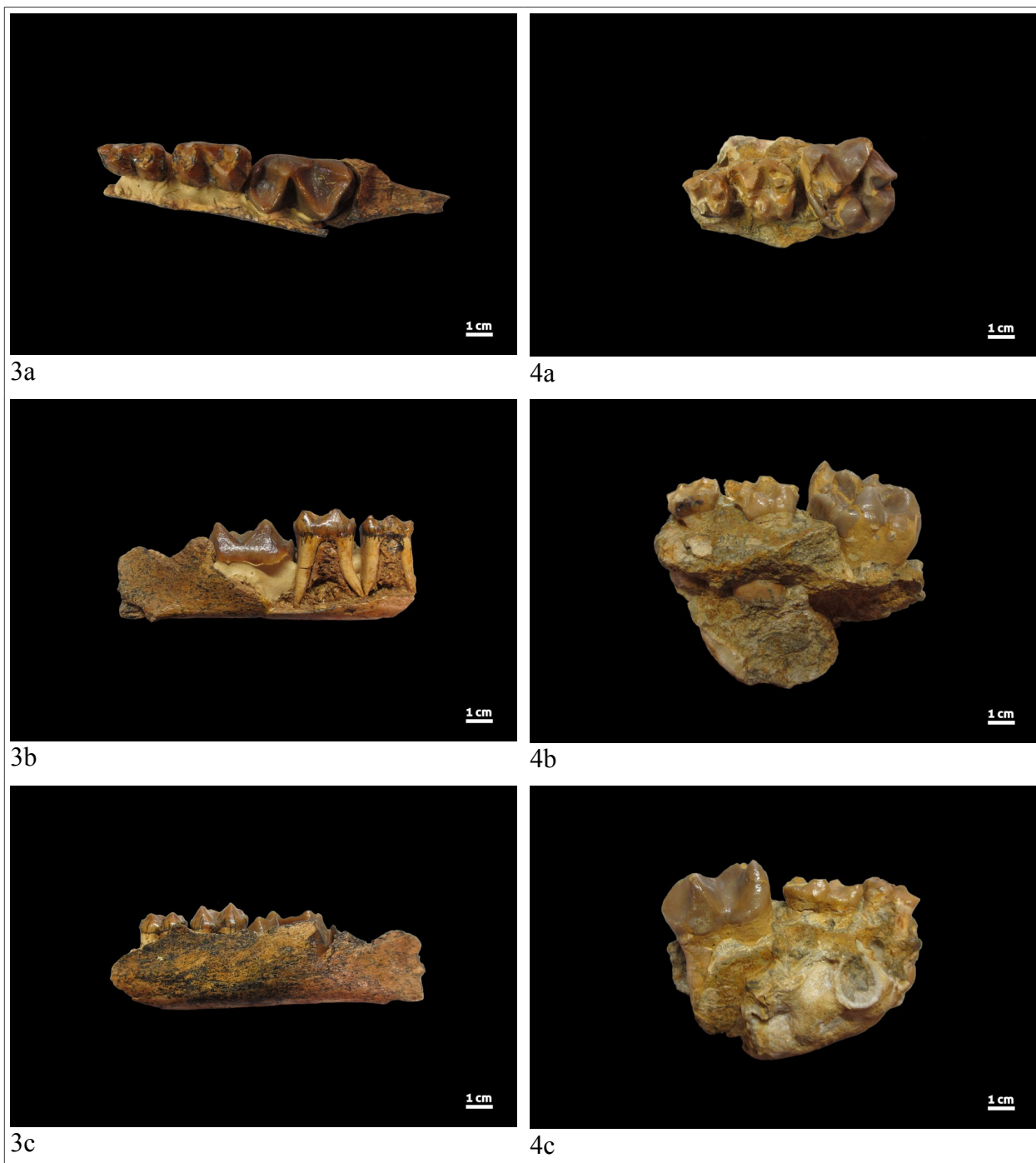


Abb. 13: Diagramm zur Veranschaulichung des Längen-Breiten-Verhältnisses am p4 des Unterkiefers von fossilen Chalicotherien.

Belegfotos – *Anisodon grande*



Tab. 15: *Anisodon grande* (De Blainville 1849): NHMW, 1: linkes Oberkiefer (23C adult), 2: linkes Oberkiefer (39xC adult); a-occlusal, b-lingual, c-buccal.



Tab. 16: *Anisodon grande* (De Blainville 1849): NHMW, 3: linkes Unterkiefer (23C juvenil), 4: linkes Oberkiefer (N8 juvenil); a-occlusal, b-lingual, c-buccal.



5a



5b



5c

Tab. 17: *Anisodon grande* (De Blainville 1849): NHMW, 5: linkes Unterkiefer (43B adult); a-occlusal, b-lingual, c-buccal.

Belegfotos – Vergleichstiere



Tab. 18: 6: *Dicerorhinus sumatrensis* (Fischer 1814) NHMW 1500, 7: *Rhinoceros sondaicus* (Desmarest 1822) NHMW 7066, 8a: *Tapirus terrestris* (Linnaeus 1758) UNW 2251, 9b: *Rhinoceros unicornis* (Linnaeus 1758) NHMW 37591; a-Oberkiefer, b-Unterkiefer.



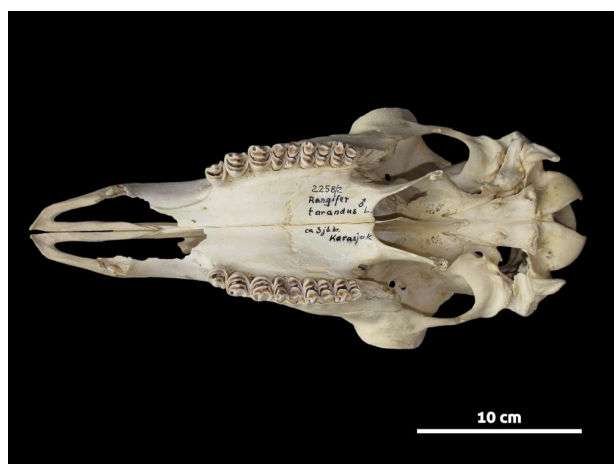
10a



11a



12a



13a

Tab. 19: *Rangifer tarandus* (Linnaeus 1758) UNW, 10a: 1417f, 11a: 1417c, 12a: 1417b, 13a: 2258; alle *a*-Oberkiefer.



14a



14b



15a



15b

Tab. 20: UNW, 14: *Hyemoschus aquaticus* (Ogilby 1841) 1623, 15: *Tragulus javanicus* (Osbeck 1765) 2101; a-Oberkiefer, b-Unterkiefer.



Abb. 14: NHMW 22721, 15: *Bubalus arnee* (Kerr 1793) Oberkiefer.

Zusammenfassung

Aus der mittelmiozänen Fossilagerstätte Devínska Nová Ves (deutsch: Theben-Neudorf, Slowakei) konnten in einer Spaltenfüllung Skelettreste von der Art *Anisodon grande* (De Blainville 1849) geborgen werden. Es handelte sich dabei um einen für Chalicotherien seltenen Massenfund. Helmut ZAPFE beschrieb diesen bereits sehr genau in einer Monographie 1979. Die Art *Aniosodon grande* gehört der Unterfamilie Chalicotheriinae an, die Mitglieder dieser Unterfamilie charakterisieren sich durch ihren gorillaähnlichen Körperbau. Sie besaßen lange Vorderextremitäten, kurze Hinterextremitäten und einen kurzen Femur und breite Füße. Diese Körpermodifikationen erlaubten den Tieren auf den hinteren Beinen zu stehen. Die Fähigkeit sich aufzurichten, ermöglichte diesen Tieren an höher gelegene Vegetationsschichten zu gelangen. Sie fraßen vorwiegend von Büschen und Bäumen. Die Chalicotherien (Perissodactyla, Mammalia) galten immer als besonders eigenartige Tiergruppe, weil sie als Huftiere Krallen an ihren Endphalangen trugen. Ihr merkwürdiger Körperbau, der Gorillas ähnelt, und die Anwesenheit von Klauen provozierte unter den Paläontologen Diskussionen zur möglichen Lebensweise dieser Tiere. Man stellte fest, dass diese Tiere Pflanzenfresser waren, die durch ihre langen Vorderextremitäten Äste aus den Baumkronen holten um Blätter, Früchte oder sogar Äste zu verzehren. Die Krallen benötigten sie wahrscheinlich als Enterhaken zum Herunterziehen von Ästen. Mit Hilfe der Microwear-Methode wurde versucht die Ernährungsweise der Art *Anisodon grande* festzustellen. Das Zahnmaterial aus Theben-Neudorf lieferte Informationen zur pflanzlichen Nahrung, die diese Tiere aufnahmen. Sie fraßen sehr hartes und stark abrasives Pflanzenmaterial, das ihre Zähne stark beanspruchte. Vermutlich verzehrten sie Blätter, Äste, Rinde, harte Früchte, Samen und Nüsse.

Lebenslauf

Vor- und Nachname

Eva Hausberger

Adresse

Anton-Bruggerstraße 28

6774 Tschagguns

Geburtsdatum

20.04.1988

Geburtsort

Schruns

Staatsangehörigkeit

Österreich

Schulausbildung

1994-1998 Volksschule Tschagguns

1998-2002 Hauptschule Schruns Grüt

2002-2007 Höhere Lehranstalt für Wirtschaftliche
Berufe Rankweil

Studium

Seit Oktober 2008 Studium an der Universität Wien:

Lehramtsstudium UF Biologie und Umweltkunde und
UF Französisch

Sprachkenntnisse

Deutsch, Englisch, Französisch, Italienisch und
Spanisch