

Osteologische Untersuchungen an Pseudosciuriden (Rodentia, Theridomorpha) des süddeutschen Alttertiärs

CHRISTIANE GAD

Kurzfassung: Die Arbeit stellt Untersuchungen des postcranialen Skeletts der vier Pseudosciuriden-Arten *Pseudosciurus suevicus*, *Suevosciurus ehingensis*, *Suevosciurus fraasi* und *Suevosciurus dehmi* aus süddeutschen Spaltenfüllungen vor.

Eine metrische Abgrenzung dieser Arten gegeneinander mit Hilfe der Knochen ist nicht möglich, da keine morphologischen Unterschiede bestehen und die Arten der jeweiligen Fundstellen größtenteils ineinander übergehen. Ausgehend von der Fundstelle Möhren 19 können jedoch bei den Fundstellen Möhren 31, Herrlingen 1 und Ronheim 1 Lücken in der Verteilung festgestellt werden. Die in Möhren 19 und Haag 2 vorkommenden Arten *Suevosciurus fraasi* und *S. dehmi* fehlen dort entweder beide oder es fehlt *S. dehmi* alleine. Zur Rekonstruktion der Bewegungsanpassung der Pseudosciuriden wurden Skelette von rezenten Nagern mit bekannter Anpassung untersucht und mit dem Skelett der Pseudosciuriden verglichen. Hierbei sind folgende Bewegungsanpassungen berücksichtigt worden: Grab-, Schwimm-, Spring- und Kletteranpassung. Diese funktionsmorphologischen Untersuchungen lassen den Schluß zu, daß für die Pseudosciuriden eine arboricole Lebensweise im Sinne eines „Baumhörnchentyps“ angenommen werden kann.

Abstract: The postcranial skeletons of four species of Pseudosciuridae (Rodentia, Theridomorpha) *Pseudosciurus suevicus*, *Suevosciurus ehingensis*, *Suevosciurus fraasi* and *Suevosciurus dehmi* from fissure fillings of South Germany are examined.

Compared with the other sites Möhren 19 shows the greatest size distribution. The teeth of this fissure filling are allocated to *Pseudosciurus suevicus*, *Suevosciurus ehingensis*, *S. fraasi* and *S. dehmi*. So it is postulated that in Möhren 31, Herrlingen 1 and Ronheim 1 in opposition to Möhren 19 and Haag 2 the smallest species *S. fraasi* and/or *S. dehmi* are missing. To find out to which locomotory adaptive type the Pseudosciurids belong to, skeletons of modern rodents have been examined. The following types have been taken into consideration: digging, swimming, jumping and climbing. These examinations show, that in the case of the Pseudosciurids one can suppose that the postcranial skeleton represents a type like modern squirrels.

1. Einleitung

Die alttertiären Faunen aus den Spaltenfüllungen der Fränkisch-Schwäbischen Alb sind schon seit dem 19. Jahrhundert (z. B. SCHLOSSER 1884) Gegenstand paläontologischen Interesses. In der Folgezeit schlossen sich zahlreiche Arbeiten besonders auch über Nagetiere an. Das Hauptinteresse dieser Veröffentlichungen galt allerdings dem Zahnbau der Nagetiere. Bei der systematischen Gewinnung der Faunen durch die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie und das Paläontologische Institut der Universität, München, aus den Spaltenfüllungen fielen gleichzeitig zahlreiche Knochen von Nagetieren an.

Es bot sich daher an, die gesammelten Knochen der Pseudosciuriden (Rodentia, Theridomorpha) in systematischer und funktionsmorphologischer Hinsicht zu untersuchen. Die unabhängig durchgeführten Untersuchungen des postcranialen Skeletts sind dazu geeignet, die mit den Zahnfunden vorgenommenen systematischen Einordnungen der Funde zu stützen. Darüber hinaus sind mit Hilfe von funktionsmorphologischen Überlegungen die Bewegungsanpassungen der untersuchten fossilen Nagetiere zu rekonstruieren.

Meinem Ehemann, Herrn Dr. J. GAD, danke ich ganz herzlich für sein Interesse und Verständnis, wodurch er wesentlich zur Fertigstellung der Arbeit beitrug. Ganz besonders gilt mein Dank Herrn Prof. Dr. K. HEISSIG, München, für sein reges Interesse und die wertvollen Anregungen sowie für die Durchsicht des Manuskripts und die Bereitstellung des Materials. Der Technische Assistent Herr O. LÜTT und Herr Dr. G. STORCH, Senckenberg-Museum, Frankfurt/M., stellten mir einen Teil des rezenten Vergleichsmaterials zur Verfügung, wofür ich ihnen danke. Weiterhin danke ich Herrn Prof. Dr. N. SCHMIDT-KITTLER, Mainz, auf dessen Anregung die vorliegende Arbeit zustande kam und der mir bei der Beschaffung des Materials behilflich war.

2. Material und Methode

Das in dieser Arbeit behandelte Material des postcranialen Skeletts der vier Pseudosciuriden-Arten *Pseudosciurus suevicus*, *Suevosciurus ehingensis*, *Suevosciurus fraasi* und *Suevosciurus dehmi* stammt aus süddeutschen Spaltenfüllungen (Abb. 1): Möhren 1, Möhren 3I, Haag 2, Herrlingen 1, Ronheim 1. Das Material wurde von der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie in München ausgeliehen. Es handelt sich um separierte Skelettelemente. Lediglich aus Haag 2 liegt eine zusammenhängende Hinter-

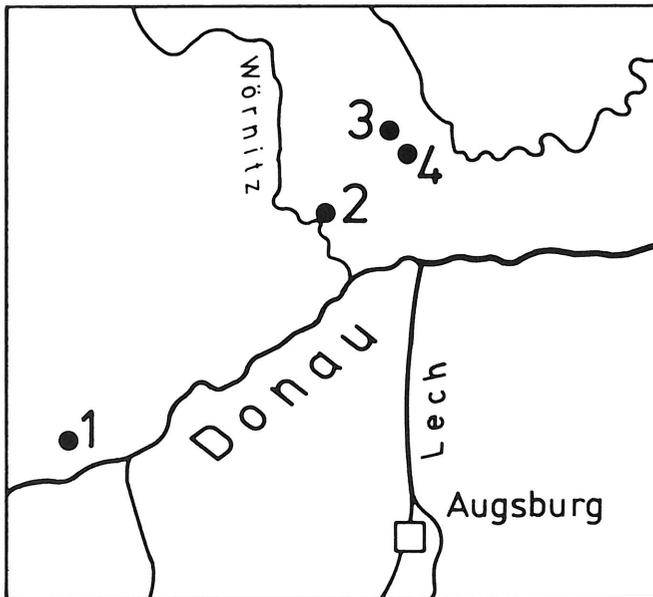


Abb. 1: Übersichtskarte der geographischen Verteilung der Fundstellen in Süddeutschland: 1 = Herrlingen, 2 = Ronheim, 3 = Möhren, 4 = Haag.

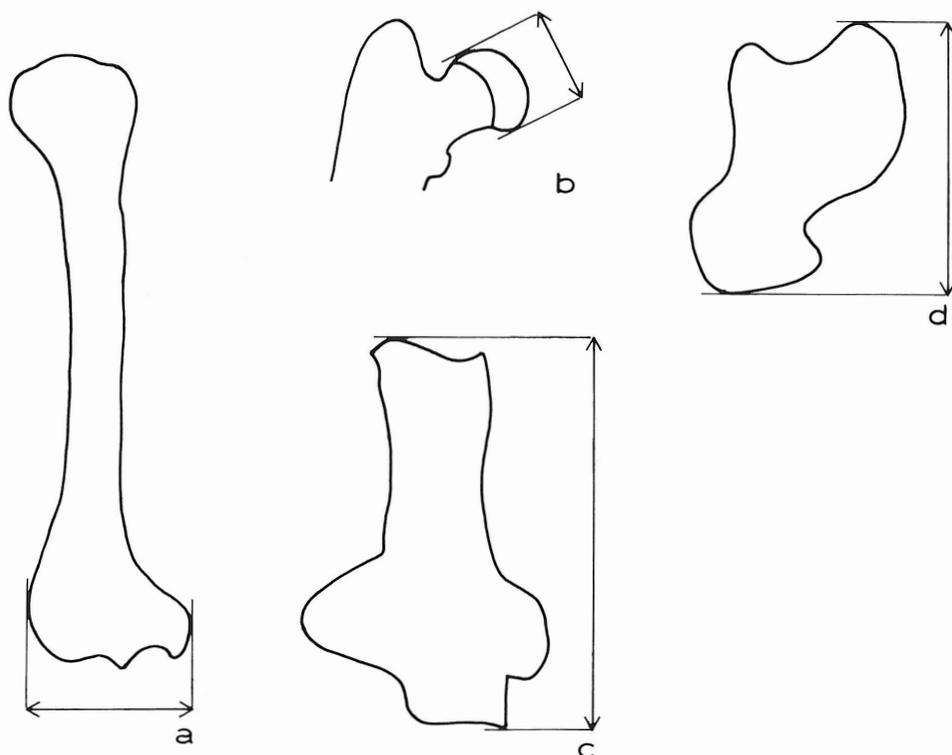


Abb. 2: Meßstrecken : a = größte Breite am distalen Humerus, b = größter Durchmesser des Caput femoris, c = größte Länge des Calcaneus, d = größte Länge des Astragalus.

extremität von *Pseudosciurus suevicus* vor. An diesem Stück konnten Längenmessungen an Femur und Tibia vorgenommen werden, so daß hier das Längenverhältnis von einem Individuum vorliegt.

Messungen wurden an folgenden Skelettelementen vorgenommen: Humerus, Ulna, Femur, Tibia, Calcaneus, Astragalus (Abb. 2). An den Metatarsalia und Metacarpalia wurden Längenmessungen durchgeführt. Längenmessungen der Langknochen konnten nur in wenigen Fällen durchgeführt werden, da diese fast immer zerbrochen sind. Gemessen wurde mit einer Genauigkeit von 1/10 mm. Von Möhren 19 wurden etwa 800 Knochen gemessen, von Möhren 31 300, von Haag 2 300, von Herrlingen 1 350 und von Ronheim 1 insgesamt 1200. Die Meßwerte der jeweiligen Meßstrecken einer Fundstelle sind in Histogrammen aufgetragen. Für jedes Histogramm wurde der Variabilitätskoeffizient (Va) errechnet nach der Formel:

$$Va = \frac{S \cdot 100}{\bar{x}} \quad (S = \text{Standardabweichung, } \bar{x} = \text{arithmetisches Mittel}).$$

Als rezentes Vergleichsmaterial stellte mir das Senckenberg-Museum in Frankfurt/M. jeweils 60 Skelette von *Cricetus cricetus* und *Apodemus silvaticus* zur Verfügung. Da es sich bei *Apodemus* um relativ kleine Tiere handelt, wurden die einzelnen Knochen mit einem Meßbinokular gemessen. Die Knochen von *Cricetus* konnten mit einer Schieblehre gemessen werden.

3. Morphologische Beschreibung des postcranialen Skeletts

Die Skelettelemente der einzelnen Arten unterscheiden sich morphologisch nicht, und werden daher im Folgenden zusammen beschrieben.

Schultergürtel und Vorderextremität (Abb. 3 a-c):

Die Scapula liegt von keiner der untersuchten Fundstellen vollständig erhalten vor. In den meisten Fällen ist lediglich die Gelenkpfanne erhalten, inklusive Tuberculum supraglenoidale und Processus coracoideus. Die Fossa articularis ist oval bis rund. Der Processus coracoideus ist nicht besonders kräftig entwickelt. Die Incisura scapulae ist eher schwach ausgebildet. Dadurch ist das Collum scapulae fast so breit wie die Fossa articularis inklusive Tuberculum supraglenoidale. Der Humerus ist im gesamten gesehen relativ schlank. Das Caput humeri hat etwa die Form eines an den Ecken abgerundeten Dreiecks. Das Tuberculum majus ist nur gering größer als das Tuberculum minus. Es überragt das Caput kaum. Vom Tuberculum majus zieht die Crista humeri nach distal und geht in den Processus deltoideus über. Dieser ist nicht besonders stark ausgeprägt. Er bildet einen 90-Grad-Winkel zum Corpus. Das distale Gelenk ist deutlich verbreitert. Die Crista epicondylis lateralis ist eher schwach entwickelt. Ein Foramen supracondylare ist vorhanden. Die Fossa olecrani ist verhältnismäßig tief. Außerdem ist eine Fossa coronoidea ausgebildet. Das Olecranon der Ulna ist nicht besonders lang. Vom Radius findet man nur die beiden Gelenkenden. Das proximale Gelenk ist oval.

Beckengürtel und Hinterextremität (Abb. 3 d-j):

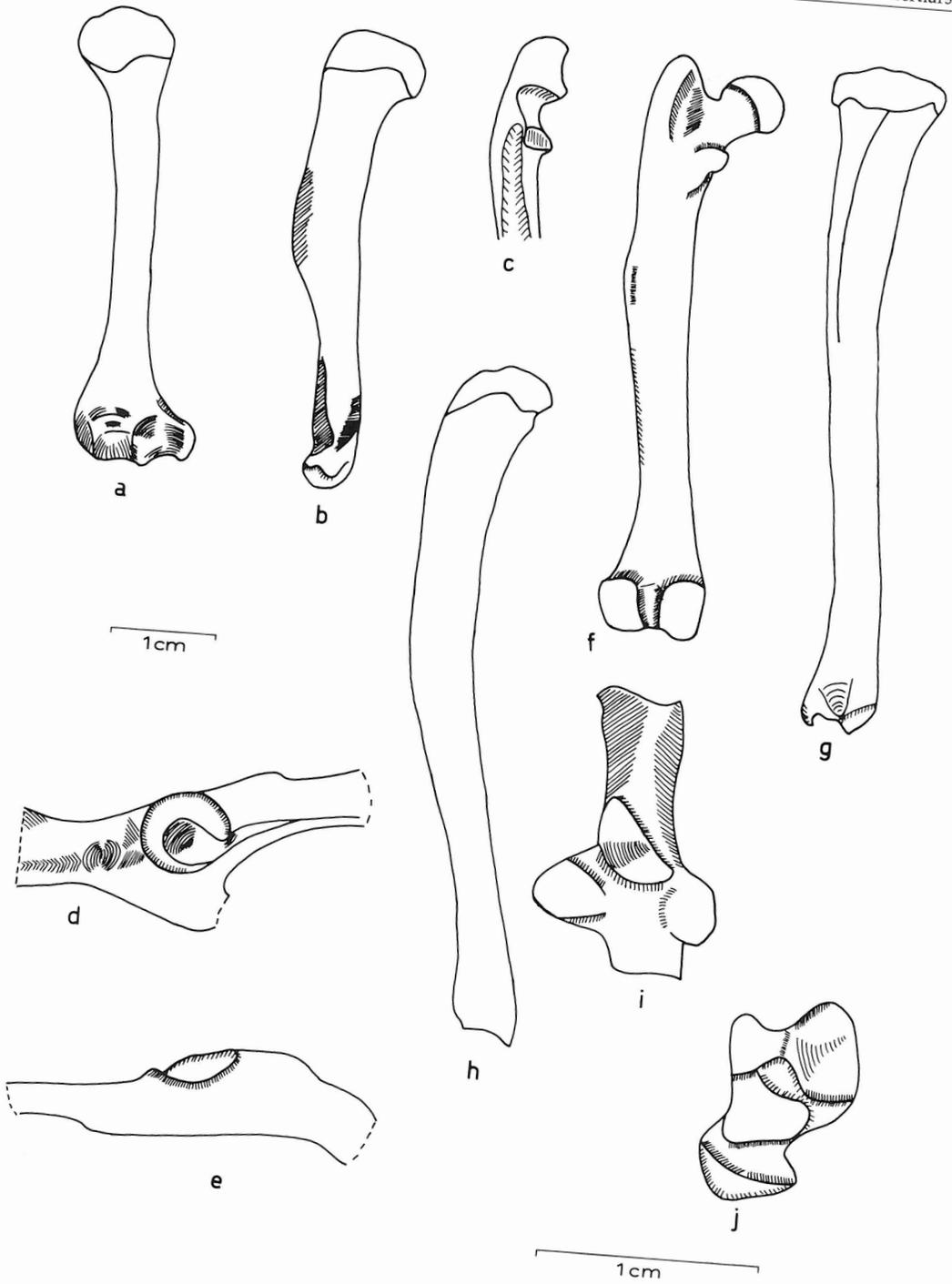
Vom Becken ist immer nur der Teil vorhanden, der die Gelenkpfanne trägt. Das Acetabulum ist rund und recht tief. Eine Incisura acetabuli ist ausgebildet. Der Ursprung des Musculus rectus femoris (HILL 1937) ist als Tuberculum ausgebildet und bildet die Verlängerung der Fossa iliaca. Das Femur ist recht schlank in seiner Gestalt. Der Trochanter major ist ebenso hoch wie das Caput femoris. Der Trochanter minor ragt medial nicht über das Caput femoris hinaus. Der Trochanter tertius ist nur schwach entwickelt. Er liegt etwa in der Mitte des Schafts. Der Corpus verbreitert sich distal und proximal kaum. Die beiden Condylen sind gleich groß. Auch die Tibia ist lang und schlank. Am distalen Gelenk befindet sich der Maleolus medialis und ein Fortsatz, den SZALAY (1987) als „tibial posterior spine“ bezeichnet. Beide sind etwa gleich stark entwickelt. In der anterioren Ansicht ist zwischen Maleolus medialis und Maleolus lateralis ein „distal tibial spine“ (SZALAY 1987) angedeutet. Der Maleolus lateralis ist nicht sehr erhaben. Eine vollständige Fibula wurde nicht gefunden. Dies ist auch nicht zu erwarten, da der Schaft sehr dünn ist. Auf der Dorsalseite des Astragalus befindet sich im Bereich des Übergangs Trochlea-Collum ein Grübchen für die Aufnahme des „distal tibial spine“ der Tibia (SZALAY 1987). Die Facies articularis calcanei variiert in ihrer Form sehr stark. Der proximale Anteil des Calcaneus ist doppelt so lang wie der Corpus calcanei.

3.1. Ergebnisse und Diskussion

3.1.1. Rezent Material

Zuerst wurde untersucht, wie hoch der Variabilitätskoeffizient einer Art ist, um später Rückschlüsse im Hinblick auf die Artabgrenzung des fossilen Materials ziehen zu können.

Abb. 3: Knochen von *Pseudosciurus suevicus* von Möhren 19: a = linker Humerus (1974 XXV 445) von caudal, b = linker Humerus (1974 XXV 445) von lateral, c = rechte Ulna (1974 XXV 446) von lateral, proximales Ende, d = linkes Hüftbeinfragment (1974 XXV 447), Aufsicht auf die Gelenkpfanne, e = linkes Hüftbeinfragment (1974 XXV 447), seitliche Ansicht der Gelenkpfanne, f = linkes Femur (1974 XXV 448) von cranial, g = linke Tibia (1974 XXV 449) von cranial, h = linke Tibia (1974 XXV 449) von lateral, i = linker Calcaneus (1974 XXV 450) von dorsal, j = rechter Astragalus (1974 XXV 451) von plantar (a-h: kleiner Maßstab; i und j: großer Maßstab). ▷



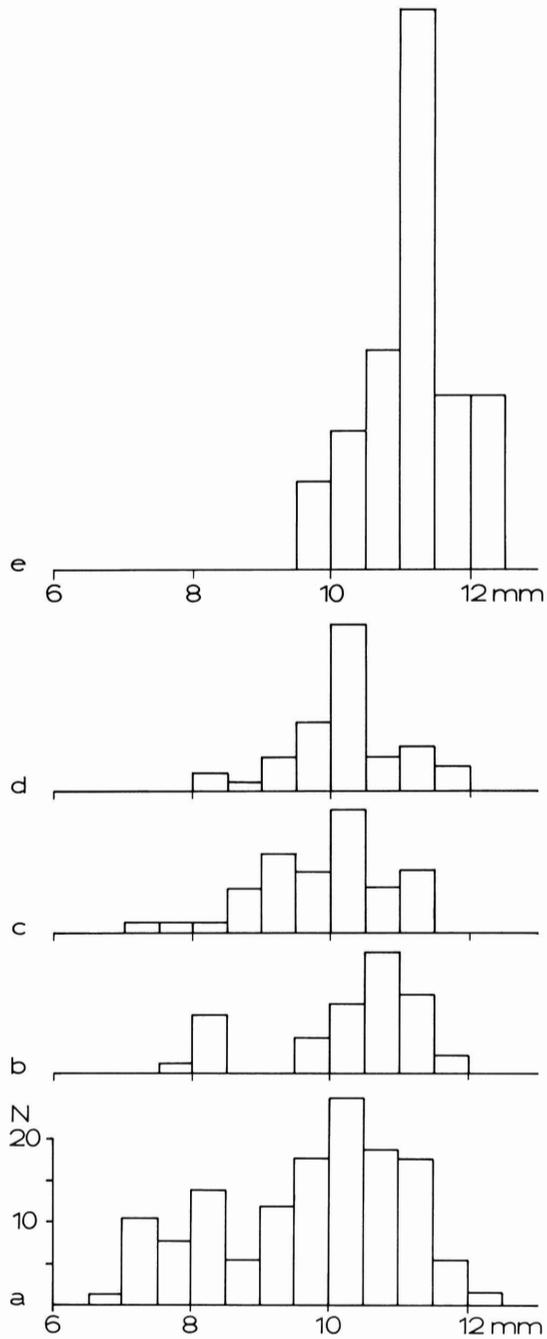


Abb. 4: Histogramme der Fundstellen: a = Möhren 19, b = Möhren 31, c = Haag 2, d = Herrlingen I, e = Ronheim I. Meßstrecke: größte Breite am distalen Humerus.

Die Ergebnisse und die Meßstrecken sind den Histogrammen (Abb. 5) und der nachfolgenden Tabelle (Tab. 1) zu entnehmen.

Tab. 1: Ergebnisse und Meßstrecken.

Meßstrecke	N	Va <i>Apodemus silvaticus</i>	N	Va <i>Cricetus cricetus</i>
Pelvis: größter Durchmesser des Acetabulum	58	7,8	34	9,3
Femur: größte Breite proximal	62	7,4	43	11,3
Tibia: größte Breite distal	59	6,9	37	9,11
Humerus: größte Breite distal	60	6,5	43	11,3
Humerus: größter Durchmesser des Caput humeri	58	6,0	43	10,8
Ulna: Gesamtlänge	54	6,4	44	10,5
		\bar{x} 6,8		\bar{x} 10,4

N = Anzahl, Va = Variabilitätskoeffizient, \bar{x} = Mittelwert aller Va

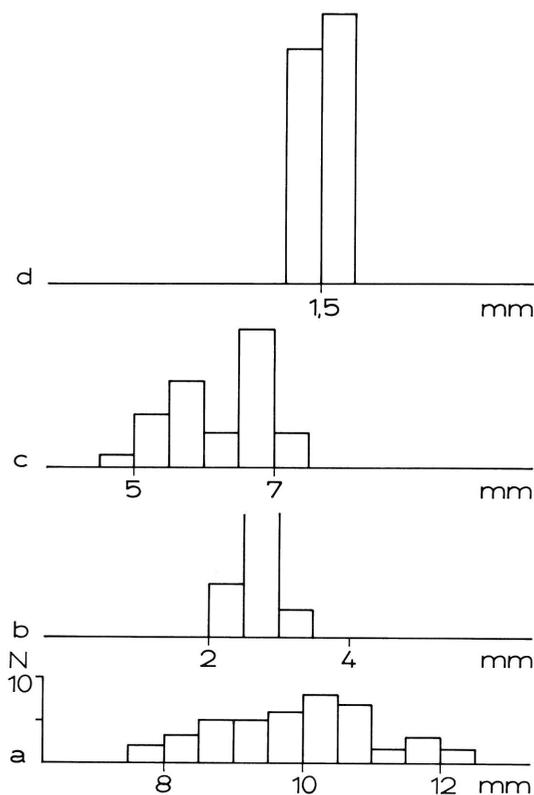


Abb. 5: Histogramme von *Cricetus cricetus* (a, c) und *Apodemus silvaticus* (b, d). Meßstrecke a, b = größte Breite am distalen Humerus; c, d = Durchmesser des Acetabulums.

Der Mittelwert der Variabilitätskoeffizienten ist bei *Cricetus cricetus* wesentlich höher als bei *Apodemus sylvaticus*. Der Grund hierfür ist, daß bei *Cricetus cricetus* die männlichen Tiere größer sind als die weiblichen (Geschlechtsdimorphismus). Die Histogramme von *Apodemus s.* sind eindeutig. Hier liegt eine Normalverteilung vor. Bei *Cricetus c.* bewirkt der Geschlechtsdimorphismus zum Teil eine zweigipflige Verteilung. Hierdurch erhöht sich die Variabilität. Anhand der Histogramme der rezenten Arten wird deutlich, wie schwer es ist, die nachfolgenden Histogramme der Pseudosciuriden in bezug auf die Anzahl der Arten zu deuten. Es ist auch nicht bekannt, ob bei den Pseudosciuriden noch zusätzlich ein Geschlechtsdimorphismus in der Körpergröße vorlag.

3.1.2. Fossiles Material

Versuch einer Abgrenzung der vier Arten aus verschiedenen Fundstellen

Aus der nachfolgenden Tabelle (Tab. 2) ist zu entnehmen, welche Arten in welcher Fundstelle (nach HEISSIG 1987) auftreten. Die Tabelle basiert auf Zahnfunden.

Tab. 2: Verteilung der vier Arten.

	Möhren 19	Möhren 31	Haag 2	Herrlingen 1	Ronheim 1
<i>Pseudosciurus suevicus</i>	●	●	●	●	●
<i>Suevosciurus ehingensis</i>	●	●	●	●	●
<i>Suevosciurus fraasi</i>	●	–	●	–	–
<i>Suevosciurus dehmi</i>	●	●	●	●	–

Pseudosciurus suevicus ist die größte Art und *Suevosciurus dehmi* die kleinste; die beiden anderen liegen größenmäßig dazwischen. Daß die vier Arten am Skelett keine morphologischen Unterscheidungsmerkmale aufweisen, war zu erwarten, da sie nahe miteinander verwandt sind. Auch mittels der Histogramme (Abb. 4) und der Variabilitätskoeffizienten (Tab. 3) ist keine deutliche Trennung anhand der Knochen möglich. Es fällt lediglich sofort auf, daß in den Histogrammen von Möhren 19 eine breitere Streuung vorhanden ist als bei den anderen Fundstellen. Übereinstimmend mit HEISSIG (1987) können hier alle vier oben genannten Arten angenommen werden. Bei den Histogrammen von Möhren 31 ist im Vergleich mit dem Histogramm von Möhren 19 eine Lücke festzustellen. Das heißt, die kleinste Art bzw. kleinsten Arten, die in Möhren 19 vorkommt/en fehlt/en hier. Es handelt sich um *Suevosciurus dehmi* oder um *Suevosciurus dehmi* und/oder *fraasi*. Bei den Fundstellen Herrlingen 1 und Ronheim 1 ist ebenfalls am linken Rand der Verteilung eine Lücke, das heißt, die kleine/n Art bzw. Arten fehlen hier ebenfalls. Eine Abgrenzung der beiden Arten ist mit Hilfe der Knochen aufgrund fehlender morphologischer und nicht ausreichender Größenunterschiede weder mit Hilfe von Histogrammen noch mit den Variabilitätskoeffizienten zu erreichen (Tab. 3). Im Gegensatz dazu entsprechen die Histogramme von Haag 2 in ihrer Breite denen von Möhren 19. Man kann demnach davon ausgehen, daß hier die kleine/n Art/en vorhanden ist/sind.

Tab. 3: Mittelwerte der Variabilitätskoeffizienten ($Va \bar{x}$) der einzelnen Fundstellen.

Fundstelle	$Va \bar{x}$
Möhren 19	10,7
Möhren 31	8,7
Haag 2	9,5
Herrlingen 1	7,5
Ronheim 1	8,2

Das Beispiel in Abb. 4 soll stellvertretend stehen für alle Histogramme, die angefertigt wurden, aber auch keine weiteren Schlußfolgerungen zulassen. Das Ergebnis deckt sich mit den Mittelwerten der Variabilitätskoeffizienten aus Tab. 3. Die Werte, die sich für die Fundstellen Möhren 19 und Haag 2 ergeben, sind höher als die der drei übrigen Fundstellen.

3.2. Größenzunahme der Pseudosciuriden im Laufe der Evolution

In der Zeitspanne von Möhren 19 bis Ronheim 1 kann eine deutliche Größenzunahme an Hand der Histogramme verzeichnet werden, d. h. die entsprechenden Knochen von Möhren 19 sind in allen Histogrammen kleiner als die von Ronheim 1. Die Knochen der anderen untersuchten Fundstellen liegen größtmäßig dazwischen. Die Größenunterschiede sind aber zu gering, um eine Abfolge feststellen zu können. Die daraus abzuleitende zeitliche Einordnung aufgrund der Größenzunahme des Materials der Fundstellen Möhren 19 und Ronheim 1 deckt sich mit der von HEISSIG (1987).

Um zu untersuchen, ob es im Laufe der Evolution zu einer Längenzunahme der Metatarsalia und einer damit einhergehenden Bewegungsanpassung gekommen ist, wurden die Längenmaße der einzelnen Metatarsalia aus den Fundstellen Möhren 19 und Ronheim 1 ermittelt und deren Mittelwerte errechnet. Dieses Ergebnis wurde zum Mittelwert der Femora ins Verhältnis gesetzt. In Abb. 6 sind die beiden Femora mit gleicher Länge gezeichnet und die Werte der Metatarsalia entsprechend umgerechnet worden. Dadurch ist ein besserer Vergleich möglich. Eine Längenzunahme der Metatarsalia im Laufe der Zeit kann somit nicht bestätigt werden.

4. Vergleich mit Nagetieren unterschiedlicher Bewegungsanpassung

Um sich ein Bild über die Lebensweise der Pseudosciuriden machen zu können, wurde das postcraniale Skelett auf Merkmale hin untersucht, mit deren Hilfe sich Aussagen über Anpassungen machen lassen. Daher wurden die einzelnen Skelettelemente mit denen heute lebender Nagetiere verschiedenster Anpassung verglichen.

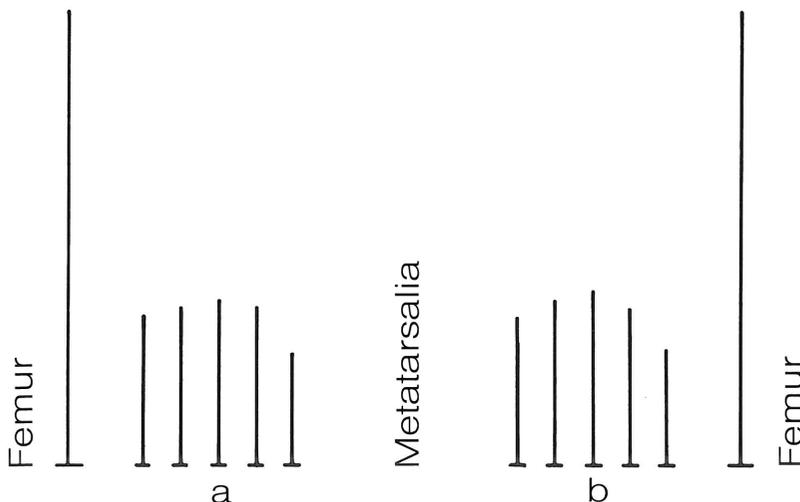


Abb. 6: Länge der Metatarsalia im Verhältnis zur Femurlänge. a = Möhren 19, b = Ronheim 1.

Grabanpassung

Der Processus deltoideus des Humerus ist Ansatzpunkt für die Muskulatur, die für das Graben von Bedeutung ist. Aus dem Verhältnis der größten Breite des Processus deltoideus zur größten Humeruslänge läßt sich auf den Grad der Grabanpassung schließen (FREYE 1954).

Tab. 4: Humerusbreite am Processus deltoideus zu Humeruslänge.

Art	Verhältniszahl
<i>Castor fiber</i>	11/38
<i>Myocastor coypus</i>	11/44
<i>Lagostomus maximus</i>	11/54
<i>Rattus rattus</i>	11/57
<i>Pseudosciurus suevicus</i> Mö 19	11/70
<i>Sciurus vulgaris</i>	11/78
<i>Dasyprocta aguti</i>	11/88

Je kürzer die relative Humeruslänge im Vergleich zur Humerusbreite am Processus deltoideus, desto besser die Grabanpassung (Tab. 4). Auch die Breite der Epicondylen des distalen Humerusendes im Vergleich mit der Humeruslänge ist ein Charakteristikum für das Graben, da sich hier das Ursprungsgebiet der Vorderarm- und Handmuskulatur befindet (NAUCK 1938).

Tab. 5: Distale Humerusbreite zu Humeruslänge.

Art	Verhältniszahl
<i>Castor fiber</i>	11/27
<i>Ondatra zibethica</i>	11/33
<i>Marmota marmota</i>	11/38
<i>Lagostomus maximus</i>	11/40
<i>Rattus rattus</i>	11/40
<i>Sciurus vulgaris</i>	11/42
<i>Pseudosciurus suevicus</i> Mö 19	11/43
<i>Dasyprocta aguti</i>	11/63

Auch hier zeigen wieder die Tiere mit der relativ kürzesten Humeruslänge die beste Grabanpassung (Tab. 5). Weiterhin ist bei einer Anpassung an das Graben das Olecranon der Ulna typisch verlängert. Das Olecranon dient der Insertion der Streckmuskulatur (Musculus triceps brachii) des Unterarms. Dadurch steht seine Mächtigkeit in ursächlichem Verhältnis zur Arbeitsleistung. Aus der nachfolgenden Tabelle (Tab. 6) ist der prozentuale Anteil des Olecranon zur Gesamtlänge der Ulna zu entnehmen. Die Vergleichswerte stammen aus PETERKA (1936).

Tab. 6: Anteil des Olecranon an der Gesamtlänge der Ulna.

Art	Anteil %
<i>Pseudosciurus suevicus</i> Mö 19	13,8
arboricoles Hörnchen	13,7 arboricoler Typ
<i>Rattus rattus</i>	12,2 generalisierter Typ
<i>Cynomys</i> sp.	17,3 grabender Typ

Auch aus dem Längenverhältnis Radius/Ulna läßt sich die relative Länge des Olecranon ableiten. Je weiter sich das Verhältnis Radius zu Ulna 1 nähert, desto kürzer ist das Olecranon (KLAPPERSTÜCK 1955) und desto weniger ist das Tier an das Graben angepaßt (Tab. 7).

Tab. 7: Verhältnis Radius zu Ulna.

Art	Verhältniszahl
<i>Sciurus vulgaris</i>	0,83
<i>Pseudosciurus suevicus</i> Mö 19	0,81
<i>Rattus rattus</i>	0,79
<i>Myocastor coypus</i>	0,75
<i>Castor fiber</i>	0,72

Schwimmanpassung

Für eine Schwimmanpassung spricht eine stärkere Entwicklung der Hinterextremität, wobei Zeugopodium und Autopodium am kräftigsten entwickelt sind. Außerdem ist das Femur abgeplattet und der kraniale Acetabulumrand durch Muskulatur verstärkt, wodurch sich die von den Hinterbeinen durch die Kraftübertragung verursachte Belastung der Knochenpartie verringert. Dies alles ist bei den Pseudosciuriden nicht zu beobachten. Auch ist bei *Castor* und *Ondatra* das Femur im Verhältnis zur Tibia viel kürzer, was bei *Sciurus* und *Pseudosciurus* ebenfalls nicht der Fall ist.

Kletteranpassung

Eine typische Anpassung an das Baumleben ist, daß die Extremitäten bezogen auf die Rumpflänge auffallend lang sind. Außerdem haben diese Tiere einen langen Schwanz und Fuß. BOHMANN (1939) untersuchte Eichhörnchen, Murmeltier, Biber und Hase in bezug auf ihre Körperproportionen, um Aussagen über die Bewegungsanpassungen machen zu können. Die Ergebnisse sind in Abb. 7 wiedergegeben und wurden von mir durch das Proportionsdiagramm von *Pseudosciurus suevicus* ergänzt. Die Maße wurden von LAVOCAT (1955) übernommen, da nur hier ein komplettes Skelett vorlag (nach SCHMIDT-KITTLER (1971) handelt es sich bei diesem Skelett um *Suevosciurus ehingensis*). Eine große Übereinstimmung mit *Sciurus vulgaris* ist nicht abzustreiten:

- Extremitäten in bezug auf die Rumpflänge auffallend lang
- Oberarm etwas kürzer als Unterarm
- Oberschenkel etwas kürzer als Unterschenkel.

Leider sind die Maße der Hand bei *Pseudosciurus suevicus* nicht bekannt.

Die Extremitäten beim Murmeltier sind relativ kurz, ebenso der Schwanz. Oberarm und Unterschenkel sind länger als die übrigen Extremitätenabschnitte. Beim Biber sind die Verhältnisse in bezug auf die vordere Extremität ähnlich wie beim Murmeltier, nur ist die Hand relativ gesehen noch kürzer. Überhaupt ist die Vorderextremität des Bibers sehr kurz. Die Abschnitte der Hinterextremität werden nach distal immer größer. Die größte Länge hat der Fuß, der beim Schwimmen das Wasser verdrängt. Durch die Kürze des Oberschenkels ist rasche Bewegung und damit ein häufiges Wiederholen der Schwimmstöße möglich. Beim Hasen ist der jeweils mittlere Extremitätenabschnitt, also Unterarm und Unterschenkel, am längsten. Darin ist eine Anpassung an das Steppenleben in Verbindung mit einer schnellen Fortbewegungsweise zu sehen. Auch ist an der Hinterextremität noch der Fuß verlängert.

Eine weitere Anpassung an eine arboricole Lebensweise ist, daß zusätzlich zu der allgemeinen Länge der Extremitäten die Hinterbeine länger sind als die Vorderbeine. Das wird aus Tab. 8 deutlich.

Tab. 8: Vergleich der Längen der Hinter- und Vorderextremitäten.

Art	H	V
<i>Sciurus vulgaris</i>	49+55 = 104	38+42 = 80
<i>Rattus rattus</i>	49+52 = 101	38+45 = 83
<i>Pseudosciurus suevicus</i>	49+55 = 104	38+42 = 80

H = Hinterextremität: Femur + Tibia; V = Vorderextremität: Humerus + Ulna

Pseudosciurus suevicus von Haag 2: Es wurden Femur und Tibia der zusammenhängenden Hinterextremität gemessen, bei den Werten für Humerus und Ulna handelt es sich um Mittelwerte.

Bei *Rattus* sind die Verhältnisse genau umgekehrt wie bei *Sciurus* und *Pseudosciurus*. Die Tibia ist kürzer als bei den Vergleichstieren und die Ulna länger.

Biped-saltatorische Anpassung

Eine biped-saltatorische Lebensweise ist für die hier untersuchten *Pseudosciuriden* auszuschließen, da bei dieser Anpassung die Vorderbeine stark verkürzt, und die distalen Abschnitte der Hintergliedmaßen deutlich verlängert wären.

Vergleich mit *Sciurus vulgaris*

Aufgrund der skelettanatomischen Ähnlichkeiten zwischen *Sciurus vulgaris* und *Pseudosciurus* soll hier ein Vergleich vorgenommen werden. Der Humerus der *Pseudosciuriden* ist etwas kräftiger verglichen mit dem der Eichhörnchen. Das Caput humeri weist bei den *Pseudosciuriden* ebenfalls einen größeren Durchmesser auf, und der Processus deltoideus reicht weiter nach distal. Das distale Gelenk unterscheidet sich nicht, nur ist bei *Sciurus* die Tuberositas lateralis breiter und erstreckt sich bis zur Mitte des Schafts. Die Gelenkfläche der Skapula ist bei den *Pseudosciuriden* großflächiger und rund, bei *Sciurus* eher langgestreckt. Der Processus coracoideus ist bei den *Pseudosciuriden* etwa nur halb so lang wie beim Eichhörnchen. Auf der medialen Seite ist bei den Eichhörnchen im Gegensatz zu den *Pseudosciuriden* (und allen anderen Vergleichstieren) eine Spina ausgebildet neben der Fossa subscapularis. Am Femur besteht der einzige Unterschied in der Ausbildung des Trochanter tertius. Bei *Sciurus* befindet er sich im Bereich des proximalen Gelenks etwas unterhalb der Höhe des Trochanter minus und hat die Form eines Dreiecks. Bei den *Pseudosciuriden* liegt der Trochanter tertius tiefer am Schaft als bei *Sciurus* und ist flacher ausgebildet. Er bildet hier eigentlich keinen Fortsatz sondern eher eine Crista (C. glutea). Die Tibia der *Pseudosciuriden* ist im proximalen Bereich etwas kräftiger als beim Eichhörnchen. Am distalen Gelenk fällt auf, daß der Maleolus medialis bei den *Pseudosciuriden* viel stärker entwickelt ist als bei *Sciurus*. Dafür ist bei *Sciurus* ein „distal tibial spine“ (SZALAY 1987, Fig. 3) ausgebildet, der bei den *Pseudosciuriden* nur angedeutet ist. Bei den *Pseudosciuriden* ist der „peroneal process“ (SZALAY 1987, Fig. 2) des Calcaneus sehr kräftig entwickelt, bei *Sciurus* ist er dagegen nur angedeutet. Am Astragalus wurde die Gesamtfläche (Gesamtumriß des Knochens) ins Verhältnis gesetzt zur Fläche der Facies articularis calcanei. Nach SZALAY (1987) soll diese Gelenkfläche bei Baumhörnchen größer sein als bei bodenlebenden Nagern wie z. B. *Rattus* und *Marmota*. Beide Flächen wurden deshalb gezeichnet und mit Hilfe eines Digitalisierbretts gemessen. Das Ergebnis zeigt die nachfolgende Tabelle 9.

Tab. 9: Verhältnis Gesamtfläche zur Fläche der Facies articularis calcanei.

Art	Verhältniszahl
<i>Sciurus vulgaris</i>	4,3
<i>Pseudosciurus suevicus</i>	4,8
<i>Marmota</i>	6,1
<i>Rattus rattus</i>	7,7

Je höher der Wert, desto kleiner die Facies articularis calcanei im Verhältnis zum Gesamtumfang. Die Facies articularis calcanei ist bei *Sciurus* und den Pseudosciuriden viel größer als die Gegenfläche am Calcaneus. Dies ermöglicht eine extreme Überdrehung des Fußes oder transversale Bewegungen des Astragalus und des Unterschenkels (SZALAY 1987, Fig. 9). Dadurch ist das Tier in der Lage, mit nach rückwärts gedrehten Füßen nach unten zu hängen.

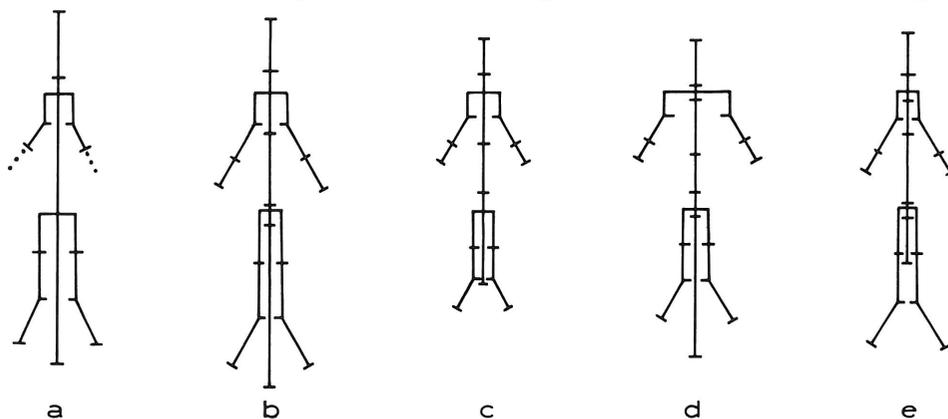


Abb. 7: Proportionsdiagramm (nach BOHMANN 1939): a = *Pseudosciurus suevicus*, b = Eichhörnchen, c = Murmeltier, d = Biber, e = Hase.

5. Ergebnisse der Untersuchungen zur Bewegungsanpassung

Wie aus den Tab. 4–7 zu entnehmen ist, weisen die untersuchten Arten der Pseudosciuriden (*P. suevicus*, *Suevosciurus ehingensis*, *S. fraasi*, *S. dehmi*) keine besondere Grabanpassung auf. Daß die Pseudosciuriden gute Kletterer gewesen sein mußten, zeigt das Ergebnis aus Tab. 9 und das Proportionsdiagramm nach BOHMANN (1939). Da nach LAVOCAT (1955) die Pseudosciuriden einen relativ langen Schwanz besessen haben, kann davon ausgegangen werden, daß sie einen großen Teil ihres Lebens im Baum zugebracht haben. Der Schwanz diente beim Springen in den Baumkronen als Steuerruder und Balanceorgan. Aufgrund der obengenannten Merkmale kann auf eine ähnliche Bewegungsanpassung wie bei *Sciurus vulgaris* geschlossen werden. Große Schwimmer waren die Pseudosciuriden sicher nicht. Das Proportionsdiagramm (Abb. 7) ist völlig verschieden von dem des Bibers. Da aber von den Eichhörnchen bekannt ist, daß sie kleine Bäche schwimmend überqueren können, könnte dies auch für die Pseudosciuriden angenommen werden. Ebenfalls ist trotz der fehlenden Grabanpassung vorstellbar, daß die Pseudosciuriden, wie die Eichhörnchen auch, mit den Vorderbeinen Mulden in weiches Erdreich gescharrt haben. Scharrgraben ist bei Säugetieren weit verbreitet. Sogar Hirsche können mit den Vorderhufen den Boden aufscharren. Eine besondere Anpassung ist dazu nicht notwendig.

Schriften

- BOHMANN, L. (1939): Die großen einheimischen Nager als Fortbewegungstypen. – Z. Morph. Ökol., **35**, S. 319-388, 55 Abb., 12 Tab., Berlin.
- FREYE, H.-A. (1954): Beiträge zur funktionellen Anatomie des Biberskelettes. – Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat., **3** (5), S. 1101-1136, 49 Abb., 22 Tab., Halle.
- HEISSIG, K. (1987): Changes in the rodent and ungulate fauna in the Oligocene fissure fillings of Germany. – Münchner geowiss. Abh., (A) **10**, S. 101-108, 6 Abb., 1 Taf., München.
- HILL, J. E. (1937): Morphology of the pocket gopher mammalian genus *Thomomys*. – Univ. Calif. Publ. Zool., **42**, S. 81-172, 9 Abb., 1 Tab., Berkeley, Ca.
- KLAPPERSTÜCK, J. (1955): Vergleichend anatomische Untersuchungen am Achsen- und Extremitätenskelett von *Myocastor coypus* Mol. – Wiss. Z. Univ. Halle, **V** (2), S. 251-274, 36 Abb., 8 Tab., Halle.
- LAVOCAT, R. (1955): Sur un squelette de *Pseudosciurus* provenant du gisement d'Armissan (Aude). – Ann. Paléont., **41**, S. 77-89, 11 Abb., 1 Tab., Paris.
- NAUK, E. T. (1938): Extremitätenskelett der Tetrapoden. – In: BOLK, L. & GÖPPERT, E. & KALLIUS, E. & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. **5**, S. 71-248, Berlin, Wien.
- PETERKA, H. E. (1936): A study of the myology and osteology of 3 sciurids with regard to adaption to arboreal, glissant and fossorial habits. – Transaction Kansas Acad. Sci., **39**, S. 313-332, Lawrence, Kansas.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1971): Odontologische Untersuchungen an Pseudosciuriden (Rodentia, Mammalia) des Alttertiärs. – Abh. bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturw. Kl., **150**, 133 S., 46 Abb., 8 Tab., 2 Taf., München.
- SZALAY, F. S. (1987): Rodent and lagomorph morphotype adaptations, origins and relationships: Some postcranial attributes analyzed. – Life Sciences, Series A, **92**, S. 83-132, 19 Abb., 2 Tab., New York.

Anschrift der Autorin: CHRISTIANE GAD, Hahnheimer Straße 5, D-6551 Wolfsheim.

Manuskript eingegangen am 31. 10. 1991