

gen Vögeln zu beobachten ist (beispielsweise eine frühe Bildung von winzigen, als „Foramina“ bezeichneten Öffnungen in den Knochen). Ansonsten erwies sich der Bauplan des bisher noch nicht mit einem Namen versehenen Vogels einmal mehr als Mosaik aus „primitiven“ und „fortschrittlichen“ Merkmalen. Als primitiv gilt der Schädel mit Zähnen ähnlich denen von *Archaeopteryx*. Übereinstimmend mit dem Bauplan heutiger Vögel werden Stellung, Winkel und Proportionen der Flügelknochen als fortschrittlich angesehen. Auch dieser Vogel kann deshalb kaum als Zwischenglied zwischen *Archaeopteryx* und heutigen Vögeln angesehen werden.

Die frühe Vogelevolution stellt sich als ein Nebeneinander vieler verschiedener Baupläne und verschiedenster mosaikartiger Merkmalskombinationen dar.

Schlußfolgerungen. Diese und andere Funde belegen, daß in der Unterkreide der Fächer der verschiedenen Baupläne bei Vögeln bereits so groß war, daß *Archaeopteryx* als Vorfahr nicht in Frage kommt. Nach PETERS (1997b) und GIBBONS (1996) muß es mindestens zwei unabhängige Entwicklungslinien gegeben haben. Allgemein stellt sich mittlerweile die frühe Vogelevolution als ein Nebeneinander vieler verschiedener Baupläne und verschiedenster mosaikartiger Merkmalskombinationen dar, die eine phylogenetische Rekonstruktion erheblich erschweren (vgl. Abb. 4). Beispielsweise hätte man nicht vermutet, daß eine Flügelkonstruktion, wie sie in den Senckenberg-Exemplaren vorliegt, in Kombination mit einem so „altertümlichen“ Becken beim selben Tier auftreten könnte. Wären die Knochen einzeln und nicht im Verband gefunden worden, man hätte sie wohl nicht für Teile ein und desselben Tieres gehalten. Womöglich muß man sich auch von vielen Vorstellungen verabschieden, was „typische Vogelmerkmale“ sind: Beispielsweise taucht ein Hornschnabel offenbar in verschiedenen Vogellinien unabhängig auf und kommt darüber hinaus auch bei Schildkröten und Flugsauriern vor. Nicht einmal Federn scheinen allein für Vögel typisch zu sein, wie der Fund eines Dinosauriers mit Rückenbefiederung zu zeigen scheint (vgl. SHIPMAN 1997).

Judith Fehrer & Frieder Zimbelmann

Literatur

BURKE AC & FEDUCCIA A (1997) Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand. *Science* 278, 666-668.

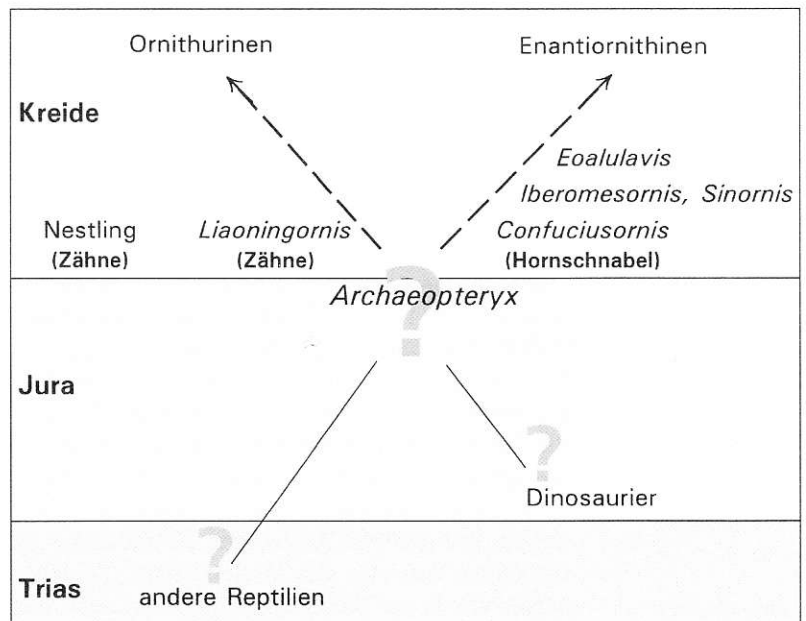


Abb. 4: Unklare Verwandtschaftsverhältnisse der Vögel aus dem Oberjura und der Unterkreide. Evolutionstheoretisch müssen mindestens zwei unabhängige Linien angenommen werden, und der Zusammenhang mit *Archaeopteryx* ist fragwürdig. Weitere frühere Funde tragen zu weiterer Vielfalt bei (*Iberomesornis*, *Sinornis*, *Eoalulavis*), ohne jedoch bestimmte Abstammungsverhältnisse nahezulegen, da unterschiedliche Merkmalsmosaiken verwirklicht sind. Die Ableitung des *Archaeopteryx* von Dinosauriern ist mit einem Fragezeichen versehen, da neben vielen passenden Indizien und cladistischen Analysen einige Merkmale und die stratigraphische Stellung zu diesem Übergang nicht passen (vgl. BURKE & FEDUCCIA 1997). (Nach SHIPMAN 1997, verändert)

- GIBBONS A (1996) Early birds rise from China fossil beds. *Science* 274, 1083.
- HOU, L, ZHOU Z, GU Y & ZHANG H (1995a) *Confuciusornis sanctus*, a new late Jurassic sauriurine bird from China. *Chinese Sci. Bull.* 40, 1545-1551.
- HOU L, ZHOU Z, MARTIN, LD & FEDUCCIA A (1995b) A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature* 377, 616-618.
- HOU L, MARTIN LD, ZHOU Z & FEDUCCIA A (1996) Early adaptive radiation of birds: evidence from fossils from Northeastern China. *Science* 274, 1184-1167.
- PETERS DS (1996) Das Exponat des Monats: Ein nahezu vollständiges Skelett eines urtümlichen Vogels aus China. *Natur und Museum* 126, 298-302.
- PETERS DS (1997a) Konfuzius Ornis und die Vogelevolution im Mesozoikum. Reihe: Görlitzer Biologische Kolloquien, Vortrag am 25. 2. 1997 in Görlitz.
- PETERS DS (1997b) Die frühe Stammesentwicklung der Vögel. Reihe: Neues aus der Naturwissenschaft. Vortrag am 25. 2. 1997 in Görlitz.
- SANZ JL, CHIAPPE LM, PEREZ-MORENO BP, MORATALLA JJ, HERNANDEZ-CARRASQUILLA F, BUSCALIONI A, ORTEGA F, POYATO-ARIZA FJ, RASSKIN-GUTMAN D & MARTINEZ-DELLOS X (1997) A Nestling Bird from the Lower Cretaceous of Spain: Implications for Avian Skull and Neck Evolution. *Science* 297, 1543-1546.
- SHIPMAN P (1997) Birds do it ... did dinosaurs? *New Scientist*, 1 Febr. 1997, 27-31.
- STEPHAN B (1992) Vorkommen und Ausbildung der Fingerkrallen bei rezenten Vögeln. *J. Ornith.* 133, 251-277.

Neue Säugerfunde aus der Erdmittelzeit

Plazentalier in der Erdmittelzeit Australiens?

Die heute lebenden Säugetiere werden in zwei Hauptgruppen unterteilt: die Monotremata und die Theria (Tab. 1). Die Monotremata (Kloakentiere) sind eine kleine Gruppe eierlegender Säugetiere. Zu ihnen gehört z.B. das Schnabeltier. Zu den Theria, welche ihre Jungen lebend gebären, gehören die Marsupialia (Beuteltiere) und die Plazentalia (Säuger mit sehr leistungsfähigem Mutterkuchen).

1985 beschrieben ARCHER et al. den ersten Säuger der Erdmittelzeit Australiens. Es handelte sich um einen Vertreter der Monotremata. 12 Jahre später wurde auf diesem Kontinent ein noch viel aufregenderer Fund gemacht: Aus Gestein der Unterkreide wurden vier Zähne in einem 2 cm

großen Unterkieferfragment geborgen (RICH et al. 1997). Die neue Spezies *Auktribosphenos nyktos* wurde von RICH et al. (1997) vorläufig zu den Plazentalia gestellt. Bis zu diesem Zeitpunkt waren Plazentalia aus der Unterkreide nur aus Asien bekannt. Mit dieser taxonomischen Einordnung wird das erste Auftreten der Plazentalia in Australien um 110 Millionen Jahre zurückverlegt und die allgemein anerkannte Rahmenvorstellung der Stammesgeschichte der sogenannten höheren Säugetiere in Frage gestellt.

Konventioneller Vorstellungsrahmen der Säugetierevolution. Nach weit verbreiteter Vorstellung geht der Ursprung der Säugetiere auf über 200 Millionen Jahre zurück. Die Monotremata werden als sehr alt eingestuft. Die nach evolutionstheoretischen Vorstellungen „höheren“ Säugetiere (Marsupialia und Plazentalia) haben sich in der Unterkreide vor 144 bis 98 Millionen Jahren entwickelt. Zu dieser Zeit waren die Kontinente in zwei große Landmassen, Laurasia im Norden und Gondwana im Süden geteilt. Die Paläontologen vermuten, daß die plazentalen Säugetiere zunächst in Asien entstanden und dann nach Nordamerika gewandert seien. Die Plazentalia und Marsupialia blieben bis vor 65 Millionen Jahren auf die nördliche Halbkugel begrenzt. Zu dieser Zeit ermöglichte eine Inselkette eine Migration (Wanderung) beider Säugetierformen nach Südamerika. Danach wanderten nur die Marsupialia weiter nach Süden über den Gondwanakontinent nach Australien. Fledermäuse folgten, aber bodenbewohnende Plazentalia erreichten Australien nicht vor 5 Millionen Jahren, lange Zeit nachdem Australien vom Gondwanakontinent abgebrochen war. Bis zu dieser Zeit driftete Australien aber nahe genug an Südasien, sodaß Nagetiere Australien erreichen konnten (WUETHRICH 1997).

Diskussion und Bewertung. Wenn Plazentalia bereits in der Unterkreide Australiens und Asiens gelebt haben, dann muß der Ursprung der höheren Säugetiere zeitlich zurückverlegt werden. Im Evolutionsrahmen wäre eine Abzweigung der Plazentalia von ihren Vorfahren vor dem Aufbrechen des Urkontinentes Pangaea vor 180 Millionen Jahren plausibel. Zu diesem Zeitpunkt war eine Ausbreitung über eine ungeteilte Landmasse bis zum heutigen Australien leicht möglich (WUETHRICH 1997).

Jedoch wird die Zuordnung von *A. nyktos* zu den Plazentalia von verschiedenen Forschern bezweifelt. So findet sich die Zahnformel von *A. nyktos* nicht nur bei Plazentalia, sondern auch bei primitiveren Säugetieren. Die eigenartige Kombination von Zahnmerkmalen (voll tribosphenische

Merkmalsbeschreibung

Die Molaren (hintere Seitenzähne) von *A. nyktos* besitzen ein Talonid-Becken, das Abnutzungszeichen auf der Wangenseite des Entoconid und der lingualen Seite der Cristid obliqua (schräge Leiste) aufweist (Abb. 1). RICH et al. (1997) schließen von diesen Abnutzungsflächen auf den unteren Molaren auf einen prominenten Protoconus auf den oberen Molaren. Der Protoconus ist das wesentliche Kennzeichen eines voll tribosphenischen Säugetiers. Marsupialia und Plazentalia besitzen tribosphenische Molaren, die zum Schneiden und Zerquetschen der Nahrung geeignet sind. Dem Unterkiefer von *A. nyktos* fehlen Merkmale der Marsupialia. Die tribosphenische Molarenstruktur und die Zahnformel mit vier oder fünf Prämolaren und drei Molaren weisen nach RICH et al. (1997) darauf hin, daß *A. nyktos* ein Plazentalier und damit ein fortschrittlicher Theriavertreter war.

Außer fortschrittlichen Theria-merkmalen besitzt *A. nyktos* aber auch primitive Merkmale. Dazu gehören insbesondere zusätzlich zum Dentale vorhandene Unterkieferknochen (postdentale Knochen).

A. nyktos verfügt auch über ein einmaliges Merkmal (Autapomorphie), das allein das Erkennungszeichen für die Ordnung der Auktribosphenida darstellt: Auf den unteren Molaren verläuft vom Hypoconulid

eine bogenförmige Leiste nach vorn in das Talonid-Becken auf einen Punkt zu, wo sie auf zwei andere Leisten (hintere Leiste des Metaconid, Entocristid des Entoconid) trifft (Abb. 1).

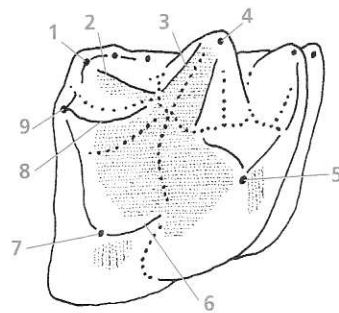


Abb. 1: Der untere Molar von *A. nyktos* (nach RICH et al. 1997). Punktierter Flächen sind Abnutzungsgebiete. Die Abnutzungsflächen wangenseitig des Entoconid und zungenseitig der Cristid obliqua weisen auf einen Protoconus (Innenhöcker) auf dem oberen Molar (hinterer Backenzahn) und damit auf einen voll entwickelten tribosphenischen Zahn hin.

1 Entoconid, 2 Entocristid, 3 hintere Cristid des Metaconid, 4 Metaconid, 5 Protoconid, 6 Cristid obliqua, 7 Hypoconid, 8 unbez. Cristid, 9 Hypoconulid. Die Cristid 1 ist ein einmaliges Merkmal (Autapomorphie) von Auktribosphenos nyktos.

Struktur) fortschrittlicher therischer Säugetiere mit einem primitiven Unterkiefer säugerähnlicher Reptilien spricht gegen eine taxonomische Einordnung in die Plazentalia. Deshalb glauben auch einige Paläontologen, daß es sich bei *A. nyktos* um ein Säugetier handelt, das sich von allen anderen bekannten Säugern völlig unterscheidet (siehe WUETHRICH 1997).

Mit einem Mosaik von primitiven und fortschrittlichen Merkmalen vermehrt *Aukstribosphenos nyktos* die bekannten zahllosen Fossilfunde, die in gängige phylogenetische Konzepte nicht plausibel eingeordnet werden können.

Ein Symmetrodont aus China und seine phylogenetische Bedeutung

Fundbeschreibung. Über ein nahezu vollständiges postcraniales Skelett mit Partialschädel und Zähnen eines symmetrodonten Säugers (*Zhangheotherium quinquecuspidens*) berichten Hu et al. (1997). Die Symmetrodonten sind Säugetiere aus dem Mesozoikum (Erdmittelzeit), von denen bisher nur Zähne und Kieferknochen bekannt waren. Von Evolutionstheoretikern werden sie als Teil der frühen Theriaradiation vor der Divergenz in Marsupialia und Plazentalia eingestuft (vgl. Abb. 2, Tab. 1).

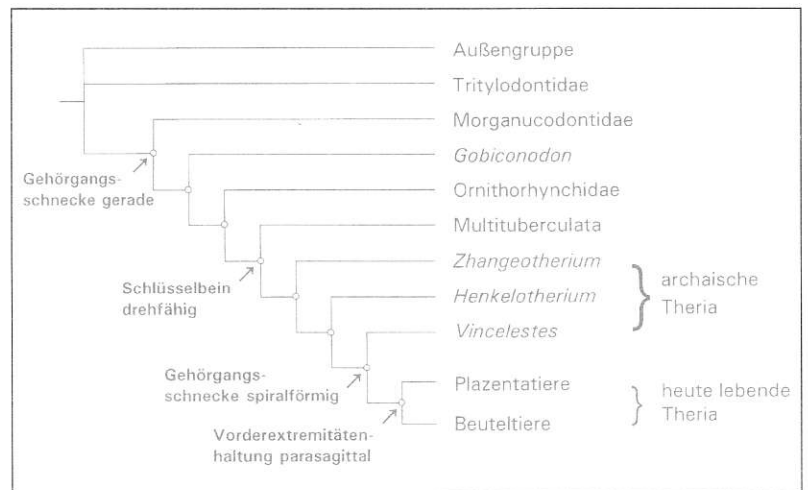
Ein charakteristisches Merkmal der Symmetrodonten ist die Anordnung von drei Höckern auf den Molaren in einem unvollkommenen Dreieck und das Fehlen eines Processus angularis am Unterkiefer.

Am postcranialen Skelett (Skelett unterhalb des Schädels) besitzt *Zhangheotherium* zahlreiche nichttherische Merkmale. Im Schultergürtelbereich ist eine Interclavicula wie bei den Reptilien und den Monotremata (eierlegende Säugetiere) vorhanden. Gegenüber den Monotremata ist die Interclavicula allerdings reduziert und das Gelenk zwischen Clavicula (Schlüsselbein) und Interclavicula in der Mobilität erhöht. Im Gegensatz zu den abgespreizten Vorderextremitäten der Monotremata nehmen die Ellenbogen der meisten lebenden Theria eine Position nahe dem Brustkorb (parasagittale Haltung) ein. Das postcraniale Skelett von *Zhangheotherium* weist auf eine mehr abgespreizte Vorderextremitätenhaltung hin. Schließlich läßt das fingerähnliche Promontorium am Schädel von *Zhangheotherium* auf eine gerade oder nur gering gekrümmte Cochlea (Gehörgangschnecke) im Innenohr schließen. Bei den Theria ist die Cochlea dagegen spiralförmig (Hu et al. 1997). Insgesamt verfügt *Zhangheotherium* über wenige theriaähnliche Merkmale und zahlreiche nichttherische Charakteristika.

Funddeutung. Die cladistische Analyse von Hu et al. (1997) hat zum Ergebnis, daß *Zhangheotherium* an der Basis der Theria steht und mit den Multituberculata ein Schwesterntaxonverhältnis hat (Abb. 2).

Mammalia (Säugetiere)
Monotremata (Kloakentiere)
Theria
Marsupialia (Beuteltiere)
Plazentalia (Säuger mit Mutterkuchen)

Tab. 1: Grobe Einteilung der heutigen Säugetiere



Die nächst entwickeltere archaische Theriaform ist *Henkelotherium*. Ob diese Beziehungen aber auch reale historische Abstammungsverhältnisse repräsentieren, muß stark bezweifelt werden.

Die Multituberculata werden seit jeher als phylogenetisch recht isolierte ausgestorbene Säugergroßgruppe angesehen (CLEMENS & KIELAN-JAWORSKA 1979).

Henkelotherium ist zum einen durch zahlreiche Theriamerkmale (KREBS 1991) morphologisch deutlich von *Zhangheotherium* getrennt. Zum anderen ist *Henkelotherium* aus dem Oberen Jura (KREBS 1991) sogar noch etwas älter als *Zhangheotherium* aus dem obersten Jura oder frühesten Kreidezeit (Hu et al. 1997).

Die dreieckförmige Höckeranordnung auf den Molaren (hintere Seitenzähne) der Symmetrodonta wird als primitives therisches Merkmal gedeutet, von dem sich der sogenannte „tribosphenische“ Molar (mit Talonid) der späteren Theria entwickelt habe. *Zhangheotherium* hat am unteren Molaren keinen Talonid (Anhang) besessen (Hu et al. 1997). Bereits im Mittleren Jura existiert mit *Amphitherium* aber ein Säuger, der ein Talonid besitzt (MILLS 1964) und damit in der Molarenmorphologie entwickelter war als *Zhangheotherium*. Der Molar von *Henkelotherium* mit einem Talonid läßt sich aber auch nicht vom *Amphitherium*-Molar plausibel ableiten (KREBS 1991).

Zusammenfassend ist festzustellen, daß *Zhangheotherium quinquecuspidens* völlig neue Einblicke in die Anatomie des Schädels und der postcranialen Knochen der Symmetrodonten gibt. Die Abstammungsverhältnisse dieser ausgestorbenen frühen Säugetiere und damit der Theriaursprung bleiben aber auch mit dieser neu entdeckten Form unklar.

Abb. 2: Phylogenetische Beziehungen von *Zhangheotherium quinquecuspidens* nach einer cladistischen Analyse von Hu et al. (1997).

Diskussion siehe Text.