

Systematische Phylogenie.

Entwurf eines

Natürlichen Systems der Organismen

auf Grund ihrer Stammesgeschichte

von

Ernst Haeckel

(Jena.)

Dritter Theil:

Systematische Phylogenie

der

Wirbelthiere

(Vertebrata).

Berlin

Verlag von Georg Reimer.

1895.

§ 411. Sechste Ordnung der Hufthiere:

Perissodactyla. Unpaarhufer.

Diplarthrale Hauptgruppe der unpaarzehigen
Typungulaten.

Ungulaten mit unguligraden und perissodactylen (meistens dreizehigen, höchstens vierzehigen) Füßen. Metapodien verlängert, niemals vollzählig, dicht genähert und oft verschmolzen. Basipodien mit vollkommener Alternat-Structur. Astragalus mit proximaler, tief eingeschnittener Gelenkrolle für die Tibia und mit distalem, ebenem Navicular-Gelenk (ohne Rolle). Calcaneus ohne Fibular-Gelenk. Der Median-Schnitt des Fusses halbirt die dritte (stärkste) Zehe. Femur mit Trochanter tertius. Gehirn der grösseren und jüngeren Formen gross und windungsreich.

Die Ordnung der Perissodactyla oder »Unpaarhufer«, eine der wichtigsten und formenreichsten Gruppen der Hufthiere, schliesst sich durch die eocaenen *Hyracotherida* unmittelbar an die gemeinsame Stammgruppe der *Condylarthra* an, und zwar an den Zweig der *Phenacodontida*. Aus den Hyracotherien sind zwei divergirende Hauptäste hervorgegangen, einerseits die Tapirthiere (*Tapiomorpha* oder *Ortholophodonta*), mit den Familien der *Tapirida* und *Rhinocerida*; anderseits die Pferdethiere (*Hippomorpha* oder *Selenolophodonta*), mit den Familien der *Chalicotherida* (*Brontotherida*), *Palaeotherida* und *Equida* oder *Hippotherida*). Die ausserordentlich reichen und bedeutungsvollen Entdeckungen, welche die Palaeontologie der Perissodactylen im Laufe der letzten Decennien (besonders in Nord-America) gemacht hat, lassen nicht nur die allgemeinen Verwandtschafts-Beziehungen der genannten Hauptgruppen in klarem Lichte erscheinen, sondern gestatten selbst die phylogenetischen Verhältnisse der einzelnen Genera mit mehr oder weniger Sicherheit zu erkennen, wie es unser Stammbaum (§ 412) annähernd andeutet.

Die Gliedmaassen der Perissodactylen unterscheiden sich von denen der anderen Ungulaten durch die in ihrem Namen ausgedrückte unpaare Zehenbildung der unguligraden Füße; stets ist die mittlere (III.) Zehe dominirend ausgebildet, und ihre Axe ist zugleich die Fussaxe, gleichviel wie die übrigen Zehen sich verhalten. Von diesen ist die I. Zehe immer rückgebildet, meistens auch die V., so dass der

aufgerichtete unguigrade Fuss auf den Spitzen von 3 Zehen läuft, unter denen immer die III. stärker ist als II. und IV. Auch wenn daneben noch die V. verkümmerte Zehe fortbesteht, ändert sie nicht jenes Verhältniss. In der Pferde-Gruppe werden auch die beiden Nebenzehen (II. und IV.) Schritt für Schritt rückgebildet, so dass als einzige Stütze des Fusses allein die ausserordentlich verstärkte III. Zehe übrig bleibt; der höchste Grad von Specialisation des Lauffusses in der Classe der Säugethiere.

Während bei den ältesten Periossodactylen die Metapodien noch verhältnissmässig kurz sind, wie bei den Condylarthren, werden sie bei den jüngeren Formen immer länger und stärker, zugleich tritt immer mehr das Uebergewicht des dritten Metapodiums über die anderen hervor; zuletzt bleiben von dem II. und IV. Mittelfuss-Knochen nur noch schwache Rudimente übrig, und das ganze Gewicht des Körpers wird von den mächtigen dritten Metapodien getragen, deren Axe in der directen Verlängerung der Tibia (Radius) und des Femur (Humerus) liegt. Zugleich wird eine besondere Festigkeit des Fussgelenkes durch die vollkommen alternale Ordnung der Basipodien erreicht. Die Endphalangen der Zehen sind verbreitert, vom Hufe umkleidet, und berühren allein beim Auftreten den Boden.

Das Gebiss der Perissodactylen ist ursprünglich das volle typische Placental-Gebiss (44 Zähne). Bei den jüngeren Gruppen fehlt meist nur der erste *Pr.* (40 Zähne). In einigen Gruppen jedoch gehen die Eckzähne und theilweise auch die Schneidezähne verloren. Bei den älteren Formen sind die *Pr.* noch sehr einfach gebaut und von den *Ml.* verschieden; im Laufe der Stammesentwicklung werden sie den letzteren immer ähnlicher und zuletzt ganz gleich. Die Krone der *Ml.* ist ursprünglich stets tetragonodont, ihre Kaufläche quadratisch. Die 4 Höcker derselben bleiben theilweise bei den ältesten Formen noch getrennt; meistens aber verbinden sich oben die beiden Aussenhöcker zu einer Aussenwand, die entweder einfach oder in der Mitte durch eine Längskante halbirt ist.

I. Familie: **Hyracotherida**; sie enthält die gemeinsamen Stammformen aller Perissodactylen und lässt sich direct von den Condylarthra (*Phenacodus*) ableiten. Sie ist auf die Eocaen-Periode beschränkt und findet sich schon im unteren, besonders aber im mittleren Eocaen von Europa und Nord-America. Die kleineren Formen glichen an Wuchs und Grösse einem Fuchse, die grösseren einem Schafe. Die Bildung des vollzähligen Gebisses (44 Zähne) hat hier den ursprünglichen tetragonodonten Character der *Ml.* noch am getreuesten bewahrt. Die V. Zehe ist noch erhalten, während die I. bereits verschwunden ist. Von den Gattungen dieser Familie ist

Systemodon als die Stammform der *Tapiomorphen* (der Tapiriden und der von ihnen abgeleiteten Rhinoceriden) anzusehen, während *Eohippus* (= *Ectocion*) die Stammform der übrigen Perissodactylen (*Hippomorpha*) darstellt.

II. Familie: **Tapirida**; sie schliesst sich zunächst an die *Hyracotherien* an (durch *Systemodon*) und zeigt in den älteren Formen meistens auch noch das volle Gebiss (44 Zähne); bei *Protapirus* und *Tapirus* geht der erste *Pr.* unten verloren, bei *Lophiodon* auch oben. Die Subfamilie der Lophiodonten (durch *Heptodon* mit *Systemodon* verknüpft?) bildet eine besondere eocaene Seitenlinie. Die Füße haben vorn noch 4, hinten 3 Zehen. Die kleineren Tapiriden erreichen die Grösse des Fuchses, die grösseren des Rhinoceros. Die Familie tritt schon im unteren Eocaen auf und verschwindet in Nord-America im Pleistocaen, in Europa im Pliocaen. Die wenigen Arten von *Tapirus*, welche heute noch (in Indien und Süd-America) existiren, stehen unter den lebenden Perissodactylen der gemeinsamen Stammform dieser Ordnung am nächsten.

III. Familie: **Rhinocerida**; sie ist von alt-eocaenen Tapiriden abzuleiten, welche den Gattungen *Systemodon*, *Heptodon* und *Lophiodon* sehr nahe standen. Es sind meistens plumpe, sehr grosse und schwerfällige Thiere, mit kurzem Hals und kurzen Beinen. Die älteren Nashörner haben noch vorn 4, hinten 3 Zehen; bei den jüngeren verschwindet die V. Vorderzehe. Die ältesten Formen der Familie, *Hyrachus* und *Amynodon* (= *Orthocynodon*), im Ober-Eocaen und Oligocaen von Nord-America, besitzen noch das vollständige typische Placental-Gebiss (44 Zähne). Die jüngeren (eigentlichen) *Rhinoceriden*, deren oligocaene Stammform (*Aceratherium*) sich an *Amynodon* anschliesst, verlieren einzelne *Ic.*, *Cn.* und *Pr.*, und die *Pr.* nehmen die Form der *Ml.* an. Ihre Hauptentwicklung erreicht die Familie im Miocaen von Europa und Asien; hier erscheinen auch zuerst die riesengrossen Formen, welche ein oder zwei unpaare Hörner auf der Nase tragen, und von denen heute noch mehrere Arten in Indien und Africa leben. Die älteren Rhinoceriden (*Caenopus*, *Aceratherium*) waren viel kleiner und schlanker und besaßen noch keine Hörner. Besonders zierlich und hochbeinig waren die pferdeähnlichen *Hyracodonten*, welche einen besonderen Wurzel-Ausläufer der Familie darstellen. Sie erscheinen im Ober-Eocaen von Nord-America (*Hyrachus*, *Triplopus*) und sterben schon im Unter-Miocaen wieder aus (*Hyracodon*). Dagegen erscheint als eine schwerfällige Riesenform, von extremster Bildung, das gewaltige *Elasmotherium sibiricum* (aus dem Diluvium von Nord-Asien und Europa); sein Schädel erreichte fast 1 m Länge und trug

hinten auf der Stirn ein sehr grosses, vorn nur ein kleines Horn. *Ic.* und *Cn.* sind hier ganz verloren: Dent. 20 = $\frac{0:0:2:3}{0:0:2:3}$.

IV. Familie: **Brontotherida**; sie ist nahe verwandt den *Hippotherida* und gleich ihnen von Hyracotherien (*Eohippus*) abzuleiten. Sie ist durch zahlreiche Formen im Eocaen und Miocaen von Nord-America vertreten, wo sie ihre höchste Entwicklung in den riesigen *Brontotherium* und *Titanotherium* des Oligocaen erreicht. Diese gewaltigen Thiere (die grössten und auffallendsten Säugethiere der »White-River-Epoche«) waren ähnlich dem heutigen Rhinoceros, aber bedeutend grösser; einige erreichten die Grösse des Elephanten. Der niedrige und langgestreckte, mächtige Schädel war vorn mit einem Paar grosser Hörner bewaffnet. *Ic.* und *Cn.* sind rudimentär oder fehlen ganz bei der Subfamilie der Titanotheriden, den colossalen, echten *Brontotherien* (oder »Donnerthieren«). Diese miocaenen Brontotheriden (meistens mit der Zahnformel: $\frac{2:1:4:3}{0:1:3:3}$) stammen ab von der eocaenen Subfamilie der Palaeosyopiden, Tapir-ähnlichen Thieren, welche an Grösse, Form und Schädelbildung sich noch eng an die Hyracotherien anschliessen; sie besaßen noch das volle Placental-Gebiss: $\frac{3:1:4:3}{3:1:4:3}$. Das unter-eocaene *Lambdaotherium*, welches sich an *Eohippus* anschliesst, führt durch das mittel-eocaene, Tapir-gleiche *Palaeosyops* hinauf zu dem ober-eocaenen, Rhinoceros gleichenden *Diplacodon*, der Stammform der *Titanotheriden*.

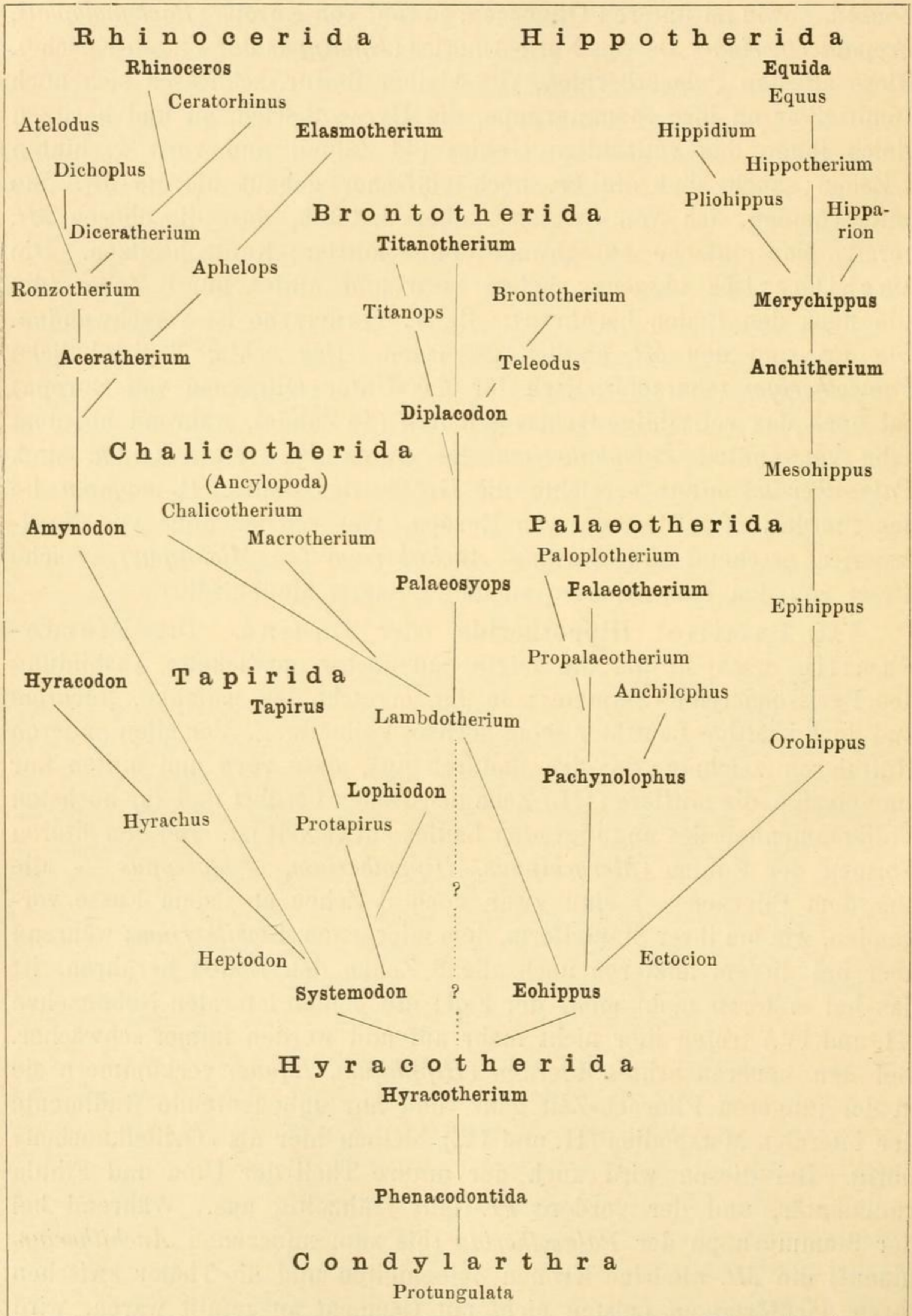
V. Familie: **Chalicotherida**; sie schliessen sich im Bau des Schädels und des Gebisses aufs engste an die vorhergehenden *Brontotherida* an und sind wahrscheinlich, gleich diesen, von *Lambdaotherium* oder *Palaeosyops* abzuleiten. Sie entfernen sich aber von ihnen (und von allen anderen Hufthieren) durch die eigenthümliche Umbildung der plantigraden, dreizehigen Füsse, deren Endphalangen gespalten, gekrümmt und mit Klauen bewaffnet sind. Daher wurden sie früher zu den Edentaten gestellt (in die Nähe von *Manis*) oder als besondere Ordnung (*Ancylopoda*) abgetrennt. Die Chalicotheriden erreichten zum Theil die Grösse des Rhinoceros; sie finden sich fossil in Europa, Asien und Nord-America, vom Ober-Eocaen bis zum Pliocaen.

VI. Familie: **Palaeotherida**. Diese und die folgende Familie (*Hippotherida*) bilden zusammen die wichtige Gruppe der Hippomorpha, einen selbständigen Hauptzweig des Perissodactylen-Stammes, der nur an der gemeinsamen Wurzel der *Hyracotherida* mit den übrigen zusammenhängt (durch *Eohippus*). Das höchst entwickelte und am vollkommensten specialisirte Endglied dieses Hippomorphen-Stammes ist unser heutiges Pferd, welches durch eine lange Reihe von vollständig bekannten Zwischenformen mit den alten eocaenen Stammformen der

Palaeotherida zusammenhängt. Unter diesen können wir als zwei Subfamilien die *Pachynolophida* und die *Anchitherida* unterscheiden. Die älteren *Pachynolophiden* finden sich im mittleren und oberen Eocaen, sowie im unteren Oligocaen, sowohl von Europa (*Pachynolophus*, *Propalaeotherium*), als von Nord-America (*Epihippus* der Vintah-Epoche). Diese ältesten *Palaeotheriden*, von kleiner Statur, schliessen sich noch unmittelbar an ihre Stammgruppe, die *Hyracotherien*, an und besitzen gleich ihnen das vollzählige Gebiss (44 Zähne) und vorn 4, hinten 3 Zehen; auch sind die *Pr.* noch einfacher gebaut als die *Ml.* Sie unterscheiden sich von Letzteren aber dadurch, dass die oberen *Ml.* bereits eine einfache Aussenwand, ohne mittlere Kante besitzen. Die *Anchitherida* hingegen haben vorn und hinten nur 3 Zehen (die alle noch den Boden berühren); die V. Vorderzehe ist verschwunden. Die *Pr.* sind den *Ml.* ähnlich geworden. Das echte, Tapir-ähnliche *Palaeotherium* (characteristisch für das Unter-Oligocaen von Europa) hat noch das vollzählige Gebiss erhalten (44 Zähne), während bei dem nahe verwandten *Paloplotherium* die ersten *Pr.* verschwunden sind. *Palaeotherium minus* erreichte die Grösse des Rehes, *P. magnum* die des Pferdes. Im Miocaen von Europa, viel reicher aber von Nord-America erscheint die Gattung *Anchitherium* (= *Miohippus*), welche direct von den *Palaeotherien* zu den Equinen hinüberführt.

VII. Familie: **Hippotherida** oder Equina. Die Pferde-Familie erscheint als die letzte und höchst entwickelte Ausbildung des Perissodactylen-Stammes; in ihr erreicht das schlanke, flüchtige und doch kräftige Laufthier seine höchste Vollendung. Vor allen anderen Hufthieren zeichnet sie sich dadurch aus, dass vorn und hinten nur eine einzige, die mittlere (III.) Zehe den Boden berührt und zur höchsten Vollkommenheit des unguligraden Laufes entwickelt ist. Bei den älteren Formen der Equina (*Merychippus*, *Hippotherium*, *Protohippus* — alle aus dem Pliocaen —) sind zwar noch 3 Zehen an jedem Fusse vorhanden, wie bei ihrer Stammform, dem miocaenen *Anchitherium*; während aber bei diesem letzteren noch alle 3 Zehen den Boden berühren, ist das bei ersteren nicht mehr der Fall; die beiden lateralen Nebenzehen (II. und IV.) treten hier nicht mehr auf und werden immer schwächer. Bei den neueren echten Pferden (*Hippidium*, *Equus*) verkümmern sie in der jüngeren Pliocaen-Zeit ganz, und nur unbedeutende Rudimente der lateralen Metapodien (II. und IV.) bleiben hier als »Griffelknochen« übrig. Bei diesen wird auch der untere Theil der Ulna und Fibula rudimentär, und der vordere *Pr.* fällt frühzeitig aus. Während bei der Stammgruppe der *Palaeotherida* (bis zum miocaenen *Anchitherium* hinauf) die *Ml.* niedrige Kronen beibehielten und die Thäler zwischen ihren dachförmigen Leisten nicht mit Caement ausgefüllt waren, wird

§ 412. Stammbaum der Perissodactylen.



bei den *Equinen* (vom Pliocaen an) diese Ausfüllung so vollständig, dass die hohen Kronen der *Ml.* (und der ihnen ähnlich gewordenen *Pr.*) vierkantige Prismen mit ebener Kaufläche darstellen.

Die bedeutungsvolle phyletische Entwicklungsreihe der Pferde ist jetzt von den ältesten eocaenen Condylarthren (*Phenacodus*) bis zum heutigen *Equus* durch die ganze Reihe der tertiären und quartären Formationen hindurch so vollständig bekannt, dass sie mit vollem Rechte als das imposante »Parade-Pferd der Descendenz-Theorie« gilt, als eines der wichtigsten und vollkommensten Beispiele von palaeontologisch bewiesener allmählicher Umbildung: von dem fünfzehigen, eocaenen *Phenacodus* durch *Hyracotherium* und durch das dreizehige *Anchitherium* bis zum einzehigen *Equus*. Nachdem schon früher die wichtigsten Stufen dieser phyletischen Stufenleiter aus dem Tertiär-Gebirge von Europa bekannt geworden waren, sind sie neuerdings in lückenloser Vollständigkeit und überraschender Reichhaltigkeit in den verschiedenen Tertiär-Schichten von Nord-America gefunden worden. Obgleich dieser Erdtheil bei seiner Entdeckung vor 400 Jahren keine einheimischen Pferde mehr besass, ist er doch die Urheimath der Familie, in der sie ihre vollständigste Ausbildung erlangt hat.

§ 413. Siebente Ordnung der Hufthiere:

Artiodactyla. Paarhufer.

Diplarthrale Hauptgruppe der paarzehigen
Typungulaten.

Ungulaten mit digitigraden oder unguligraden, artiodactylen (meistens vierzehigen oder zweizehigen) Füßen. Metapodien verlängert (niemals vollzählig), oft verschmolzen. Basipodien mit vollkommener Altern-Structur. Astragalus mit proximaler, tief ausgehöhlter Gelenkrolle für die Tibia, und mit distaler convexer Gelenkrolle für das Naviculare. Calcaneus mit Fibular-Gelenk. Der Median-Schnitt des Fusses fällt zwischen dritte und vierte (gleich starke) Zehe. Femur ohne Trochanter tertius. Gehirn der grösseren und jüngeren Formen gross und windungsreich.

Die Ordnung der Artiodactyla oder »Paarhufer« ist die weit- aus formenreichste von den sieben Ordnungen der Ungulaten, und diejenige, welche sich in der Neuzeit zur höchsten Blüthe entwickelt hat. Alle Zweige derselben lassen sich auf eine gemeinsame eocaene