Uli Seehuber

Die miozäne Wirbeltierfauna des Randecker Maares

Vorbemerkung der Herausgeber:
Das Randecker Maar liegt zwar nicht im engeren Untersuchungsbereich des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben. Da aber ein Teil der Objekte, die der Verfasser seiner Abhandlung (ursprünglich Facharbeit) zugrunde legt, sich im Naturmuseum Augsburg befinden, haben wir uns zur Veröffentlichung in den „Berichten" des Vereins entschlossen.

Vorwort

Da ich mich schon von frühester Jugend an für Pflanzen und Tiere, sowohl rezente als auch fossile, interessierte, hielt es meine Großmutter für das Richtige, mir die schon seit langem in Kisten verwahrlosende Fossiliensammlung meines verstorbenen Großvaters zu übergeben. Von diesem Geschenk war ich natürlich sehr angetan und wollte daher mehr über diese vor langer Zeit gesammelten Fossilien erfahren. Leider waren die Stücke nur sehr unzureichend beschriftet. Deshalb hielt ich es für angebracht, mich an das Naturmuseum in Augsburg zu wenden. Beim Durcharbeiten stellte sich schließlich heraus, daß eine Vielzahl der teilweise noch unpräparierten Stücke aus dem Randecker Maar stammte.

Das Randecker Maar ist einer der wenigen Fossilfundorte, in dem die gesamte Bandbreite der Fauna als auch der Flora eines bestimmten Zeitabschnittes überliefert ist. Es finden sich beispielsweise Mollusken, Insekten, oft in einer ausgezeichneten Erhaltung, und auch Wirbeltiere, sowohl in ganzen Skeletten, als auch nur in einzelnen Knochen oder Zahnfragmenten. Darüber hinaus weist das Maar noch eine fossile Flora auf, die aus über 40 verschiedenen Gattungen besteht.
Da unter den Sammlungsstücken einige hervorragende Wirbeltierreste waren, und die Vertebraten des Maares außerdem bis jetzt noch nicht umfassend bearbeitet wurden, fand ich es für angemessen, die gesamte Vertebratenfauna des Randecker Maares einmal im Überblick darzustellen. Darüber hinaus möchte ich mit dieser Arbeit meines verstorbenen Großvaters gedenken, der all die schönen Stücke in mühevoller Arbeit zusammengetragen hat.

1. Geographische Lage

Das Randecker Maar befindet sich in der Nähe von Kirchheim und Teck auf der Schwäbischen Alb, ca. 35 Kilometer südöstlich von Stuttgart.

2. Geologischer Überblick

Allgemeines

Zur Zeit des Miozäns existierten auf der Schwäbischen Alb im Gebiet von Urach-Kirchheim zahlreiche Vulkanschlote. Nachdem die vulkanische Aktivität erloschen war, sammelte sich in den Maarkesseln Wasser. Im Laufe der Zeit entstand so im heutigen Randecker Maar ein See von mehr als einem Kilometer Durchmesser, dessen verschiedenartige Ablagerungen sich heute im Maar wiederfinden lassen. Aus den Seeablagerungen ist uns eine reiche miozäne Flora und Fauna überliefert. Allerdings wurde das Maar, das von Juragestein umgeben ist, durch die Erosion ausgeräumt, wodurch es nun seine heutige Form besitzt. Aufgrund dieser Ausräumung wäre es theoretisch relativ leicht, die fossilführenden Schichten des Maares zu studieren. Leider kam es zu Rutschungen, weshalb bestimmte Schichten aus ihrem natürlichen Verband entfernt wur-

Anschrift des Verfassers:
Uli Seehuber
Johann-Wisrich-Str. 5
86450 Altenmünster

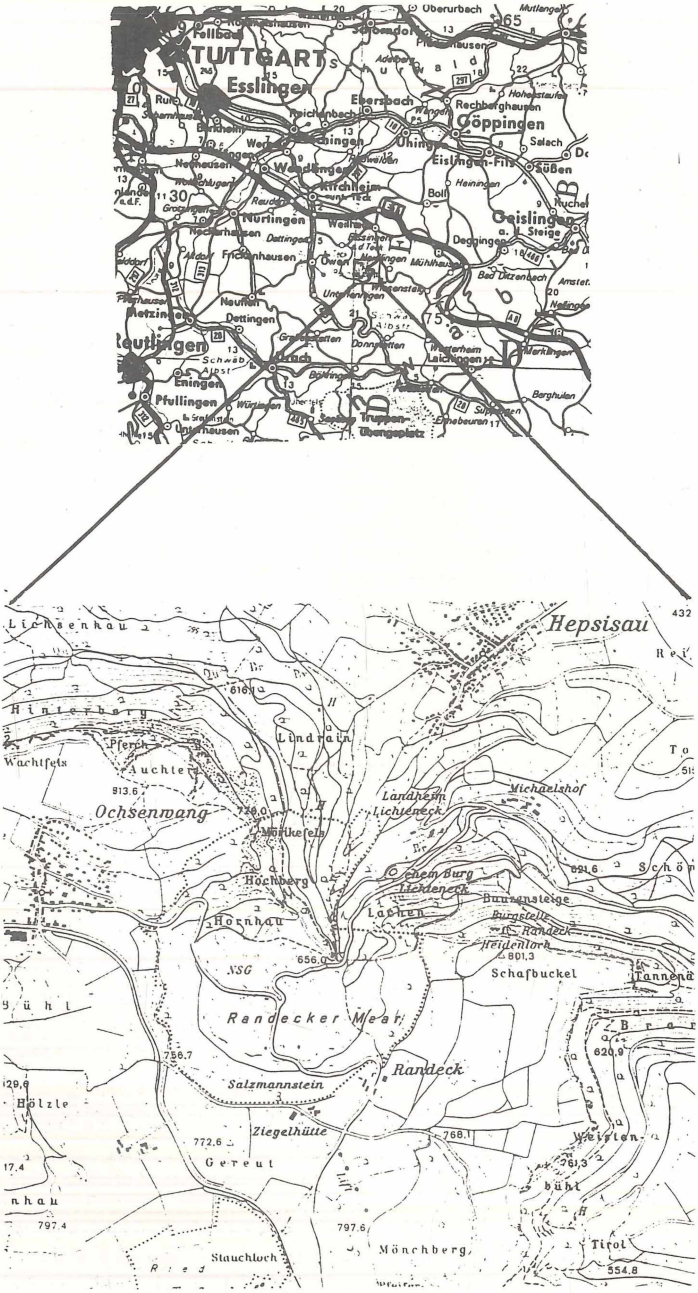


Abb. 1: (Aus JANKOWSKI (1981), S. 228)

den und somit nicht in ihrer Gesamtheit untersucht werden können.
Darüber hinaus muß darauf hingewiesen werden, daß jetzt ein Sammeln von Fossilien bzw. das Schaffen von künstlichen Aufschlüssen strengstens untersagt ist, da das Randecker Maar unter Naturschutz steht.

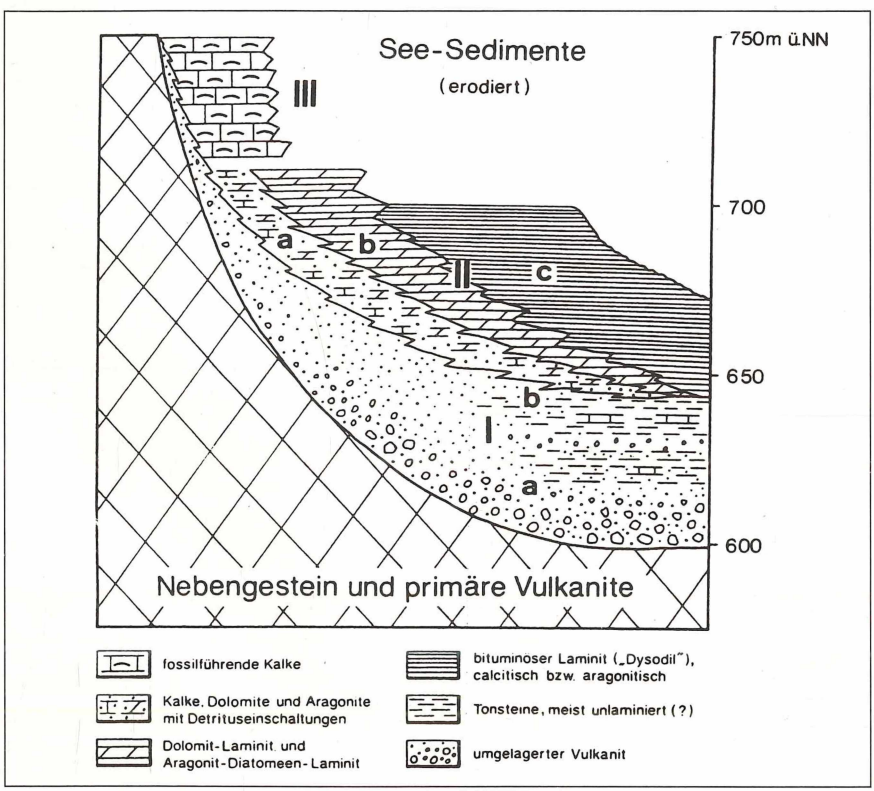
Schematischer Querschnitt durch das Maar

Ia: alluviale (umgelagerte) Sedimente
Ib: Seesedimente des oligotrophen Stadiums
IIa: Uferfazies des eutrophen Stadiums
IIb: randferne Fazies des eutrophen Stadiums
IIc: Beckenfazies des eutrophen Stadiums
III: Randfazies des Süßwasserstadiums

Überblick über die Seeablagerungen

Sedimente des oligotrophen Stadiums I:
Diese Schichten sind heute im Maar leider nirgends mehr aufgeschlossen. Genaue Untersuchungen sind deshalb nicht möglich. SEEMANN (1926) erwähnt noch Frischwasserfossilien aus diesen Ablagerungen.

Sedimente des eutrophen Stadiums II:
Da durch Fäulnisprozesse ein sauerstoffarmes Tiefenwasser und Faulschlamm am Grund entstanden war und außerdem Faulgase zur Oberfläche aufstiegen, handelte es sich um ein lebensfeindliches Milieu (= euxinisches Milieu). Daher konnte die Biomasse nur unvollständig und stark verlangsamt durch anaerobe Bakterien abge-



baut werden. Außerdem war der See während dieses Stadiums abflußlos. Mit der Zeit erhöhte sich die Salinität, da aus den umgebenden Gesteinen ununterbrochen Stoffe (z.B. Mg^{2+}, Ca^{2+}) ausgewaschen wurden und sich schließlich im See ablagerten. Die hohe Salinität könnte ein weiterer Grund dafür sein, daß das Wasser besonders für höhere Lebewesen toxisch war. Auch Strontium, das aus den Jurakalken der Umgebung stammte, trat während dieses Seestadiums in sehr hohen Konzentrationen auf. Diese Tatsache ist möglicherweise ebenfalls als Indiz für das damalig vorhandene lebensfeindliche Milieu zu sehen. Denn Strontium ist bekanntlich ein Schwermetall und wirkt als Enzymgift, d.h. es setzt bei Lebewesen Stoffwechselvorgänge außer Kraft, was normalerweise zum Tod führt.
Zusammenfassend läßt sich sagen, daß während des eutrophen Stadiums die Fossilisationsbedingungen ausgesprochen günstig waren. Vor allem die Ablagerungen der Beckenfazies IIc sind durch hervorragend erhaltene Fossilien (z.B. Insekten mit Flügeläderung) bekannt geworden. Es handelt sich hier um den berühmten „Dysodil" des Randecker Maares.

Fossilinhalt:
IIa: Schnecken, Wirbeltierreste
IIb: Pflanzenreste, Insekten, Diatomeen
IIc: Pflanzenreste, Insekten, Frösche, Salamanderlarven, Vogelfedern, Schnekken, Diatomeen, Ostracoden

Ungeklärt ist noch die Zuordnung eines bituminösen, feinschichtigen Plattenkalkes, den man gelegentlich bei Straßen- und Wegebauten geborgen hat. Dieses Gestein hat neben dem Dysodil die meisten Fossilien geliefert (Frösche und deren Larven, Salamanderlarven, Fledermäuse, Vogelfedern, Insekten, Pflanzenreste, Schnecken). BLEICH (1988) vermutet, daß es sich um Schichten des randnahen Bereichs (IIa) handelt.

Sedimente des Süßwasserstadiums III:
Es wird angenommen, daß mit Beginn der Süßwasserphase das Randecker Maar einen Abfluß bekam. Dadurch würde sich das Abnehmen der Salinität und der hohen Strontiumgehalte erklären. Die Ablagerungen aus diesem Stadium sind Kalke, von denen heute nur noch die Randfazies erhalten ist.

Fossilinhalt:
Schnecken, Ostracoden, Kalkalgen, Reptilien, Vögel, Amphibien und Säugetiere.

3. Artenüberblick

Im Folgenden werden nun die fossilen Wirbeltiere des Randecker Maares vorgestellt. Abhängig vom bisherigen Wissensstand und der Bedeutung des jeweiligen Fossils für die Fundstelle wird dabei mehr oder weniger detailliert auf bestimmte Gattungen bzw. Arten eingegangen.
Allerdings muß an dieser Stelle erwähnt werden, daß die fossilen Reste an verschiedenen Punkten des Maares gefunden wurden und somit die Möglichkeit von unterschiedlichem Alter der Funde gegeben ist.
Da jedoch heute von einigen Forschern von einer „... geologischen Gleichaltrigkeit der gesamten Fauna ..." (briefliche Mitteilung Heizmann) ausgegangen wird, halte ich es für angebracht, das gesamte bisher gefundene Wirbeltiermaterial zusammenzufassen.

Vertebrata (Wirbeltiere)
Pisces (Fische)
Pisces indet.
Amphibia (Amphibien)
Anura (Froschlurche)
Fam. Palaeobatrachidae
Palaeobatrachus hauffianus (FRAAS)
Urodela (Schwanzlurche)
Fam. Salamandridae (Echte Salamander u. Molche)
Palaeopleurodeles hauffi (HERRE)
Reptilia (Kriechtiere)
Testudinata (Schildkröten)
Fam. Chelydridae (Alligatorschildkröten)
Chelydropsis sp.
Fam. Emydidae (Sumpfschildkröten)
Clemmydopsis sp.
Fam. Testudinidae (Landschildkröten)
Testudo sp.

Squamata (Eigentliche Schuppenkriechtiere)
Fam. Anguidae (Schleichen)
Ophisaurus sp.
Crocodilia (Krokodilartige)
Fam. Crocodylidae (Krokodile)
Unterfam. Alligatorinae (Alligatoren)
Diplocynodon sp.
Aves (Vögel)
Aves indet.
Mammalia (Säugetiere)
Insectivora (Insektenfresser)
Fam. Erinaceidae (Igel)
Erinaceine indet.
Galerix sp.
Fam. Soricidae (Spitzmäuse)
Dinosorex sp.
Fam. Talpidae (Maulwürfe)
Unterfamilie Desmaninae (Bisamspitzmäuse)
Mygalea antiqua (POMEL)
Chiroptera (Fledermäuse)
Chiroptera div. indet.
Fam. Molossidae (Bulldogg-Fledermäuse)
Tadarida sp.
Rodentia (Nagetiere)
Fam. Eomyidae (ausgestorbene Nagetiergruppe)
Eomyidae indet.
Keramidomys sp.
Eomyops cf. catalaunicus (HARTENBERGER)
Fam. Cricetidae (Hamsterartige)
Cricetidae indet.
Democricetodon sp.
Megacricetodon sp.
Eumyarion weinfurteri (SCHAUB & ZAPFE)
Neocometes cf. brunonis (SCHAUB & ZAPFE)
Fam. Spalacidae (Blindmäuse)
Anomalomys minor (FEIJFAR)
Fam. Gliridae (Schläferartige)
Bransatoglis cadeoti (BULOT)
Microdyromys sp.
Paraglirulus cf. lissiensis (HUGUENEY & MEIN)
Glirudinus sp.
„Glis" sp.
Fam. Sciuridae (Hörnchen)
Spermophilinus cf. bredai (VON MEYER)
Sciuropterus sp.
Carnivora (Raubtiere)
Fam. Mustelidae (Marder)
Unterfamilie Lutrinae (Otter)
? Lutrinae indet.
Fam. Ursidae (Großbären)
Unterfamilie Hemicyoninen
Hemicyonide indet.
Lagomorpha (Hasenartige)
Fam. Ochotonidae (Pfeifhasen)
Prolagus sp.
Artiodactyla (Paarhufer)
Fam. Cainotheriidae
Cainotherium cf. bavaricum (BERGER)
Fam. Tragulidae (Zwerghirsche)
Dorcatherium crassum (LARTET)
Fam. Cervidae (Hirsche)
Cervidae indet.
Lagomeryx cf. parvulus (ROGER)
Fam. Suidae (Altweltliche Schweine)
? Hyotherium sp.
Überfamilie Giraffoidea (Giraffenartige)
Palaeomeryx bojani (VON MEYER)
Perissodactyla (Unpaarhufer)
Fam. Equuidae (Pferde)
Anchitherium aurelianense (CUVIER)
Fam. Rhinocerotidae (Nashörner)
Brachypotherium sp.
Proboscidea (Rüsseltiere)
Fam. Gomphotheriidae (Mastodonten)
Gomphotherium angustidens (CUVIER)

Pisces – Fische

Als Neufund sind nicht genau bestimmbare Fischreste aus den Ablagerungen des Süßwasserstadiums anzusehen. Es sind „... kleine Zahnkarpfen-ähnliche Abdrücke ..." (briefliche Mitteilung Heizmann). Wahrscheinlich kamen die Tiere durch Zuflüsse in den Maarsee, aber auch eine Laichverbreitung durch Vögel ist nicht auszuschließen.

Anura – Froschlurche

Reste von Froschlurchen sind aus dem Randecker Maar schon seit geraumer Zeit bekannt. So beschrieb E. FRAAS bereits 1909 einen Rest als *Rana hauffiana* und stellte damit das gefundene Fossil zur Familie der Ranidae, zu den Echten Fröschen, welche auch heute noch mit sehr vielen Arten vertreten sind. Diese Zuordnung erwies sich jedoch aufgrund neuerer Untersuchungen (nach VERGNAUD-GRAZZINI & HOFSTETTER 1972) als irrig. Das Fossil wurde nun als *Palaeobatrachus hauffianus* bestimmt. Aufgrund der Skelettmorphologie sind die Palaeobatrachidae, welche als einzig bekannte Familie der Anura ausgestorben sind, als primitiv zu betrachten. Einige Skelettmerkmale zeigen uns jedoch, daß diese Tiere hervorragend für eine aquatische Lebensweise angepaßt waren. So ist beispielsweise eine starke Verlängerung der Mittelfinger- und der Mittelzehenknochen festzustellen. Durch die verlängerten Finger war es dem Tier möglich, seine Beute besser festzuhalten. Außerdem besaß das Tier nun aufgrund der verlängerten Zehen auch eine vergrößerte Schwimmhaut, was ihm eine schnellere Fortbewegung ermöglichte. Daraus läßt sich schließen, daß die Palaeobatrachidae wohl als ans Wasser gebundene Lauerräuber lebten.

Alle diese Merkmale, sowohl was Lebensweise als auch körperliche Kennzeichen betrifft, findet man heute noch bei den auf Südamerika beschränkten Wabenkröten (*Pipa*) und den afrikanischen Krallenfröschen (*Xenopus* und weitere Gattungen). Aus dem Randecker Maar sind die Anuren durch Einzelknochen als auch durch Skelette (siehe Bild 2) überliefert. Da die Skelette ausschließlich in Sedimenten des II. Seestadiums („euxinisches Milieu") gefunden wurden, muß man davon ausgehen, daß diese Reste aus Zuflüssen, welche den eigentlichen Lebensraum der Tiere darstellten, eingeschwemmt wurden. Dies trifft auch für die gut erhaltenen Kaulquappen (siehe Bild 1) zu. Allerdings muß darauf hingewiesen werden, daß es sich bei den Kaulquappen auch um andere Anura-Vertreter handeln kann. Denn mit Sicherheit war *Palaeobatrachus* nicht der einzige Froschlurchartige in der Umgebung des Maarsees. Da aber noch keine Untersuchungen über die Anuren des Randecker Maars gemacht wurden, kann man natürlich nur Vermutungen über das Vorkommen weiterer Arten aufstellen.

Urodela

Auch im Hinblick auf die Familie der Salamandridae nimmt das Randecker Maar, die Erhaltung der Reste betreffend, eine Sonderstellung ein. Vollständige Skelette, wie sie von hier vorliegen, gehören sonst zu den Seltenheiten (siehe Bild 3). Bis jetzt wurden in der Literatur drei Stücke beschrieben. Ein weiteres viertes Exemplar aus der Sammlung des Autors befindet sich im Naturmuseum Augsburg. Der erstgefundene ca. 11 cm lange Salamanderrest wurde von HERRE 1941 als *Palaeopleurodeles hauffi* bestimmt. Es handelt sich dabei um einen Verwandten des rezenten Rippenmolches *Pleurodeles*, der heute noch in Teilen Nordwest-Afrikas und der Iberischen Halbinsel vorkommt. Wie der Name dieser Tiere schon zum Ausdruck bringt, besitzen sie besonders ausgeprägte Rippen. Bei den rezenten Tieren kann man sogar zuweilen beobachten, daß die Rippenspitzen durch die Körperhaut nach außen dringen. Bei den vier bisher aufgefundenen Salamanderskeletten dürfte es sich bei allen Exemplaren um Tiere handeln, die sich noch im Larvenstadium befinden. Bei zwei Tieren ist das eindeutig aufgrund der geringen Größe festzustellen, bei den zwei verbleibenden, ca. 11 – 12 cm langen Exemplaren wird es aufgrund bestimmter Skelettmerkmale (nach ESTES 1981, S. 78) angenommen. Heute geht man davon aus, daß *Palaeopleurodeles* vor allem in Zuflüssen zum Maarsee gelebt hat. Dort schlüpften und wuchsen die Tiere auf und nach der Metamorphose lebten sie dann wohl überwiegend an Land in der Nachbarschaft des Sees. Deshalb handelt es sich bei den gefundenen Salamandern mit Sicherheit um eingeschwemmte Reste, welche sich wegen der guten Fossilisationsbedingungen hervorragend erhalten haben.

Testudinata – Schildkröten
Bisher wurden in den Sedimenten des Süßwasserstadiums drei Schildkrötengattungen gefunden.
Eine davon, die Gattung *Testudo*, ist eine Landschildkröte, die auch heute noch im circummediterranen Raum weit verbreitet ist.
Die Gattung *Clemmydopsis*, eine Sumpfschildkröte, ist dagegen bis jetzt nur aus dem europäischen Jungtertiär nachgewiesen.
Eine weitere im Maar gefundene Gattung ist *Chelydropsis*, welche den heute in Amerika vorkommenden Schnappschildkröten der Gattung *Chelydra* sehr nahesteht. Diese rezenten Vertreter werden auch Alligatorschildkröten genannt, da die auf ihrem Schwanz doppelreihig stehenden scharfen Grate etwas an den Schwanzkamm der Krokodile erinnern. Die lebenden Arten halten sich fast ausschließlich im Wasser auf und ernähren sich vorwiegend von Fleischkost.

Squamata – Eig. Schuppenkriechtiere
WESTPHAL entdeckte bei seiner Grabung 1962 winzige Knochenplättchen. Diese Reste dürften zur Gattung *Ophisaurus* gehören. Es handelt sich hier um eine Schleichengattung, die im Jungtertiär weit verbreitet war.

Crocodilia – Krokodilartige
Aus den Schichten des III. Seestadiums sind Reste der Gattung *Diplocynodon*, einem Alligator, bekannt geworden. Ein wichtiger Gesichtspunkt muß hierzu noch erwähnt werden: Schon viele Autoren haben fossile Krokodilreste für Klimarekonstruktionen verwendet. Aufgrund von Beobachtungen an rezenten Tieren muß jedoch in Zukunft von diesem Vorhaben zumindest größtenteils abgesehen werden. Denn es wurde festgestellt, daß rezente Tiere sowohl in der Lage sind, in tropischer Hitze zu leben als auch eine alljährliche Kälteperiode zu überstehen, was dem Laien zuerst unglaubhaft vorkommt. Man fand jedoch heraus, daß es für den Mississippi- (*Alligator mississippiensis*) und den Chinaalligator (*Alligator sinensis*) zum alljährlichen Rhythmus gehören kann, sich bei Kälteperioden unter einer vorübergehenden Eisdecke unter Wasser aufzuhalten, wobei die Tiere durch ein kleines Atemloch im Eis den lebensnotwendigen Sauerstoff bekommen. Somit ist bewiesen, daß Krokodile keine beweiskräftigen Klimaindikatoren darstellen.

Aves – Vögel
Diese Wirbeltierklasse ist bis jetzt nur durch spärliche Reste nachgewiesen. So fand man beispielsweise Federn (siehe Bild 4) und ein paar wenige Einzelknochen. Alle Reste sind jedoch unbestimmt.

Insectivora – Insektenfresser
Grundsätzlich unterscheidet man bei den Insectivora zwei Hauptgruppen. Unter der ersten, den Proteutheria, vereint man die inzwischen ausgestorbenen Familien. Die zweite Gruppe der Lipotyphla umfaßt folglich alle Familien, welche noch rezente Vertreter haben.
Sämtliche bisher im Maar entdeckten Insektenfresser gehören zu den „modernen" Familien der Insectivora, den Lipotyphla: Igel, Maulwurf und Spitzmaus. Allgemein läßt sich sagen, daß die meisten der heute lebenden Insektenfresser dämmerungs- bzw. nachtaktiv sind. Ihr Geruchs- und Gehörsinn ist daher meist viel besser ausgebildet als die Sehfähigkeit. Ihre Nahrung besteht vor allem aus Kleintieren (z.B. Insekten), Früchten und Beeren.

Chiroptera – Fledermäuse
Da im Randecker Maar die Fledermäuse neben einzelnen Fragmenten auch durch mehr oder weniger ganze Skelette überliefert sind (siehe Bild 5), war es den Paläontologen möglich, trotz der enormen Artenvielfalt dieser Tiere die Gattung der fossilen Exemplare zu bestimmen. Es handelt sich bei den Skelettfunden um die Reste von Faltlippen-Fledermäusen, Gattung *Tadarida*, welche heute noch mit ca. 35 Arten über die tropischen und subtropischen Zonen der ganzen Erde verbreitet sind. Eine Art, *Tadarida teniotis*, hat ihr Verbreitungsgebiet sogar bis nach Südeuropa ausgedehnt (siehe Abb. 2). Über ihre Lebensweise ist allerdings nur wenig bekannt.



Abb. 2: *Tadarida teniotis* in Europa (aus GRZIMEK (1968 a, S. 160)

Leider läßt sich die Entwicklung der Chiroptera nur sehr lückenhaft dokumentieren, da nur sehr wenig fossile Formen beschrieben sind. Außerdem ist der „... Archaeopteryx der Fledermäuse ..." (RICHTER & STORCH (1980), S. 357) noch nicht gefunden worden. Wir kennen heute weder den Ursprung oder eine „Übergangsform" (connecting link) zu den Vorfahren, noch die früheste Stammesgeschichte, die vermutlich bis in die Kreidezeit zurückreicht. Erst aus dem Zeitalter des Tertiär, als die Entwicklung der Fledermäuse schon relait fortgeschritten war[1], sind uns einige Reste erhalten geblieben, zu denen auch die des Randecker Maars gehören.
Die äußerst gute Überlieferung hängt zum einen an den günstigen Fossilisationsbedingungen, zum anderen wahrscheinlich mit den Lebensgewohnheiten der Tiere zusammen. Vielleicht hat *Tadarida* ihre Beute bevorzugt über Wasserflächen gejagt, wobei es natürlich vorkommen konnte, daß ein Tier ins Wasser stürzte. Eine weitere, viel wahrscheinlichere Möglichkeit wäre, daß durch das zeitweise bestehende euxinische Milieu im Maarsee giftige Dämpfe (z.B. H_2S) aufstiegen, die die Fledermäuse schließlich zum „Abstürzen" brachten.
Obwohl man von diesen fossilen Tieren mehrere rezente Vergleichsarten kennt, wäre das Einbeziehen dieser Reste für eine Großklimarekonstruktion fahrlässig. Denn Fledermäuse sind überwiegend Nachttiere und jagen daher bei niedrigen Abend- und Nachttemperaturen, die nicht die normalen Bedingungen widerspiegeln und somit zur Verfälschung des Rekonstruktionsversuchs beitragen würden.

Rodentia – Nagetiere
Daß die fossilen Nagetiere im Randecker Maar die artenreichste Wirbeltierordnung darstellen, ist keinesfalls verwunderlich. Denn auch heute sind die Rodentia mit ca. 1700 Arten die erfolgreichste Säugetierordnung. Ihre Verbreitung erstreckt sich über alle Klimazonen. Im Maar sind die Nagetiere mit fünf Familien vertreten:
Hamsterartige, Blindmäuse, Schläferartige, Hörnchen und Eomyidae.
Hervorheben möchte ich zwei Gattungen, deren Vorkommen von besonderem Interesse ist. Zum einen die Gattung *Sciuropterus* aus der Familie der Hörnchen. Hier handelt es sich nämlich um Flughörnchen, welche auch heute noch Verwandte beispielsweise in Asien haben.
Zum anderen *Neocometes* aus der Familie der Hamsterartigen. Dieses Tier ist ein Verwandter der Stachelmäuse, deren rezente Vertreter (*Typhlomys, Platacanthus*) in Südchina und Indien vorkommen und die man bis zum Fund von *Neocometes* stets zu den Schläferartigen gestellt hat. Es sind aber hamsterartige Nager, deren lebende Formen lange Schwänze tragen und in Bäumen leben.

Carnivora – Raubtiere
An Raubtierresten wurde bis heute leider nur wenig entdeckt. Ein Rest könnte vielleicht zu den Ottern gestellt werden. Ein weiteres Fossil läßt sich einem Vertreter der Großbärenfamilie, einem Hemicyoniden, zuordnen. Bei den Hemicyoninen handelt es sich um eine völlig erloschene Seitenlinie

[1] Beispielsweise besaßen die Fledermäuse schon mindestens seit dem Eozän das Ultraschall-Echolotsystem, was an Fossilfunden aus der Grube Messel bei Darmstadt anhand von Röntgenaufnahmen nachgewiesen wurde.

der Bären, deren Verschwinden wahrscheinlich durch das Auftreten neuer Beutetiere wie der Hirschartigen, und dem Vordringen der Hyänen, Katzen- und Hundeartigen begründet ist.

Lagomorpha – Hasenartige

Aus dieser Säugetierordnung ist aus dem Maar nur der Pfeifhase *Prolagus sp.* bekannt geworden. Von der im Tertiär bei uns mit 16 Gattungen artenreichen Familie der Pfeifhasen gibt es heute nur noch die auf Gebirge spezialisierte Gattung *Ochotona* mit 14 Arten in Asien (12) und Nordamerika (2). Leider lassen sich die Pfeifhasen als Steppenbewohner nur schlecht in die Umgebung des Maarsees einordnen. Da die Ochotoniden aber auch an anderen Fundstellen häufig entdeckt wurden, in denen sie eigentlich ökologisch gesehen nicht vorkommen sollten, bleibt dies ein noch allgemein zu klärendes Problem.

Artiodactyla – Paarhufer

Mit Sicherheit sind vier Paarhuferfamilien fossil überliefert. Eine davon, die Familie der Cainotheriidae, ist eine formenarme, äußerlich an Hasen erinnernde Gruppe kleinwüchsiger, auf Westeuropa beschränkter Paarhufer. Wie sich aus dem Bau der niedrigkronigen Molaren ergibt, bestand die Nahrung vermutlich, wie bei den rezenten Hasen, aus weichen Pflanzenteilen.

Ein weiterer Paarhufer aus der Familie der Zwerghirsche ist das *Dorcatherium*. Es ist ein sehr naher Verwandter zu dem heute in Äquatorialafrika (siehe Abb. 3) lebenden Afrikanischem Hirschferkel (*Hyemoschus aquaticus*).

Thenius bezeichnet das Afrikanische Hirschferkel sogar als „... echtes lebendes Fossil, das sich im Aussehen wohl kaum vom tertiärzeitlichen *Dorcatherium* unterscheiden dürfte. Es ist wie die Dorcatherien ein Waldbewohner ..." (GRZIMEK (1968 b, Seite 151). Auffallend bei diesen Tieren, die eine Höhe von ca. 35 cm erreichen können, ist, daß die Männchen keine Stirnwaffen tragen, sondern lange obere Eckzähne besitzen (siehe Abb. 4).

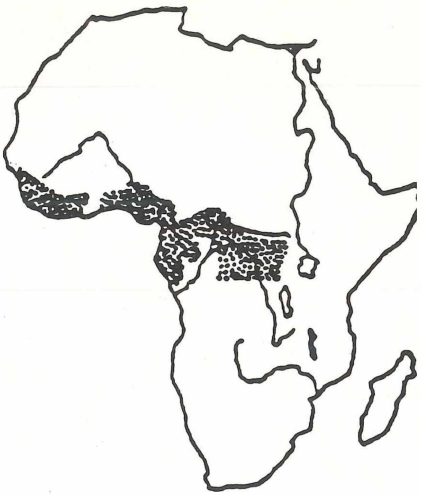


Abb. 3: *Hyemoschus aquaticus* in Afrika (aus GRZIMEK (1968)[2] S. 151)

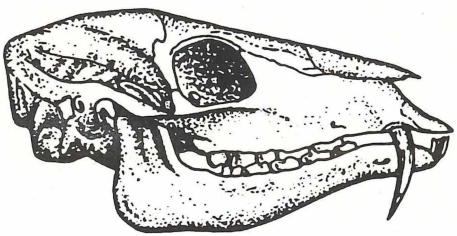


Abb. 4: Am Schädel des Hirschferkels (*Hyemoschus aquaticus*) kann man sehen, daß die Hörner fehlen und daß deshalb die oberen Eckzähne die Verteidigungswaffen darstellen (aus MOSTERIN (1971), S. 157)

Neben dem Afrikanischen Hirschferkel leben heute noch drei weitere Arten in Indomalaysia (Flecken-, Groß- und Kleinkantschil), welche den tertiären Zwerghirschen sehr ähnlich sind.

Lagomeryx aus der Familie der Hirsche ist ein weiterer Paarhufer, der aus dem Maar nachgewiesen ist. Dieser Hirsch besaß sehr eigenartige Stirnwaffen. Denn sein Geweih

am Ende eines langen Stiels war wie eine Art „Fangfächer" aufgegabelt.
Neben *Lagomeryx* fand man noch ein paar andere Reste von Hirschen. Allerdings war hier eine genauere Bestimmung nicht möglich.
Anhand weiterer Funde konnten auch die Art *Palaeomeryx bojani* nachgewiesen werden. Lange zu den Hirschen gestellt, gilt die Gattung *Palaeomeryx* heute als nah verwandt mit den Giraffenartigen, von denen heute nur noch Giraffe und Okapi leben. Man nimmt an, daß sich *Palaeomeryx* von Blättern ernährte und in Wäldern lebte. Ein paar wenige Reste könnten zu *Hyotherium*, einem Schweineverwandten, gehören. Eine genaue Identifikation ist allerdings nicht möglich.

Perissodactyla – Unpaarhufer

An Unpaarhuferresten konnten bis jetzt zwei Familien mit je einer Gattung bestimmt werden. Dies ist zum einen die Familie der Pferde mit *Anchitherium*, und zum anderen die Nashornfamilie mit *Brachypotherium*.
Da die Stammesgeschichte der Pferde ziemlich umfassend dokumentiert ist, lassen sich anhand der fossilen Reste typische Merkmale erkennen, die für die Anpassung an die, sich im Lauf der Zeit verändernden Lebensräume sprechen. So kann man beispielweise den Wandel vom „geruhsamen" Waldtier zum laufenden Steppentier sehr gut an der Umbildung der Extremitäten verfolgen. Während der Urtyp des „Lauffußes" noch fünfstrahlig ist, ist bereits bei *Hyracotherium* (Untereozän) die Vorderextremität um eine Zehe reduziert. Diese Entwicklung setzt sich fort in völligem Verschwinden von Zehen, bis nur noch der „einzehige Springfuß" vorhanden ist, wie wir ihn an den rezenten Pferden beobachten können.
Anchitherium läßt sich in dieser Reihe ungefähr in der Mitte einordnen. Denn *Anchitherium* ist zwar dreizehig, doch kann man bereits deutlich die Betonung der Mittelzehe, die sich später zum „Springfuß" entwickelt, erkennen. Aufgrund der Dreizehigkeit läßt sich *Anchitherium* als Waldtier klassifizieren. Denn es fehlte ihm noch die notwendige Schnelligkeit, die ein Steppentier braucht, um seinen Freßfeinden zu entkommen.
Diese Klassifikation wird auch noch durch andere Merkmale untermauert. So zeigt z.B. das Gebiß der Pferde im Laufe der Zeit die Entwicklungslinie Allesfresser – Laubfresser – Grasfresser. *Hyracotherium,* ein Laubfresser, besaß vierhöckerige Backenzähne. Die Höcker wurden von Zeit zu Zeit immer flacher, wodurch sich die Kaufläche vergrößerte. Die war notwendig, um das harte Gras, die Nahrung der Steppenpferde, zu zermahlen.
Anchitherium hatte niederkronige Backenzähne, die zum Zerkleinern von Laubblättern geeignet waren. Somit ist auch hier *Anchitherium* eindeutig als Waldbewohner charakterisiert.
Völlig unverständlich ist daher die Meinung einiger Autoren, die *Anchitherium* als ein typisches Steppen- oder Savannentier hinstellen.
Derselbe Fehler wurde mit *Brachypotherium* aus der Familie der Rhinocerotidae begangen. Denn HEISSIG (1972) bestätigt das von THENIUS (1951) bereits angenommene Faktum, daß es sich bei dem hornlosen *Brachypotherium* um eine Form des trockeneren Hochwaldes handelt und keinesfalls um ein Savannen- oder Steppentier. In diesem Zusammenhang muß man sich außerdem vor Augen halten, daß aus paläobotanischer Sicht eine Savannenexistenz in jener Zeit in keinster Weise bestätigt ist, wodurch die „Savannentheorie" noch unglaubwürdiger wird.

Proboscidea – Rüsseltiere

Mit einer Höhe bis zu 3,50 m war das *Gomphotherium* das größte Tier in der Umgebung des Maarsees. Im Vergleich mit den heute lebenden Elefanten fallen besonders die Unterschiede bei den Zähnen auf. Während der heutige Elefant nur im Oberkiefer lange, gebogene Stoßzähne besitzt, hatte das *Gomphotherium* im Oberkiefer ein Paar große, aber gerade und im Unterkiefer ein Paar kleinere, ebenfalls gerade Stoßzähne (siehe Abb. 5). Eigenartig sind



Abb. 5: *Gomphotherium* (aus THENIUS (1989), S. 400)

auch die Backenzähne des *Gomphotherium*. Sie haben zahlreiche, zitzenförmige, zu Querjochen vereinigte Höcker.

4. Paläoklima

Wenn man nun das Faunenspektrum des Randecker Maares noch einmal Revue passieren läßt, so wird selbst der Laie erkennen, daß zu Lebzeiten dieser Tiere ein anderes, wärmeres Klima geherrscht haben muß als wir es heute haben. Leider lassen sich aber anhand der Wirbeltiere nur bedingt Aussagen über das Paläoklima machen. Dies kann beispielsweise an der Lebensweise der Tiere liegen (z.B. Nachtaktivität). Viel besser eignen sich dafür fossile Pflanzen, welche im Randecker Maar glücklicherweise in einer großen Zahl gefunden wurden. Viele der fossilen Formen haben heute noch lebende Verwandte.

Hierfür einige Beispiele:

Fossile Form aus dem Randecker Maar	Rezente Vergleichsart(en) und ihre Verbreitung
Bittereschengewächse:	
Ailanthus confucii	*Ailanthus altissima*; China
Magnoliengewächse:	
Magnolia cf. lusatica	mehrere Arten; u.a. atlantisches Nordamerika, große Teile Asiens

Besonders interessant ist allerdings das Vorkommen der fossilen Gattung „*Podogonium*". Denn diese Gattung hat sich als identisch mit der rezenten Gattung *Gleditsia* erwiesen, einer Leguminose, die die feuchten Auen Ostasiens und der südöstlichen USA bewohnt.

Betrachtet man sich nun einmal eine Weltklimakarte, so stellt man fest, daß sich die Verbreitungsgebiete der rezenten Vergleichsarten vor allem im Bereich des Cfa-Klima befinden. Es wird daher angenommen, daß dieses Mesoklima auch z.Z. der Sedimentation des Randecker Maares vorgeherrscht und der damaligen Flora und Fauna optimale Lebensbedingungen geschaffen hat. Es handelt sich hierbei um ein warmgemäßigtes Regenklima (C) ohne Trockenzeiten (f) mit Temperaturen im Monatsdurchschnitt zwischen -3 Grad und +22 Grad Celsius (a = Cfa-Klima nach KÖPPEN in BLÜTHGEN 1980: S. 668 ff.). Auch eine jährliche Niederschlagsmenge von ca. 1500 mm hat man anhand von Vergleichen mit den rezenten Vergleichsarten ermittelt.

Allerdings lassen sich einige Arten mit diesem Klimatyp weniger gut in Verbindung bringen. Möglicherweise hatten in dem von mehr oder weniger steilen Hängen umgrenzten Maarsee auch besondere, mikroklimatische Bedingungen Einfluß auf die damalige Lebenswelt.

Grundsätzlich kann man jedoch davon ausgehen, daß das Randecker Maar im Bereich

des Cfa-Klimas in Mitteleuropa lag und man sich deshalb die klimatischen Begebenheiten in Süddeutschland damals ungefähr so vorstellen muß, wie man sie heute beispielsweise in Südostasien oder im Südosten der USA vorfinden kann.

5. Geologisches Alter der Fundschichten

Entgegen der Meinung früherer Autoren wird heute die fossile Flora und Fauna des Randecker Maares als praeriesisch angesehen, d.h. sie wird auf die Zeit vor dem Ries-Ereignis datiert, welches vor 14,6 ± 0,6 Millionen Jahren stattfand.

GREGOR (1986) stellt aufgrund seiner Untersuchungen der Frucht- und Samenfloren das Randecker Maar an die Wende Unter-Mittelmiozän, was einem Alter von ca. 16,8 Millionen Jahren entsprechen würde (siehe Abb. 6). Auch die von HEIZMANN (1983) im Jahre 1977 im Randecker Maar gefundene Kleinsäugerfauna bestätigt dies. Denn das Vorkommen bestimmter Arten, wie z.B. der Blindmaus *Anomalomys minor*, die bis jetzt fast nur in Sedimenten des obersten Untermiozän gefunden wurde, gibt eindeutige Hinweise auf das von Gregor angenommene Alter der fossilführenden Schichten des Randecker Maars.

6. Ökologische Rekonstruktion

LÖFFLER & WESTPHAL (1982, Seite 60) haben versucht, eine Paläoökologie des II. Seestadiums zusammenzustellen, was ihnen auch recht anschaulich geglückt ist.
Sie unterscheiden dabei fünf verschiedene Bereiche im Maar und dessen Umgebung mit jeweils typischen Faunenelementen:

1 Subtropischer Laubwald an den Hängen des Maars:
Landschnecken, Insekten, Schuppenechsen, Vögel, Insektenfresser, Nager, Fledermäuse, Großsäuger

2 Süßwasserzuflüsse zum Maarsee:
Süßwasserschnecken, Insekten, Rippenmolche, Frösche

3 Ufersaum:
Wasserschnecken, Insekten

4 See mit euxinischem Milieu:
Eine Existenz für höhere Tiere war hier nicht möglich. Eingeschwemmte bzw. ins Wasser gestürzte Organismen wurden konserviert.

5 Savannenartige Malmkalk-Hochfläche:
Savannentypische Tiere, wie z.B. Pferde.

Ära	Subära	in Millionen Jahren vor heute
KÄNOZOIKUM	Quartär	
	Tertiär	65
MESOZOIKUM	Kreide	140
	Jura	195
	Trias	225
PALÄOZOIKUM	Perm	285
	Karbon	350
	Devon	405
	Silur	440
	Ordovizium	500
	Kambrium	570
PROTEROZOIKUM		
AZOIKUM		4500

Pilozän		5,4
Miozän	ob.	11,8
	mi.	16,8
	unt.	23
Oligozän		37
Eozän		54
Paläozän		

Abb. 6: Geologische Zeittafel

Beim 5. Punkt unterlief den beiden Autoren ein Irrtum. Sie schreiben hier von „... savannentypischen Tieren, wie z.B. Pferde ...", was jedoch falsch ist. Denn *Anchitherium* war kein Savannen-, sondern ein Waldbewohner. Auch aus der Flora lassen sich keine Anzeichen für savannenartige Bereiche finden. Vielmehr ist anzunehmen, daß auch die Hochfläche bewaldet war.

Da dieses Rekonstruktionsmodell nur für das II. Seestadium gilt, müssen für das III. Seestadium einige Ergänzungen vorgenommen werden. Der See führt während des III. Seestadiums Süßwasser, weshalb wieder höhere Tiere im See leben konnten. So erklärt sich beispielsweise das Vorkommen von Fischen, Schildkröten und Krokodilen in diesen Schichten. Außerdem wurden die meisten Reste von Großsäugern in den Ablagerungen des III. Seestadiums entdeckt. Auch hierfür gibt es eine einfache Erklärung: Nachdem das Wasser nicht mehr salzhaltig war, nutzten die Tiere den See nun als Wasserstelle und es tummelten sich weit mehr Tiere um den See als zu den Zeiten des eutrophen Stadiums.

Danksagung

Ich danke folgenden „Herren vom Fach" für das Bereitstellen von unumgänglicher Fachliteratur sowie für einige wichtige Hinweise:

Dr. H.-J. Gregor, Naturmuseum Augsburg; Prof. Dr. F. Westphal, Institut für Geologie und Paläontologie in Tübingen; Dr. E. P. J. Heizmann, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart; Dr. K. E. Bleich, Wolfschlugen.

Literatur

ABUSCH-SIEWERT, S. (1983): Gebißmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen; Frankfurt a.M.

BAYERISCHES GEOLOGISCHES LANDESAMT (Hrsg.) (1989): Geologica Bavarica 94; München

BEHNKE, C., EIKAMP, H. & ZOLLWEG, M. (1986): Die Grube Messel; Korb

BLEICH, K. E. (1988): Entwicklung und Umwelt des miozänen Randecker Maarsees; Stuttgart

BLÜTHGEN, J. (1966): Allgemeine Klimageographie; Berlin

BÖTTCHER, R. (1987): Neue Funde von *Andrias scheuchzeri* (Cryptobranchidae, Amphibia) aus der süddeutschen Molasse; Stuttgart

COCHRAN, D. M. (1961): Knaurs Tierreich in Farben – Amphibien; München – Zürich

DOBAT, K. & PEIKERT-HOLLE, T. (1985): Blüten und Fledermäuse; Frankfurt a.M.

DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. (1986): Biology of Amphibians; USA (o.O.)

ESTES, R. (1981): Gymnophiona, Caudata; Stuttgart – New York

FRAAS, E. (1909): *Rana hauffiana* n. sp. aus den Dysodilschiefern des Randecker Maares; Stuttgart

GEYER, O. F. & GWINNER, M. P. (1979): Die Schwäbische Alb und ihr Vorland; Berlin – Stuttgart

GREGOR, H.-J. (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands; Stuttgart

GREGOR, H.-J. (1986): Zur Flora des Randecker Maares; Stuttgart

GRZIMEK, B. (1968 a): Grzimeks Tierleben Band 11 – Säugetiere II; Zürich

GRZIMEK, B. (1968 b): Grzimeks Tierleben Band 13 – Säugetiere IV; Zürich

GRZIMEK, B. (1970): Grzimeks Tierleben Band 5 – Fische II, Lurche; Zürich

HEISSIG, K. (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 5. Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie; München

HEIZMANN, E. P. J. (1983): Die Gattung *Cainotherium* im Orleanium und im Astaracium Süddeutschlands; Basel

HERRE, W. (1941): *Palaeopleurodeles hauffi* nov. gen. nov. sp., ein fossiler Schwanzlurch aus dem Miozän Süddeutschlands; Leipzig

INGER, R. F. & SCHMIDT, K. P. (1957): Knaurs Tierleben in Farben – Reptilien; München – Zürich

JANKOWSKI, B. (1981): Die Geschichte der Sedimentation im Nördlinger Ries und Randecker Maar; Bochum

KOENIGSWALD, W. von (Hrsg.) (1989): Fossillagerstätte Rott bei Hennef am Siebengebirge; Siegburg

KRAUTTER, M. & SCHWEIGERT, G. (1991): Bemerkungen zur Sedimentation, Flora und dem Paläoklima des Randecker Maars (Unter-/Mittel-Miozän); Stuttgart

LÖFFLER, T. & WESTPHAL, F. (1982): Eine Salamanderlarve aus dem Jungtertiär des Randecker Maares; Stuttgart

MOSTERIN, J. (Hrsg.) (1971): fauna – Afrika (Äthiopische Region); München

MÜLLER, A. H. (1985): Lehrbuch der Paläozoologie – Fische und Amphibien; Jena

PROBST, E. (1986): Deutschland in der Urzeit; München

RICHTER, G. & STORCH, G. (1980): Beiträge zur Ernährungsbiologie eozäner Fledermäuse aus der Grube Messel; Frankfurt a.M.

ROSS, C. A. (Hrsg.) (1987): Crocodiles and Alligatores; Singapore

SANDERSON, I. T. (1956): Knaurs Tierreich in Farben – Säugetiere; München – Zürich

SCHLEICH, H. H. (1985): Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien; München

SEEMANN, R. (1926): Geologische Untersuchungen in einigen Maaren der Albhochfläche; Stuttgart

STRASBURGER, E. (Hrsg.) (1991): Lehrbuch der Botanik; Stuttgart – Jena – New York

THENIUS, E. (1951): Die Rhinocerotiden des Wiener Jungtertiärs; Wien

THENIUS, E. (1989): Handbuch der Zoologie – Zähne und Gebiß der Säugetiere; Berlin – New York
VERGNAUD-GRAZZINI, G. & HOFFSTETTER, R. (1972): Presence de Palaeobatrachidae (Anura) dans des gisements tertiaires francaises; Paris
WESTPHAL, F. (1963): Ein fossilführendes Jungtertiärprofil aus dem Randecker Maar; Stuttgart
WESTPHAL, F. (1967): Eine Fledermaus (*Tadarida*, Chiroptera) aus dem Obermiozän des Randecker Maares; Stuttgart
WESTPHAL, F. (1977): Miozäne Salamandriden aus dem Randecker Maar; Freiburg

Der abgebildete *Palaeopleurodeles hauffi* HERRE (Bild 5) wird in der Sammlung des Instituts und Museums für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen aufbewahrt. Alle anderen Stücke stammen aus der Kollektion des Autors und befinden sich zur Zeit im Naturmuseum Augsburg.

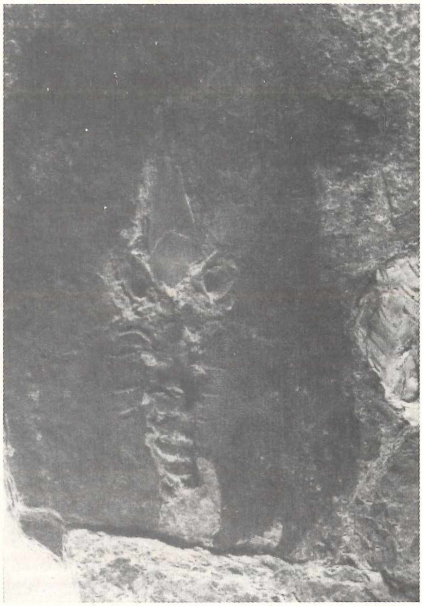


Bild 1: Unbestimmte Kaulquappe



Bild 2: Frosch *Palaeobatrachus hauffianus* (FRAAS)

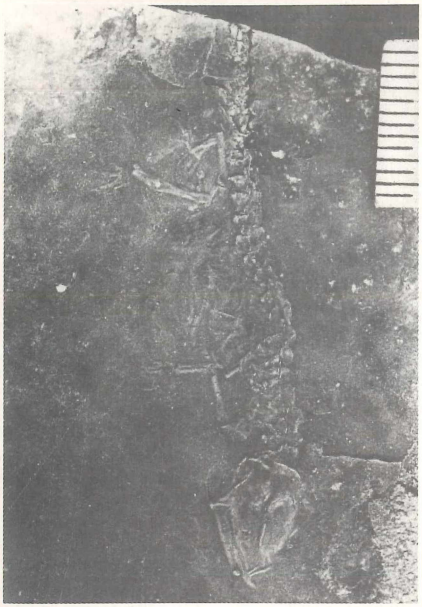




Bild 4: Unbestimmte Vogelfeder

◀ Bild 3: Salamander *Palaiopleurodeles hauffi* HERRE



Bild 5: Fledermaus *Tadarida sp.*

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte des naturwiss. Vereins für Schwaben, Augsburg

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: 98

Autor(en)/Author(s): Seehuber Uli

Artikel/Article: Die miozäne Wirbeltierfauna des Randecker Maares 9-23