

Adapis wegneri – Eine neue Species der Adapidae

Reiner Protsch von Zieten

- Holotypus: *Adapis wegneri* n. sp.¹
Locus typicus: Egerkingen, Schweiz
Stratum typicum: Mittleres Bartonium, Egerkingen
Paratypus: –
Diagnosis: Eine Primaten Species des Genus *Adapis* mit cranialen und odontologischen Merkmalen, die sie von den anderen zehn Species der Gattung *Adapis* klar unterscheidet

Einleitung

Im Jahre 1993 wurde als Leihgabe ein gut erhaltenes Calvarium (*A. wegneri* = n. spec.) eines Primaten dem Autor übergeben. Nach näherer Betrachtung und generellen Vergleichen zu Originalen verschiedener Sammlungen stellte sich heraus, daß der Fund der Gruppe der Adapiden zugeordnet werden konnte. Da von dieser Familie jedoch zahlreiche Funde in vielen Institutionen, die meisten jedoch sehr fragmentarisch, bekannt sind, wurde beschlossen, eine detaillierte Analyse und Beschreibung durchzuführen. Nach Reinigung der zuvor aufgetragenen Präparationsmittel und einem Großteil des anhaftenden Gesteins bestand die Möglichkeit einer Zuordnung zu den heute bekannten Species *A. magnus*, *A. parisiensis*, *A. sciureus*, *A. priscus*, *A. stintoni* oder *A. sudrei*. In den meisten Merkmalen glich er *A. magnus*, wies jedoch wiederum gravierende morphologische Unterschiede zu diesem auf. Es stellte sich die Frage, ob die vorhandenen Unterschiede nur sexualdimorphistisch bedingt waren, oder eine Trennung oder Einordnung zu *A. magnus* auf Species- oder sogar Subspecies-Ebene vorgenommen werden konnte.

Funde des *Adapis parisiensis* sind im postcranialen Bereich nur schwach belegt. Es existieren nur etwa zwanzig fragmentarische Schädel, die überwiegend im zweiten Drittel des neunzehnten Jahrhunderts gefunden wurden. Fast alle stammen aus den Phosphoritablagerungen von Quercy in Frankreich. In Egerkingen, Schweiz, wurden auch Adapiden (insgesamt 14 Primatenarten) gefunden, von denen einige im letzten Jahrhundert, ebenso wie die Quercy-Funde, an europäische Museen oder Privatsammler verkauft wurden. RÜTIMEYER fand in Egerkingen im Jahre 1862 den ersten Primaten (*Caenopithecus lemuroides*) und mußte sich in der stratigraphisch-chronologischen Einteilung an anderen Leitfossilien orientieren. Seit STEHLIN (1912) haben sich die relativ chronologischen Schätzungen der Stufen Lutetium, Bartonium und Ludium etwas in rezenter absolute Zeitbereiche verschoben. Aus Angaben kann nur postuliert werden, daß der hier beschriebene Fund möglicherweise aus den oberen Straten von Egerkingen stammt. Die Bezeichnung –AFEger. P. C.–AE (1880) weist ohne Zweifel auf die Lokation Egerkingen in

der Schweiz hin. Funde aus den unteren Straten, besonders gut erkennbar am Enamelum der Zähne, sind grundsätzlich schwarz gefärbt und stark fossilisiert. Aus Quercy sind bis heute keine Bartonium-Primatenfunde (40 bis 38 MYA) bekannt. Das vorliegende Calvarium, das vermutlich aus der Sammlung von Pfarrer CARTIER stammt (P. C.), wurde damals von einem Herrn WEGNER aufgekauft und über zwei Generationen in der Familie aufbewahrt. Es stellt, im Vergleich zu anderen beschriebenen Funden, eines der besterhaltenen Calvarien dar.

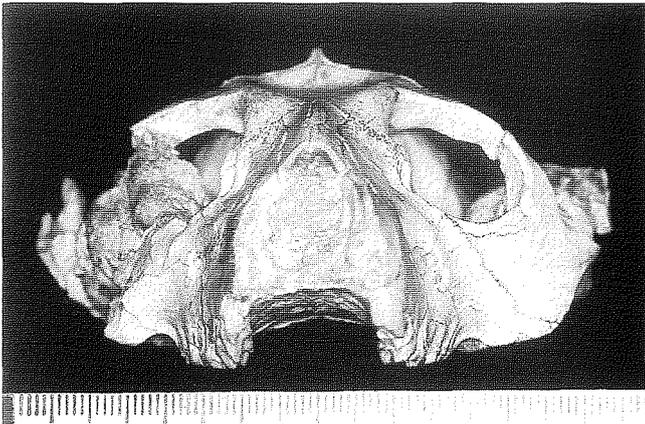
Adapis-Funde, wurden fast ausschließlich in Gipsdepositen, Süßwasserkalk, Lignitsanden oder Phosphorit-Kalkablagerungen gefunden. Wenn sich in diesen Funden noch derartige Ablagerungen im Ecto- oder Endocranialbereich befinden, wie dies z. B. bei dem hiesigen Calvarium noch der Fall ist, so könnte anhand mineralogischer und massenspektrometrischer Analysen der entsprechende Fundort relativ genau bestimmt werden. Eine genauere zeitliche Einordnung kann jedoch nur zu einem späteren Zeitpunkt durch vergleichende chemisch-physikalische Analysen geklärt werden (BADA & PROTSCH VON ZIETEN 1973; PROTSCH VON ZIETEN & BADA 1980).

Umfangreiche Untersuchungen der Egerkinger Adapiden-Funde sowie der Funde aus Quercy, von denen sich viele im Baseler Naturhistorischen Museum befinden, ergaben, daß die Farbe und Art der Fossilisierung der Knochen und des anhaftenden Konglomerats beide Fundstätten klar voneinander unterscheiden. Anhand dieser Vergleiche ist dieser *Adapis* relativ genau bei den Egerkinger-Funden einzuordnen.

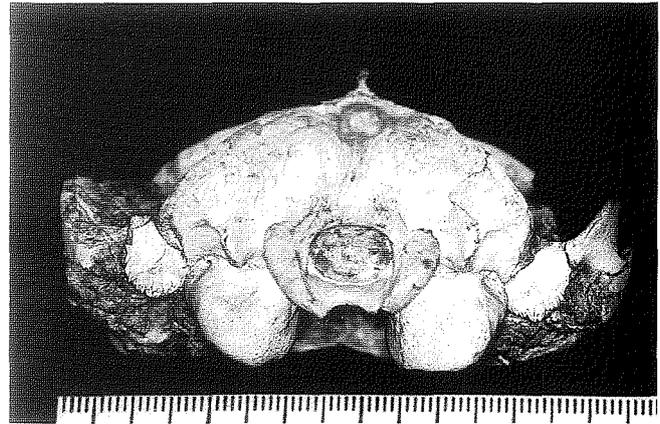
Beschreibung des Calvariums (vgl. Abb. 1 a–f)

Die Untersuchungen des vorliegenden Materials beruhen auf rein morphologisch-deskriptiver Darstellung (Relative Datierung 4). Das vorliegende Cranium wurde mit fast allen bekannten *Adapis*-Funden entweder im Original oder zu sehr guten Abgüssen verglichen. Um seine Zugehörigkeit enger eingrenzen zu können, wurden morphologische Merkmalsvergleiche zu Plesiadapiformes des Palaeozäns, Omomyidae (Tarsiiformes) des Eozäns, sowie Notharcinae (Lemuriformes) durchgeführt. Schließlich wurde der Fund detaillierten Vergleichen innerhalb der Subfamilia Adapinae zu verschiedenen Species (*Leptadapis* = *A. magnus*; *A. parisiensis*; *A. sciureus*; *A. sudrei*; *A. stintoni*; *A. ruetimeyeri*; *A. priscus*) unterzogen.

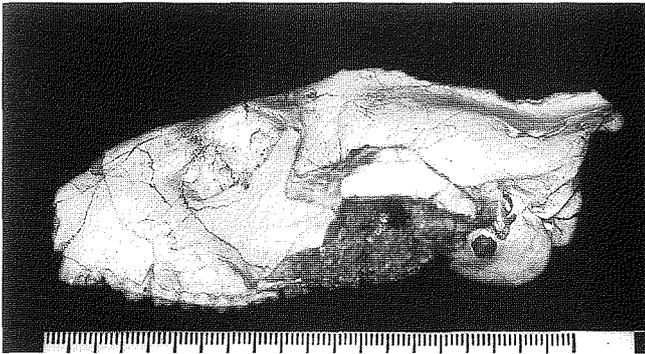
Der Genus *Adapis* wurde zum ersten Mal von DELFORTRIE (1873) beschrieben und weiterhin von FILHOL (1882, 1877), SCHLOSSER (1887, 1888), FORSYTH-MAJOR (1901), GRANDIDIER (1905), STEHLIN (1912), GAUDRY (1875) und GERVAIS (1876). Die Anzahl der Genera und Species wurde zu-



a) Norma frontalis



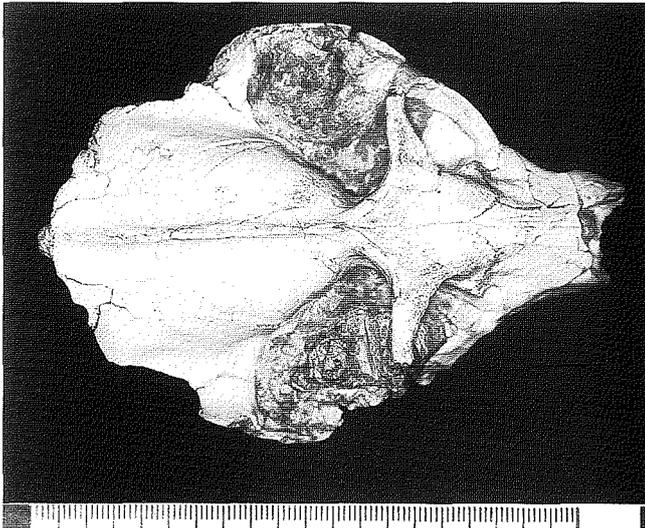
b) Norma occipitalis



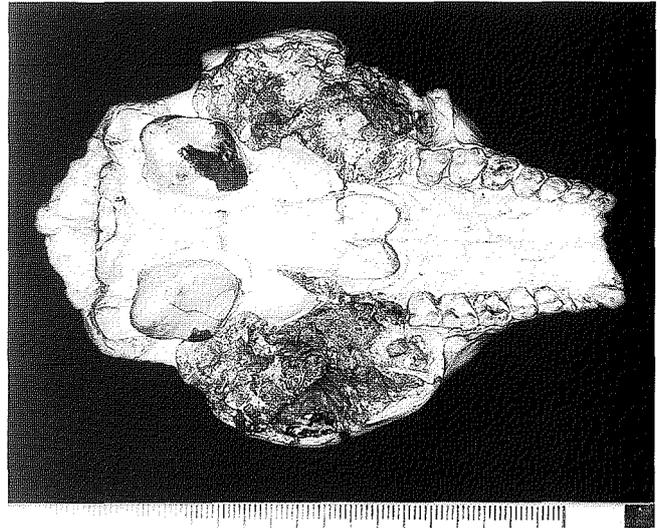
c) Norma lateralis sinistra



d) Norma lateralis dextra



e) Norma verticalis



f) Norma basalis

Abb. 1: Das Calvarium von *Adapis wegneri* in verschiedenen Ansichten.

erst von FILHOL (1883) auf sechs festgesetzt und später von STEHLIN (1912) wieder auf drei verringert. Während die meisten Autoren Variationen als Folge des Sexualdimorphismus deuten (SZALAY & DELSON 1979; GINGERICH 1980; GINGERICH & MARTIN 1981), wurden dennoch Einteilungen von *Adapis* in verschiedene Species vorgenommen (GINGERICH 1977; 1979).

Der Holotypus von *A. magnus* wurde von FILHOL (1874) und der *Leptadapis* von GERVAIS (1876) beschrieben.

Durch GRANDIDIER wurde 1905 ein weiterer relativ großer *Adapis*-Schädel untersucht. Alle drei Schädel sind unterschiedlich erhalten, aber erst die von STEHLIN 1912 beschriebenen Schädel lieferten eine übersichtliche morphologische Information über *Adapis magnus* (Montabaun 1 und 2), obwohl Montabaun 1 an vielen Stellen sehr beschädigt ist. Bei allen Vergleichen, die man bisher ziehen kann, ist dieses Calvarium eines der besterhaltenen *Adapiden*-Funde, verwandt mit der bekannten Serie von *A. pa-*

risiensis, *A. magnus*, *A. sudrei*, *A. sciureus*, *A. stintoni* und *A. ruetimeyeri*.

DER SCHÄDEL VON MONTAUBAN 2 (Stehlin 1912) wurde einem weiblichen Individuum zugeordnet, während Montauban 1 ein männliches Individuum repräsentiert. Letzterer liegt in seiner Gesamtgröße etwas unter dem hier beschriebenen Calvarium, unterscheidet sich jedoch von diesem durch eine Anzahl signifikanter morphologischer Merkmale (s. Tab. 1).

Bei dem hier beschriebenen Fund befindet sich in der linken hinteren Fossa temporalis posterior inferior eine Ansammlung von Schnecken (Mollusken), insgesamt vier. Die drei langgezogenen Schneckengehäuse (Achsenhöhe ca. 4–5 mm) konnten der Gattung *Cochlostoma* zugeordnet werden, während es sich bei dem kleineren Gehäuse (= ca. 4 mm) vermutlich um die Gattung *Acanthinula* handelt. Fossile Formen der Gattungen *Cochlostoma* und *Acanthinula* traten bereits im Eozän bis zum frühen Oligozän auf.

Die Schnecken liegen in einem Konglomerat, das offensichtlich viel Kalk, Phosphat und Eisen enthält. Die darin enthaltenen Quarzkristalle sind typisch für die Egerkinger Lokation und sind in Quercy-Funden noch nicht beschrieben worden. Derartige Quarzkristalle sind auch nicht im Quercy-Material des Baseler Museums vorhanden, jedoch bei den anderen Egerkinger-Funden.

Der vorliegende Fund ist in seiner Morphologie doch sehr unterschiedlich zu anderen chronologisch früheren Funden, wie z. B. *Plesiadapis*. Dies gilt für alle Schädelknochen, wie auch für die Dentition. Bei einem zunächst oberflächlichen Vergleich zu *Adapis magnus* erkennt man eine große Anzahl von Ähnlichkeiten. Jedoch übertrifft er in der Größe viele andere Funde, es handelt sich hier offensichtlich um ein männliches Individuum. Im Vergleich zu *A. magnus* ist die Gesamtgröße des Hirnschädels zum Gesichtsschädel erheblich kleiner. Die Konfiguration der Orbitae des Calvariums ist oval. Vergleicht man den vorderen Teil des Calvariums mit dem hinteren Rand der Orbitae und setzt dieses in Relation zum Os occipitale, so fällt der Gesichtsschädel kleiner aus und ist weniger prognath.

Bei Betrachtung der Dentalbogenkonfiguration fällt bei *A. magnus* auf, daß der M 3 eher außen liegt, also buccaler orientiert ist, während bei dem vorliegenden Palatinum eine starke Biegung nach innen, also nach lingual zu erkennen ist. Der P 1 ist bei *A. magnus* um einiges größer im Vergleich zu diesem Fund, bei letzterem hat scheinbar eine Größenreduktion stattgefunden. Daraus könnte in der folgenden Chronospecies der Verlust des P 1 resultieren. In allen Normae scheinen bei oberflächlicher Betrachtung große Ähnlichkeiten zwischen *A. magnus* und dem hiesigen Calvarium zu bestehen, die jedoch bei näherer Analyse signifikante Individualunterschiede aufweisen.

Der vorhandene Fund scheint ein relativ junges Individuum zu sein, da die Suturen noch nicht obliteriert sind, was bei niederen Primaten schon im fortgeschrittenen frühadulten Alter der Fall ist. Alle Zähne sind eruptiert und vorhanden. Außer bei den Incisivi und dem rechten Caninus besitzen alle eine gut erkennbare Zahnkrone und es liegt

nur eine geringgradige, kaum erkennbare Abrasion vor. Frakturen der Kronen im anterioren Bereich sind ausschließlich auf postmortale Einflüsse zurückzuführen.

Die relativ kleinen Orbitae, im Vergleich zur Gesamtschädelgröße, weisen auf eine diurnale Lebensweise hin. Die meisten Adapiden haben kleine Foramina infraorbitalia, der Eintritt für den Nervus maxillaris, was darauf hindeutet, daß die Nase und Vibrissae von sekundärer tactiler Bedeutung waren (KAY & CARTMILL 1977; GINGERICH 1980). Das Foramen infraorbitale ist beim hiesigen *Adapis* größer als bei den bisher bekannten *A. magnus* und *A. parisiensis* Individuen, was wiederum auf eine noch relativ große Bedeutung der sekundären tactilen Organe hinweist.

Die Dentalformel, allein auf der gut erhaltenen maxillären Dentition basierend, lautet 2.1.4.3.

Sexualdimorphistische Zuordnung

Aufgrund von Untersuchungen an den bisher bekannten spärlichen Funden konnte noch kein genauer Unterschied zwischen sexualdimorphistisch bedingten Merkmalen und denen, die tatsächlich Spezies-spezifisch oder Gattungsspezifisch bedingt waren, festgelegt werden (FILHOL 1883). Hinzu kommt, daß die Untersuchungen von Filhol sich schwerpunktmäßig auf die Mandibula beschränkten, die beim vorliegenden Fund nicht vorhanden ist.

Berücksichtigt man die Einteilung von GINGERICH (1980; *A. parisiensis* und *A. magnus*), so kann das vorliegende Calvarium einem männlichen Individuum zugeordnet werden. Schon STEHLIN (1912) nahm eine Einteilung zu männlichen oder weiblichen Individuen innerhalb der Species *A. parisiensis* und *A. magnus* vor. Andere Spezialisten, wie DEPÉRET (1917) und SCHMITT-KITTLER (1971), beschäftigten sich ebenfalls mit dem Sexualdimorphismus in Hinblick auf die Morphologie der Canini. Erschwerend dabei ist, daß ein Größenunterschied der Canini oder andere Merkmale entweder sexualdimorphistisch bedingt sind oder sogar eine Trennung verschiedener Species erlaubt. Einige Autoren glauben, daß auch ein Größenunterschied der ersten Molaren im maxillären und mandibulären Bereich als sexualdimorphistisches Merkmal zugrunde gelegt werden kann (GINGERICH 1974; SCHOENINGER 1979).

Der Fund übertrifft in mancher Beziehung sogar Werte, die am robusten *A. magnus* gemessen wurden. Dies betrifft die Caninus-Größe (rekonstruiert), Crista sagittalis, Schädelbreite und Crista nuchalis. So kann wahrscheinlich ein weiteres Merkmal hinzugezogen werden, wie z. B. die Größe der Bulla auditoria. Die Länge des Calvariums spricht ebenfalls für ein männliches Individuum; auch hier übertrifft dieser Fund die Werte, die für die robusteren männlichen Individuen von *A. magnus* aufgeführt wurden. Es könnte natürlich auch sein, daß eine frühe Species des *Adapis*, die chronologisch vor dem *A. magnus* einzuordnen ist, auch allgemein von etwas größerer Proportion war. So bleibt die Größe des Caninus noch das am besten zu bewertende Merkmal. GINGERICH stellte bei seinen Untersuchungen aus dem Jahre 1980 ein Verhältnis vom Caninus zum ersten Molaren (Caninus-Molaren-Relati-

on/CMR) her. Unsere Meßergebnisse des Individuums liegen zwischen denen des *A. parisiensis* und *A. magnus*. Der CMR-Wert des Individuums stellt jedoch nur einen geschätzten Wert dar. Auch GINGERICH schätzte und rekonstruierte einige der Individuen, bei denen die Spitzen der Canini beschädigt waren. Die Aussagefähigkeit des maxillären Bereiches übertrifft die des mandibulären.

Bei dem vorliegenden Fund liegen die Meßwerte des Caninus im unteren Bereich der männlichen Individuen von *A. magnus*. Berücksichtigt man die Breite des Caninus, liegt er sogar noch unter den weiblichen Individuen von *A. magnus*. Bisher wurde die Größe der Bulla auditoria als sexualdimorphistisches Merkmal wenig beachtet, obwohl sie bei den männlichen und weiblichen Individuen von *A. magnus* sehr unterschiedlich ist. Die Bulla des hier beschriebenen Adapis besitzt eine Länge von 22.19 mm und eine Breite von 16.12 mm, die doch beträchtlich über den Werten der bekannten männlichen und weiblichen *A. magnus*-Individuen liegt. Ein weiteres sexualdimorphistisches Merkmal liegt im Bereich unterhalb der Crista occipitalis. Hier ist eine extreme Konkavität bei männlichen Individuen zu beobachten. Die Crista occipitalis externa ist ausgeprägt und verflacht zum Foramen magnum hin.

Bei männlichen Individuen ist im Bereich des Inions (Protuberantia occipitalis externa) eine kugelförmige Ausstülpung zu beobachten, die weder bei männlichen noch bei weiblichen *A. magnus*-Individuen vorhanden ist. Zu beiden Seiten der Crista ist der Bereich des Planums (Exoccipitale) in zwei extrem ausgeprägte konkave Sulci (Facies nuchae) unterteilt. Die Ausprägung der Muskelansätze deutet ebenso auf ein robusteres männliches Individuum hin. Eine tiefe Grube an der anterioren Fläche der oberen Canini bei *A. magnus* ist beim vorliegenden Fund nur diskret angedeutet.

Ein wichtiger Aspekt hinsichtlich des Sexualdimorphismus ist die Relation der absoluten Größe der Canini zu den übrigen Zähnen. Auch die großen Canini weiblicher Individuen liegen im Verhältnis weit unter denen der männlichen. Funde von *A. parisiensis* erlauben eine gute Differenzierung der Geschlechter. Aufgrund der Größe der Canini des Calvariums im Vergleich zu anderen Adapis-Funden, ist dieser eindeutig einem männlichen Individuum zuzuordnen.

Eine detaillierte Beschreibung wird in einer separaten Monographie erfolgen, die in Vorbereitung ist. Es werden hier nur die wichtigsten Merkmale aufgeführt, die den vorliegenden Adapis Fund in eine neue Species einordnen.

Obwohl eine Anzahl von Mikrofrakturen zu erkennen sind, trugen diese in keiner Weise zur Deformation des Calvariums bei. Sie können ebenso jederzeit von Suturen unterschieden werden, da letztere immer, ob es die Suturrae verae oder die Suturrae nothae betrifft, in gerader Linie verlaufen. Die einzigen Teile, bei denen ein direkter Übergang zum angrenzenden Knochenteil fehlt, befinden sich im Bereich des Processus zygomaticus auf beiden Seiten, wobei der linke nur leicht nach oben verschoben wurde und so rekonstruiert werden kann. Auf der rechten Seite des Calvariums fehlt lediglich ein kleiner Teil des Arcus zy-

gomaticus des Os zygomaticum sowie der superiore Teil des Os zygomaticum, der direkt an der Sutura frontozygomatica abgebrochen ist. Dies resultiert aus der Tatsache, daß die Sutura relativ lange, bei allen Primaten unvollständig, obliteriert bleibt. Weiterhin fehlt ein Teil der Praemaxilla, bei der ein kleiner anteriorer Teil des Os nasale der rechten Seite abgebrochen ist, so daß auf der linken Seite eine Teilrekonstruktion möglich ist. Im vorderen linken Teil der Fossa temporalis sind im Phosphatsediment kleinere Knochensplitter erkennbar. Einer davon könnte postcraniales Material sein, andere Knochensplitter könnte man noch in der vorhandenen Matrix vermuten. Diese wurde bewußt noch im inneren Teil der Fossa temporalis belassen, um eine größere Stabilität bei Untersuchungen zu gewährleisten. Auch hier sind Mollusken erkennbar, die zur Chronostratigraphie herangezogen werden könnten (STEININGER et al. 1990). Auch die Apertura nasalis war am Beginn der Untersuchung vollkommen mit Phosphat-Kalk-Matrix gefüllt und im inferioren Teil ist die Spina nasalis hervorragend erhalten. In der Apertura nasalis befand sich ursprünglich auf dem Konglomerat eine Substanz, vermutlich Schellack, auf dem die Buchstaben «Eger, P. C. 80» standen, möglicherweise ein Hinweis auf die Fundstelle (Egerkingen).

Beschädigungen des Calvariums

In Norma frontalis fällt eine kleine Beschädigung an den Ossa nasalia auf, ohne Deformation der anliegenden Teile. Diese ist nur dann möglich, wenn das Calvarium mit hohem Kollagengehalt durch das große Gewicht von aufgelagertem Material in kurzer Zeit verformt wird. Der linke Orbitabereich ist hervorragend erhalten, ein kleiner Teil des rechten ist lateral zum Os zygomaticum weggebrochen. Ebenfalls frakturiert ist das Os intermaxillare (Praemaxilla, Os incisivum) entlang der Sutura nasointermaxillaris. Alle anderen Teile des Calvariums sind so hervorragend erhalten, daß sogar kleinste Frakturen, Suturen und alle Foramina klar unterschieden werden können. Das Calvarium ist orange-gelb-kalkfarben, mit der typisch fossilgrauen Farbe des Enamelums auf den Zahnkronen. Vor der Präparation war es dunkelbraun. Die Fossilfarbe der Adapiden aus Quercy ist rötlich-braun, während die Fossilfarbe der Egerkinger Funde der des vorliegenden Calvariums entspricht.

Die morphologischen Merkmale

Im folgenden werden die morphologischen Merkmale aufgeführt, die den hier beschriebenen Schädel innerhalb der Gattung Adapis einteilen und von anderen Gattungen wie *Europolemur*, *Microadapis*, *Protoadapis* und *Caenopithecus* unterscheiden. Schließlich werden im Detail die Merkmale aufgeführt, die eine Platzierung innerhalb des Genus Adapis als neue Species erlauben (Tab. 1).

Der Fund weist klar Adapide Merkmale auf, wie zum Beispiel ein rekonstruiertes Gesamtgewicht weit über 500 g, vertikal spatulate Incisivi, ein kleinerer mesialer Incisivus

Tab. 1: Morphologische Vergleiche zwischen einigen Adapiden

Merkmale	<i>A. wegneri</i>	<i>A. magnus (masculin)</i>	<i>A. parisiensis</i>
Palatinum	länger	kürzer	sehr kurz
Pal. Bogen-Länge	am längsten	lang (parabolisch)	abgerundet
Dentalbogen	doppel S-förmig	U-förmig größer	U-förmig kleiner
P1	extrem klein	mäßig	mäßig
Zahnkronen	hoch	niedrig	niedrig
Lingual Cingulum (P1,P2,C)	teils	rundum	rundum
Foramen emissoria venae	3	2	1
Palatinumbogen (fronto-horizontal)	konkav	konkav-konvex	konkav
Anteriore Dentition	I1>I2	I1>I2	I1<I2
Calvarium Größe	größer	kleiner	am kleinsten
Crista sagittalis	am größten	groß	klein
Muskelsätze			
M. masseter	sehr groß	groß	kleiner
M. temporalis	sehr groß	groß	kleiner
Foramen magnum Konfiguration	am längsten	lang	kürzer
Splanchnocranium	sehr prognath	prognath	prognath - orthognath
Sutura fronto-maxillaris	vor Fossa saccilacimalis	zwischen F. saccilacimalis	hinter F. sacci lacimalis
Crista supramastoidea	vorhanden	nicht vorhanden	nicht vorhanden
Fossa supramastoidea	langgezogen	kurz	kurz
Protub. occipitalis externa (Bulbus)	vorhanden	fehlt	fehlt
Ansatz Ligamentum nuchae	sehr stark	stark	schwach
Musculus trapezius	sehr stark	stark	mittel
Fossa tympanohyale	stark ausgeprägt	ausgeprägt	schwach ausgeprägt
Orbitae	größer	groß	groß
Os lacrimale	unter Margo infraorbitalis	innerhalb	innerhalb
Molaregröße	M2<M1>M3	M3<M1>M2	M1=M2=M3
Zahndurchbruchsfolge (P2)	gleich	gleich	unterschiedlich
Größe Fossa temporalis	sehr groß	groß	klein
Neurocranium	mittel	groß	klein
Bullae	am größten	groß	klein
Processus postglenoidalis	rund	oval	oval
Colliculus orbitolacimalis	ausgeprägt	erkennbar	erkennbar
Fossa praeorbitalis	ausgeprägt superior inferior	ausgeprägt posterior-anterior	erkennbar posterior-anterior
Processus mastoideus	gut erkennbar	erkennbar	erkennbar
Foramen malare	anterior	posterior	posterior
Ossa nasalia	breiter, länger	mittel, kürzer	schmäler, kürzer
Protuberantia prominentia lacimalis	stark	schwach	schwach
Calvarium	hyperdolichocran	dolichocran	dolichocran
Foramen magnum	oval	rund	rund
Foramen lacerum posterius	stark	schwach	schwach
Prognathie	stark	mittel	mittel
Cranialkapazität	weniger	mehr	am schwächsten
Pterygoidalwandbreite	gering	größer	groß

(I1 < I2), interlocking Caninus Occlusion, sexualdimorphe Canini, molarisierte P4, non-tubularer freier ectotympanischer Ring und typische Konfiguration der einzelnen Knochen im Orbital-Frontalbereich mit dazugehörigen Foramina.

In heutigen Lemuren tritt die A. carotis in den postero-lateralen Bereich der Bulla auditoria ein und teilt sich dann in die größere Abzweigung der A. stapediale und der kleineren der A. promontorii auf. Die meisten Adapiden scheinen diese Morphologie vorzuweisen (besonders *A. magnus*, *A. parisiensis*). Beim vorliegenden Fund ver-

zweigt die A. carotis interna vor der mittleren Basis des Craniums und scheint hier eher der A. pharyngealis bei Lorisiden zu ähneln, bei denen diese durch das Foramen lacerum anterior der Bulla auditoria führt. Dies könnte ein Argument für eine mögliche Evolutionslinie zu den Lorisiden und nicht zu den Lemuren sein. Während bei den meisten Lemuren das Os ethmoidale fehlt, ist dieses beim vorliegenden Fund und bei Lorisiden vorhanden. Der ectotympanische Ring ist wiederum typisch für die Morphologie der Lemuren und sehr unterschiedlich zu Lorisiden. Wenn man diese oben erwähnten morphologischen Merk-

male und ihre Entstehung aus einem Urzustand bewertet, könnte man die Entwicklung dieser Merkmale klar in synaptomorphe und symplesiomorphe unterteilen.

Der Ductus nasolacrimalis ist in der Norma frontalis kaum erkennbar, weil er etwas hinter dem vordersten Rand der mesio-inferioren Margo orbitalis lokalisiert ist. Er verursacht eine starke Knickung in der mesialen Hälfte der Orbitae, die aus einem kleinen Clivus resultiert. Man kann diesen als Colliculus orbitolacrimalis bezeichnen. Bei *A. magnus* ist er bei weitem nicht so ausgeprägt, ebenso nicht bei *A. parisiensis*, bei dem er kaum wahrnehmbar ist. Das Foramen lacrimale liegt bei dem Frankfurter Fund hinter der Margo und zeigt sich daher nicht in der Norma frontalis. Die praeorbitale Grube ist stark ausgeprägt, verläuft jedoch nicht wie bei *A. magnus* flach von posterior nach anterior, sondern mehr superior-inferior direkt vor der Sutura nasolacrimalis. Gut zu erkennen sind beide Foramina infraorbitalia, die im Vergleich zu *A. magnus* etwa 3 mm inferior positioniert sind (SCHÄFER 1954; SCHULTZ 1954). Links ist am aufsteigenden Teil des lateralen Orbitarandes das Foramen malare als Fissura erkennbar, jedoch wiederum etwas mehr anterior lokalisiert als bei *A. magnus*. Im superior-posterioren Drittel der Orbitae ist direkt unterhalb der Sutura frontozygomatica eine auffallende Rauigkeit erkennbar, die möglicherweise der Ansatz eines Muskels sein könnte, der bisher noch nicht bezeichnet wurde. Er verläuft wahrscheinlich von diesem hinteren Orbitarand zu einem Teil der Mandibula, möglicherweise zum inneren Teil des Processus coronoideus. Man könnte diesem vorläufig den Namen Musculus orbitospheno-mandibularis geben.

In der Norma frontalis fällt sofort auf, daß sich das Calvarium im Vergleich zu *A. magnus* etwas gedrungener und flacher präsentiert. Da aber keine Deformationen erkennbar sind, kann angenommen werden, daß dies die tatsächliche Konfiguration und Umriß des Calvariums ist. Am inferioren Rand der Apertura nasalis ist der Ansatz der Spina nasalis gut erkennbar.

Der Zahnbogen verläuft von antero-posterior derart, daß die Canini mesial ausgerichtet sind und im hinteren Teil der M 3 im buccalen Bereich noch zu erkennen ist. In der Frankfurter Horizontalen, gemessen vom untersten Teil der Occlusionsfläche der Zähne zur Spina nasalis superior, nimmt dieser Teil ein Drittel der Gesamtgröße des Splanchnocraniums ein. Im Vergleich zu *A. magnus* und *A. parisiensis* ist der Gesichtsschädel des Adapis-Fundes breiter. STEHLIN hat die Norma frontalis des *A. magnus* 1912 nicht beschrieben. Im Vergleich zu *A. magnus* sind die Ossa nasalia schmaler und erscheinen etwas länger nach Rekonstruktion (ca. 3 mm). Die Sutura frontonasalis besteht aus zwei Suturæ bei dem *Adapis*-Fund, die mit einer teilweise nicht obliterierten Sutura frontalis (8.30 mm) rechtwinklig verbunden sind. Diese ist posterior zur Crista sagittalis über 7.68 mm obliteriert und öffnet sich wieder nach posterior in einer Länge von 11.13 mm.

In Vergleichsmaterialien von *A. magnus* ist die Sutura frontalis nicht obliteriert. Die Sutura frontonasalis scheint bei allen anderen *A. magnus*-Individuen, fast wie beim

anatomisch modernen Menschen, in einer Rundung über der Sutura internasalis zu verlaufen. Ein Teil des Os lacrimale ist auf beiden Seiten gut erkennbar. Die Sutura frontomaxillaris führt zum breitesten Punkt, nämlich den Ossa nasalia superior, rechtwinklig nach lateral und führt dann 7.72 mm von dem Foramen lacrimale über eine Auswulstung direkt in den mittleren mesialen Orbitabereich in posterior-lateraler Richtung. Man könnte diese als Protuberantia lacrimalis prominentia bezeichnen. Die Position der Foramina infraorbitalia ist ebenso unterschiedlich zu *A. parisiensis* und *A. magnus*. Das linke Foramen ist bifokal. Betrachtet man seine Position zum Unterrand der Orbitae (9.56 mm inferior; 7.47 mm superior, Foramen links) so fällt auf, daß, wenn man eine gerade Linie durch die Orbitae nach superior zieht, die Foramina ungefähr in der Mitte der Orbitae positioniert sind. Bei *A. magnus* liegen die Foramina näher an der Margo infraorbitalis. Die Sutura zygomaticomaxillaris verläuft schräg nach posterior und endet hinter dem M 3, während sie bei *A. magnus* etwa zwischen M 2 und M 3 endet. Dies ist auf der linken Seite klar zu erkennen, es sind keine Deformationen vorhanden, während rechts etwas Schellack die Suturen verklebt. Derselbe Verlauf dieser Sutura und Position über M 2/M 3 ist auch bei *A. parisiensis* zu beobachten. Beim heutigen Menschen führt die Sutura zygomatico-maxillaris unter das Zygomaxillare (Zm), während es sich bei *Adapis* über Zm befindet. Im Orbitabereich sind an der Margo supraorbitalis keine Incisuræ frontales vorhanden. Die Sutura zygomaticofrontalis liegt bei *A. magnus* wie auch bei *A. parisiensis* eher mesial als bei dem vorliegenden Fund. Bei *A. magnus* beträgt der Abstand 20.75 mm von der direkten rechtwinkligen Messung zur Sutura frontalis, während bei unserem Fund der Abstand 26.45 mm beträgt. Dies verändert die Konfiguration der Orbitae, deren lateral-mesialer Durchmesser 3 mm über dem von *A. magnus* liegt (19.94 mm zu 16.65 mm).

Insgesamt macht das Calvarium in Norma frontalis, wie auch in anderen Normae, einen robusteren Eindruck als bei *A. magnus*. Das gesamte Palatinum zeigt von anterior bis posterior einen sehr konkaven Verlauf im Unterschied zu *A. magnus*, bei dem die Konvexität und Konkavität unterschiedlich ist.

In antero-posteriorer Ansicht ist der hintere Teil des Neurocraniums mit der Sutura squamosa klar erkennbar. Im Bereich der Margo infraorbitalis ist eine Incisura zygomatica zu beobachten, die bei *A. magnus* mehr superior positioniert ist. Insgesamt scheint die Orbitakonfiguration einen größeren Bereich des Gesichtsschädels einzunehmen als bei *A. magnus*. Auch ist die Einknickung im mesial-superioren Bereich der Margo supraorbitalis posteriorer ausgerichtet als bei *A. magnus*, bei dem diese Stelle nach anterior verläuft.

Die maximale Stärke des Jochbogens, gemessen vom Bereich der Margo infraorbitalis bis zur Margo zygomaxillare (Zm), beträgt 17.6 mm. Sie liegt damit unter dem bei *A. magnus* gemessenen Wert von 20.49 mm. Dies läßt das Calvarium etwas dolichocraner erscheinen.

Entlang der Apertura nasalis ist auf beiden Seiten im Ma-

xillabereich eine leichte Verdickung in geradem Verlauf vom Caninus zum Wurzelbereich hin erkennbar. Dies deutet auf einen relativ großen Alveolus des Caninus und dessen Wurzel hin. Der Bereich des Angulus zygomaticus unterhalb der Sutura zygomaticomaxillaris steht nicht anterior vor, sondern flieht stark nach posterior. Im posterioren Bereich ist hier eine Linea zygomatica erkennbar, die bei *A. magnus* und auch bei *A. parisiensis* diskret verläuft.

Ein Teil der Jugale ist hier im mittleren Bereich rechts abgebrochen und um 10,78 mm nach superior verschoben. Der intakte Teil des Jugale ist außen an der Mineralmatrix aufgelagert, kann aber ohne weiteres in seiner ursprünglichen Position rekonstruiert werden. Links fehlt dieses Teil vollkommen. Desweiteren fällt eine Einbuchtung im Bereich zwischen Sutura internasalis und Sutura nasofrontalis am Ursprung der Sutura frontalis nahe der Crista sagittalis auf. Sie liegt tiefer als dies bei *A. magnus* der Fall ist. Man könnte dies als hyperrobustes Merkmal bezeichnen, ähnlich wie bei Montauban 1. Sie ist jedoch weitaus langgezogener, da der Abstand zwischen den mesialen Bereichen der Orbitae viel geringer ist als bei *A. magnus* (19,11 mm zu 23,01 mm bei *A. magnus*).

Beide Suturae nasomaxillares verlaufen geradlinig, ohne die typische Zackenkonfiguration einer Sutura vera, mit einer Länge von 20,93 mm und dem Verlauf einer leichten S-Kurve. Die Länge der Sutura nasomaxillaris am Beginn des Os frontale an der Abzweigung der Sutura frontonasalis und Sutura frontomaxillaris zur Sutura intermaxillaris beträgt 10,03 mm (*A. magnus*, Montauban 2; 9,02 mm). Der Processus frontomaxillaris ist nur schwach erkennbar.

Daß die Apertura nasalis und hier speziell die Spina nasalis bei heutigen wie auch fossilen Primaten morphologisch sehr unterschiedlich ist und weder Spezies-spezifisch noch als sexualdimorphistisches Merkmal benutzt werden kann, haben PROTSCH VON ZIETEN und ECKHARDT (1988, 1989, 1990, 1992) beschrieben. Deshalb wurde auf einen Vergleich innerhalb der Adapidae nicht eingegangen (RECKE 1907).

Der Ductus nasolacrimalis ist bei dem Fund weitaus posteriorer lokalisiert als bei *A. magnus*, bei dem es sich in der inneren unteren Margo orbitalis befindet (OPPENHEIM 1912). Ebenso ist der Ductus mindestens 2 mm vor der Margo orbitalis mesial-inferior lokalisiert.

Im posterioren Teil der Sutura squamosa befinden sich links wie auch rechts drei Foramina. Sie nehmen den Platz des Foramen parietale des heutigen Menschen ein. Ein Foramen befindet sich unterhalb der Sutura squamosa auf dem Os temporale, während zwei weitere im Suturenbereich auf dem Os parietale lokalisiert sind. Direkt vor dem Fenestra vestibuli befindet sich eine Fossa, aus der der Musculus tensor tympani entspringt. Im Petrosium ist der ventrale Teil des Kanals für den Durchtritt der Arteria carotis interna enthalten. Hier sind mehrere Millimeter des Canalis mit einem gut erhaltenen Teil der unteren Apertura zu sehen. Die Arteria carotis interna, die an sich die Arteria promontorii darstellt, ist relativ stark ausgebildet, und ist nicht so klein wie bei *Notharctus*, *Propithecus* und den Lemuren (GREGORY 1920).

Man kann aus der vorliegenden Konfiguration schließen, daß die Arteria promontorii um etliches größer war als die Arteria stapediale. Die immer wieder in der Literatur aufgeführte Vergrößerung der Arteria promontorii und der Verlust der Arteria stapediale, ein Kennzeichen der Anthropoidea, ist bei *Adapis* noch nicht zu beobachten, jedoch zeichnet sich hier schon eine Größenreduktion ab.

Der ectotympanische Ring ist in beiden Bullae gut erkennbar und liegt nicht frei wie bei den primitiven Primaten oder Insectivora. Sein posteriorer Crus ist am squamosalen Teil ossifiziert, während er im anterioren Teil frei liegt. Das rechte wie linke Os temporale zeigen ausgezeichnete erhaltene Teile der Squamosa. Die Fossa mandibularis ist in gutem Zustand und ermöglicht es, Teile der Mandibula zu rekonstruieren. Der Processus retroarticularis ist ebenso sehr gut erhalten und gleicht in seiner Größe der von *Adapis magnus*. Die Artikulation zum großen Flügel des Os sphenoidale ist klar erkennbar. Im ventralen Teil, hinter dem Foramen retroarticularis, ist der gesamte Bereich des posterioren Crus des tympanischen Ringes erhalten und im squamosalen Bereich ossifiziert. Der tympanische Ring ist vorhanden und wurde in aufwendiger präparatorischer Arbeit aus dem Sinter, der den Anulus ausfüllte, herausgearbeitet. Die Position des ectotympanischen Ringes verläuft vom ossifizierten Teil im unteren Drittel des Anulus anterior in eine fast horizontale Position. Der Ring besitzt einen Durchmesser von 4,5 mm. Die antero-posteriore Messung des Anulus ist 3,86 mm, die Größe des Meatus acusticus externus beträgt 4,78 mm. Die Spina suprameatum setzt sich nach posterior direkt auf die beiden Seiten in die Crista temporalis und dann weiter in die Crista occipitalis fort. Eine vergleichbare Linea temporalis inferior beginnt beim anatomisch modernen Menschen anterior vor dem Acusticus meatus externus superior zum Processus zygomaticus.

In der Seitenansicht fallen mehrere Merkmale im Vergleich zu *A. magnus* sofort auf, die den Schluß zulassen, daß wir es bei diesem Calvarium tatsächlich mit einem wahrscheinlich noch unbekanntem Adapiden zu tun haben. Der Gesichtsschädel ist etwas langgezogener im anterioren Bereich der Ossa nasalia, so daß die Prognathie ausgeprägter erscheint, was auch in der Gesamtlänge im Vergleich zu *A. magnus* zum Ausdruck kommt. Direkt über den Orbitae ist eine Rundung zu erkennen, die bei Montauban 1 nicht zu bemerken ist. Die Cranialkapazität (EQ = 0,79) scheint unter der von *A. magnus* (Montauban 1) und über der von *A. parisiensis* zu liegen, wenn man die Hirnschädel dieser Individuen vergleicht (NEUMEYER 1906). Die Einschnürung hinter den Orbitae im anterioren Bereich der Crista sagittalis des Individuums ist noch ausgeprägter als bei *A. magnus*, also plesiomorpher. Die Pterygoidalwand ist extrem in inferiorer Richtung eingezogen. Ein Teil des Os incisivum, der nur teilweise erhalten ist, läßt eine genaue Rekonstruktion nicht zu. In Norma lateralis sinistra ist jedoch ein Teil der Praemaxilla erhalten und erlaubt deshalb eine vage Rekonstruktion der Gesamtlänge. Auch hier verläuft die Sutura maxillofrontalis über eine Länge von 19,76 mm. Die Ossa nasa-

lia scheinen annähernd rechtwinklig im superior-posterioren Teil aufeinander zu treffen. Die Profilkontur der Ossa nasalia ist vom anterioren zum posterioren Teil extrem konkav. Dies steht im Gegensatz zu *Adapis magnus*, bei dem die Ossa nasalia posterior konkav im hinteren Drittel und anterior konvex im vorderen Bereich verlaufen.

Die Sutura praemaxillonasalis endet beim beschriebenen Fund direkt vor dem Caninus und hinter I 2. Bei *A. magnus* scheint sie in der Mitte des I 2 vor einem Diastema zu liegen. Ihr Verlauf ist relativ gerade und steil von superior nach inferior, während sie bei *A. magnus* etwas abgerundet nach anterior verläuft. Das Os lacrimale liegt intakt vor und seine angrenzenden Suturen können im Detail beschrieben werden. Es ist auf beiden Seiten erkennbar und reicht weiter nach superior, als dies bei *A. parisiensis* und *A. magnus* der Fall ist. Während der Verlauf der Sutura frontomaxillaris bei *A. magnus* direkt durch eine hier vorhandene kleine Fossa sacci lacrimalis führt, verläuft diese Sutura beim vorliegenden Calvarium vor dieser Fossa und vor dem Foramen lacrimale. Vor diesem ist außerdem eine zweite Fossa auf beiden Seiten erkennbar. Eine kleine Verdickung direkt superior zur inferioren Fossa scheint der Ansatz des Ligamentum palpebrale zu sein. Das Os lacrimale ist bei rezenten Primaten sehr variabel und sollte deshalb auch nicht als morphognostisches Merkmal bei Adapiden herangezogen werden (FORSYTH-MAJOR 1893). Die Crista sagittalis ist bei diesem *Adapis*-Fund äußerst stark entwickelt. Sie ist, in Rekonstruktion, weitaus höher und kräftiger als in den bisher beschriebenen *A. parisiensis* und *A. magnus* Schädeln. Sie besitzt im Vergleich zum *Adapis magnus* eine langesogenere Form. An dem extrem vorspringenden Teil der Protuberantia occipitalis externa ist in der Position des Inions ein rundlicher Vorsprung zu erkennen, der höchst außergewöhnlich ist und bisher noch bei keinem *Adapis*-Fund beobachtet wurde. Dieser Vorsprung mißt 5.84×5.86 mm und scheint der Ansatz für ein besonders stark ausgebildetes Ligamentum nuchae zu sein. Außergewöhnlich ist ebenso die Stärke des Musculus rectus capitis posterior major und des Musculus rectus capitis posterior minor, sowie des Musculus semispinalis capitis. In ihrer Stärke liegen diese Muskeln mindestens um ein Drittel über dem des *A. magnus*, was klar aus der konkaven Form des Planum nuchale und der Ansatzstellen auf der Lamina externa ersichtlich ist.

Die größte Stärke der Crista sagittalis liegt im mittleren Teil der beiden Ossa parietalia und beträgt 3.61 mm sowie im anterioren Teil des Os frontale 2.14 mm; die Länge der im posterioren Teil gelegenen Ossa parietalia zur Inionposition beträgt 6.27 mm. Obwohl sie fast über die gesamte Fläche frakturiert ist, kann trotzdem eine Höhenrekonstruktion stattfinden, die auf ca. 9.00 mm kommt und am Anfang des posterioren Drittels der Ossa parietalia zu sehen ist.

Beim vorliegenden Fund ist der Hirnschädel größer als der Gesichtsschädel, während ersteres bei *A. magnus* und *A. parisiensis* größenmäßig nur geringfügig voneinander abweicht. Die Hinterhauptscondylen des Fundes sind massiver als bei anderen Adapiden.

Das Foramen magnum ist fast rund mit nur geringem ovalen lateralen Ansatz. Auch hier ist bei den anderen Adapiden eine lateral ovale Konfiguration vorherrschend. Die Crista occipitalis mißt bei diesem Fund 18.10 mm im Vergleich zu nur 7.12 mm beim männlichen *A. parisiensis* und 16.71 mm bei *A. magnus* (FILHOL 1873).

Die Bullae auditoriae und die Protuberantia occipitalis externa übertreffen an Robustizität und Ausprägung alles bisher Beschriebene. Ihre mesiale Begrenzung liegt direkt unter dem posterioren Rand der Hinterhauptscondylen, während sie bei *A. magnus* etwas lateraler lokalisiert ist (ca. 2 mm) und bei *A. parisiensis* bis zu 5.72 mm verschoben ist. Hier fällt besonders auf, daß der Processus postglenoidalis extrem abgerundet ist, bei *A. magnus* jedoch eine typische ovale Form einnimmt, die superior in das hintere Teil des Os zygomaticum übergeht.

Die Grube des Tymphanohyale ist weitaus größer und scheint in ihrer Ausprägung ein sexualdimorphistisches Merkmal für männliche Individuen zu sein. Obwohl sie teilweise links und rechts frakturiert ist, ist die Ausprägung des Flügels des Os zygomaticum in seiner ursprünglichen Position auf beiden Seiten gut erkennbar. Dieser Flügel ist nicht so lateral ausladend wie bei *A. parisiensis*.

Bei *A. magnus* fehlt dieser Bereich. Der Mastoidbereich des Fundes ist gut ausgeprägt und über diesem zieht sich superior eine Crista (Crista occipitalis minor sinistra – Crista occipitalis minor dextra) zur Crista nuchae suprema hin. Die Facies nuchae occipitalis weist eine erhebliche Rauigkeit auf, die durch eine sehr starke Nackenmuskulatur bedingt ist. Wenn man der Rundung der Crista nuchae suprema von rechts zur Mitte bis zum Processus occipitalis externus und wiederum nach links-lateral folgt, so zeigt der Fund im Unterschied zu den anderen Adapiden eine gleichmäßige Krümmung der Crista. Bei anderen ist jeweils im mittleren Seitenbereich eine kleine Einbuchtung festzustellen. Sehr gut ist hier der Verlauf der Sutura occipitomastoidea zu erkennen, die bei allen Adapiden in die gleiche Richtung, beginnend im mesialen Teil der Grube des Tymphanohyale, verläuft.

Die Größe der gesamten Schädellänge übertrifft um ein beträchtliches Maß das anderer *A. magnus*-Individuen, vor allem die von Montauban 2 (118.78 mm zu 109.26 mm). Die Fossae temporales sind größer und wirken abgerundeter. Die Pterygoidwände liegen tiefer als bei *A. magnus*. Ebenso sind beide Fossae pterygoideae hervorragend erhalten, jedoch nicht so langgestreckt wie bei *A. magnus*. Beide Foramina pterygospinosi sind relativ groß und befinden sich etwas anterior der Mitte der Bulla. Posterior fällt wiederum die Protuberantia occipitalis externa auf, die fast rund und nach unten gebogen ist.

Die Fläche des Os occipitale bis zum posterioren Teil des Foramen magnum (10.86 mm) ist um ein Vielfaches größer als bei *A. magnus* (6.46). Während bei *A. magnus* die Hinterhauptscondylen und der Mastoidansatz fast parallel zueinander liegen, ist dies hier nicht der Fall. Der Mastoidansatz ist anterior ausgerichtet. Das Foramen condylare ist vom Foramen lacerum posterius klar getrennt. Letzteres ist nur noch schwach erkennbar und scheint nicht mehr

in den beschriebenen *A. magnus*-Individuen vorhanden zu sein. Die tympanohyale Grube ist massiv ausgeprägt und posterior ist der Mastoidansatz schwach zu erkennen.

Konfiguration des Gaumenbogens

Eine Variationsstudie, die die Form des Palatinums beschreibt, wurde von LANÈQUE (1992) durchgeführt. Er verglich *A. schlosseri*, *A. betillei* und *A. bruni* und kam zu dem Schluß, daß diese drei aufgrund ihrer Palatinum-Konfiguration als separate Species aufgeführt werden sollten. Ebenso glaubte er, daß *Palaeolemur betillei* (*A. betillei*) als separate Gattung erhalten bleiben sollte (DELFORTRIE 1873).

Der Gaumenbogen des Calvariums ist in seiner Gesamtlänge konkav. Diese Konfiguration unterscheidet sich vom Gaumenbogen des *A. magnus*, bei dem dieser wie oben erwähnt abwechselnd konkav und konvex ist. Die Länge des rekonstruierten Gaumenbogens beträgt 49.65 mm. Vom hintersten Teil des Palatinums (Spina nasalis posterior), parallel zur Mittellinie des linken Caninus gemessen, beträgt die Länge 45.29 mm. Hier ergeben sich doch schon erhebliche Unterschiede zu den Vermessungen von FILHOL (1874).

Das Individuum übertrifft ebenso in seiner Größe *A. parisiensis*. In Norma lateralis fällt auf, daß der Zahnbogen konkav verläuft, vom anterioren zum posterioren Teil, also vom Caninus bis zum M 3. Die Kaufläche verläuft nicht horizontal. Diese Richtungsebene gilt für beide Seiten. Hier fällt auf, daß auf der Basis des Verlaufes des Alveolarrandes und der Messung der Zahnkronenhöhe keine postmortale Verschiebung der Zähne aus dem Alveolus zu verzeichnen ist. Eine exakte Vermessung der Kronenhöhe ist möglich, besonders da nur minimale Abrasionen auf der Kaufläche der Zähne zu erkennen sind. Die Dentalform ist länglich und etwa U-förmig mit einem leichten lingualen Verlauf des M 3. Eine rechteckige oder U-förmige Konfiguration der Dentalbogenform ist nicht zu beobachten.

Norma verticalis

Geht man davon aus, daß Prognathie ein Merkmal für eine plesiomorphe Evolutionsstufe ist und mit zunehmender zeitlicher Abfolge Individuen orthognather werden, ist das Calvarium als Chronospecies den anderen bekannten *A. magnus*-Individuen evolutiv voranzustellen. Auch ist klar ersichtlich, daß die Cranialkapazität des *A. magnus* generell größer ist als die des vorliegenden Fundes. Da eine Rekonstruktion der Rundung der Crista nuchae superior anhand der vorhandenen Teile möglich ist, ist eine größere Abrundung des hinteren Teils des Calvariums klar zu erkennen. Die Ossa parietalia sind etwas größer.

Basiscraniale Morphologie der Blutgefäße und Foramina

Viele Merkmale, besonders die des Ectotympanicums, die als primitive Merkmale in Adapiformes und späteren Lemuriformes angesehen werden, sind wahrscheinlich Relikte bisher noch unbekannter früherer Taxa der Plesiadapiformes.

Die relative Größe der Blutgefäße in Fossilformen sind von außerordentlicher Bedeutung. Die einzige Möglichkeit dies festzustellen, ist die Vermessung der Größe und Konfiguration der knöchernen Kanäle, durch die diese Gefäße verliefen. GREGORY (1920) nahm an, daß die Unterschiede in der relativen Größe der Arteria promotorii und Arteria stapediales bei primitiven Strepsirhini und Haplorhini nur durch neue Funde bewiesen werden können, und im Falle der Adapiden, bei noch nicht vorliegenden primitiven Fossilfunden.

Die Arteriae promotorii sind beim vorliegenden Individuum relativ groß, jedoch scheint die Arteria stapediales gleich nach ihrer Abzweigung aus der Arteria carotis interna lateralis das größere Blutgefäß zu sein. Dies ist klar ersichtlich im späteozyänen *A. parisiensis* und anderen Species von *Adapis*, sowie auch bei dem mitteleozyänen *A. magnus* (*Leptadapis*).

Dentalmorphologie

Eine detaillierte odontologische Beschreibung der maxillären Dentition des Individuums würde das Thema einer separaten Monographie sein. Es gibt eine große Anzahl von odontologischen Beschreibungen bei Adapiden, die unterschiedliche Spezialgebiete behandeln, wie z. B. Sexualdimorphismus und Gewicht (CLUTTON-BROCK et al. 1977; GINGERICH 1980; HARVEY et al. 1978), Sexualdimorphismus, Gewicht und Sozialverhalten (LEUTENEGGER & KELLY 1977 und andere Autoren), generelle Beschreibung der Dentition der Adapiden im Vergleich zu den Lemuriformes (GINGERICH 1975 und andere Autoren), Sexualdimorphismus früherer Primaten (FLEAGLE 1978, FLEAGLE et al. 1980 und andere Autoren), Morphologie der Adapiden-Zähne (STEHLIN 1912 und andere Autoren), spezielle Caninus-Morphologie-Vergleiche zu anderen Primaten (KINZEY 1972), funktionsmorphologische Adaptationen (KAY 1975), Zahnvariabilität (GINGERICH & SCHOENINGER 1979), generelle zahnmorphologische Vergleiche (SZALAY & DELSON 1979) und Zahndurchbruchsfolge (REMANE 1960).

Vergleicht man das vorliegende Individuum mit allen in der Literatur untersuchten Species der Adapiden kommt man zum Schluß, daß hauptsächlich ein Vergleich zu drei Species gemacht werden kann, nämlich *A. parisiensis*, *A. magnus* und *A. sudrei*.

Zahnformel

Bei dem Fund ist die Dentitionsformel 2.1.4.3 rekonstruierbar. Obwohl die Incisivi fehlen, sind deren Alveolen vorhanden. So kann im Bereich des Os incisivum noch der

Tab. 2: Vergleichende Dentalmaße der Maxilla (in mm)

		<i>Adapis sudrei</i>	<i>Adapis parisiensis</i>	<i>Adapis magnus</i>	<i>Adapis magnus</i>	<i>Adapis wegneri</i>
				feminin	masculin	
C1	l	3,90	4,40	4,00	7,78	6,37
	b	2,45	3,20	3,00	5,83	4,43
	h	4,43	n.v.	n.v.	10,30	9,00
P1	l	n.v.	n.v.	3,00	3,75	2,70
	b	n.v.	n.v.	2,00	2,35	3,10
	h	n.v.	n.v.	2,40	n.v.	4,10
P2	l	4,40	3,90	5,00	6,50	4,85
	b	2,80	2,40	3,50	3,95	4,65
	h	n.v.	n.v.	4,00	n.v.	5,45
P3	l	3,70	4,00	4,30	5,44	5,14
	b	3,50	3,60	6,00	6,22	5,77
	h	n.v.	n.v.	n.v.	n.v.	n.v.
P4	l	3,88	4,00	4,30	6,00	5,65
	b	4,64	4,00	6,00	7,32	6,56
	h	n.v.	n.v.	3,00	n.v.	n.v.
M1	l	4,54	4,40	6,00	6,86	6,34
	b	5,38	4,50	7,50	8,36	7,20
	h	n.v.	n.v.	3,00	n.v.	n.v.
M2	l	4,88	4,60	7,00	7,21	6,30
	b	5,88	4,90	7,50	8,86	7,20
	h	n.v.	n.v.	3,00	n.v.	n.v.
M3	l	4,00	4,60	5,00 **	6,55***	5,83
	b	5,07	4,80	6,00	8,48	7,03
	h	n.v.	n.v.	2,00	n.v.	n.v.

* Die Maße bei weiblichen Individuen von *A. parisiensis* (GINGERICH & MARTIN 1981), scheinen leicht von denen der männlichen Individuen zu liegen. Dies gilt für alle Zahngruppen.

** Vermessungen aus FILHOL (1884)

*** Vermessungen aus Euzet *A. magnus* (GINGERICH 1977)

n.v. = nicht vorhanden

Incisivus I 2, der im Wurzel-Kronen-Bereich abgebrochen ist, rekonstruiert werden. Der Bruch verläuft hier entlang der Sutura intermaxillaris, die die Fraktur auf der linken Maxilla-Seite vor dem linken Caninus enden läßt. Die Größe der Wurzel des linken I 2 stimmt mit den Vermessungen des distalen I 2 bei *A. magnus* überein. Wenn man davon ausgeht, daß ein klar erkennbarer Unterschied in der Größe der mesialen und lateralen Incisivi zwischen *A. parisiensis* und *A. magnus* besteht, bei letzterem ist der mesiale I 2 immer größer als der distale I 2, dann gleicht das Calvarium mehr dem *A. magnus*. Bei *A. magnus* scheint ein minimales Diastema zwischen Caninus und I 2 zu existieren, was wiederum bei dem vorliegenden Fund nicht der Fall ist. Unter dem Mikroskop kann klar eine Kontaktfacette im mesialen Kronenbereich des Caninus festgestellt werden, was auf einen Engstand dieser Zähne ohne Diastema hindeutet. Auf der linken Maxilla-Seite sind drei Molaren, vier Praemolaren und ein Caninus mit einer halben Zahnkrone erhalten. Alle Molaren beider Seiten

und alle Praemolaren der rechten Seite sind in ausgezeichnetem Zustand. Der P 1 der linken Seite ist im Apex-Bereich der Zahnkrone leicht frakturiert.

Die Zahnformel des Individuums lautet also:

I 1 I 2 C P 1 P 2 P 3 P 4 M 1 M 2 M 3

Die Größe der Zähne unterscheidet sich leicht von denen des *A. parisiensis* und *A. magnus* (Tab. 2). Die Größe des Caninus deutet, wenn man ihn mit dem *A. magnus* vergleicht, auf ein männliches Individuum hin. Die Morphologie der beiden *Adapis*-Species, *A. parisiensis* und *A. magnus*, ist eindeutig hinsichtlich der P 1-Konfiguration von dem vorliegenden Fund unterscheidbar. Sie beruht auf der morphologischen Analyse des rechten ersten Praemolaren.

Evolutionstendenz der Zähne

Im Größenverhältnis wie auch in der Konfiguration der Zähne ist eine evolutive Tendenz von *A. magnus* zu *A. parisiensis* festzustellen. Ebenso gilt dies für das Verhältnis des vorliegenden Fundes zu *A. sudrei*. Dies trifft besonders für die Verkleinerung beim vorliegenden Fund und die vollständige Eliminierung (*A. sudrei*) des ersten Praemolaren (P 1) zu. Während noch ein starker Sexualdimorphismus am Caninus bei diesem Individuum zu erkennen ist, der ihn eindeutig einem männlichen Individuum zuordnet, ist der Caninus bei *A. sudrei* schon sehr klein. Er liegt in der Länge und Breite sogar schon unter den Werten des P 2. Der P 2 des beschriebenen Fundes übertrifft in der Breite die Länge, während es bei *A. sudrei* umgekehrt ist. Beim P 3 des vorliegenden Fundes ist wiederum die Breite größer. Diese Tendenz zeigt sich im Breiten-Längen-Verhältnis in Anpassung an ein kleineres Palatinum und kann bis zum M 3 bei *A. sudrei* beobachtet werden. Vergleicht man das Längen-Breiten-Verhältnis und die Körpergröße bei *A. magnus* und *A. parisiensis* zum beschriebenen Fund und *A. sudrei*, könnte man zum Schluß kommen, daß hier in zwei Evolutionslinien jeweils der eine zum anderen führte. Als den gemeinsamen Vorfahren beider Linien könnte man *A. ruetimeyeri* ansehen.

Chronologische und morphologische Einordnung von *Adapis wegneri*

STEHLIN beschrieb 1912 ein Mandibula-Fragment, welches als Primärfund der Egerkinger-Lokation gilt. Dieses Fragment wurde als *Adapis ruetimeyeri* benannt und dem oberen Lutetien zugeordnet (ca. 43. Mio. Jahre). Von manchen Wissenschaftlern wurde dieses Fragment im Evolutionsablauf dem *Adapis magnus* zugeordnet, von anderen als Bartonien-Mutation angesehen. STEHLIN sieht in ihm weder *A. parisiensis* noch *A. magnus*, weist aber darauf hin, daß es ein drittes *Adapis*-Phylum sein könnte.

Das vorliegende Calvarium könnte nach den erfolgten Untersuchungen dieses dritte *Adapis*-Phylum sein, zwischen *A. ruetimeyeri* und *A. magnus* eingeordnet werden und wäre nach neuerer Bartonium Zeiteinteilung um ca. 5 MYA jünger einzuordnen.

Adapis magnus (*Leptadapis*) ist bisher stratigraphisch wie auch morphologisch dem unteren Ludien zugeordnet worden. Der typische *A. magnus* ist bisher in nur drei Lokationen nachgewiesen worden, nämlich in Quercy und Saint-Hippolyte-de-Caton in Frankreich, sowie Hordwell in England. Es gilt als Leitfossil des unteren Ludien, da aus dem oberen Ludien keine Funde nachgewiesen wurden. Aus Lamandine sind verschiedene Maxilla-Funde auch in der Baseler Sammlung vorhanden, die dem *A. magnus* morphologisch zugeordnet werden können. *A. ruetimeyeri* führt nach Ansicht vieler Experten zu *A. magnus*, der erstere liegt chronologisch wie morphologisch weit vor *A. magnus*, im oberen Lutetien. Es fehlen jedoch Funde, die chronologisch wie auch morphologisch dazwischen liegen, also oberen Lutetien und dem unteren frühen Ludien. Sie

sind somit in das Bartonien einzustufen. Auch wenn die Straten und der Fundort nicht absolut gesichert sind, könnte man doch mit großer Sicherheit morphologisch (R 4-Datierung) den hier beschriebenen *Adapis*-Fund in das Bartonien einstufen, da er eine direkte morphologische Lücke zwischen *A. ruetimeyeri* und *A. magnus*-ähnlichen Funden zu schließen scheint (siehe Skizze).

LANÈQUE untersuchte 1993 eine Serie von *A. magnus* (*Leptadapis magnus*) und *A. parisiensis* Individuen und versuchte anhand von Orbita-Merkmalen einen Unterschied zwischen den beiden Species festzulegen. Er kam zu dem Schluß, daß man nur anhand der Orbita-Breite *A. magnus* (*Leptadapis*) in zwei verschiedene Gruppen einteilen kann. Größere Werte der Interorbital-Breite werden bei einem Vergleich von *A. magnus* zum *A. parisiensis* einer noch primitiveren Gruppe zugeordnet. Das beschriebene Calvarium liegt in seinem Orbita-Durchmesser (21.37 mm zu 20.34 mm bei *A. magnus*), sowie in der Interorbital-Breite (19.65 mm zu 16.80 mm) weit über *A. magnus*. Er ist also anhand dieses Merkmals als Chronospecies diesem zeitlich voranzustellen. Wie LANÈQUE 1993 argumentierte, können zwei Gruppen innerhalb von *Leptadapis* unterschieden werden, allerdings umfassen diese mit *A. parisiensis* einen größeren Komplex innerhalb einer Gattung. Die morphologischen Unterschiede sind einfach nicht groß genug, um hier ein weiteres Splitting vorzunehmen. Die hier aufgeführten morphologischen Unterschiede trennen das neu beschriebene Individuum klar im Species-Bereich von *A. magnus* ab. Noch größer sind die Unterschiede zu *A. parisiensis*. Viele Merkmale weisen allerdings in Richtung *A. sudrei* (GINGERICH 1977; GODINOT 1984).

Schon STEHLIN (1912) weist auf einige Fragmente aus der Baseler Sammlung hin (Q. D. 28, 30–32, 39, 53), die dem gleichen Typus des hier beschriebenen *Adapis* entsprechen könnten. Meine eigenen Untersuchungen dieser Individuen deuten in die gleiche Richtung. Wenn man die extreme Verkleinerung des P 1 bei dem letzterem betrachtet und bedenkt, daß der *A. magnus* als Nachfolger einen größeren P 1 als der beschriebene Fund besitzt, so kann er nicht als direkter Vorfahre von *A. magnus* gelten. Da andererseits *A. sudrei*, der eine Abzweigung von *A. ruetimeyeri* ist und

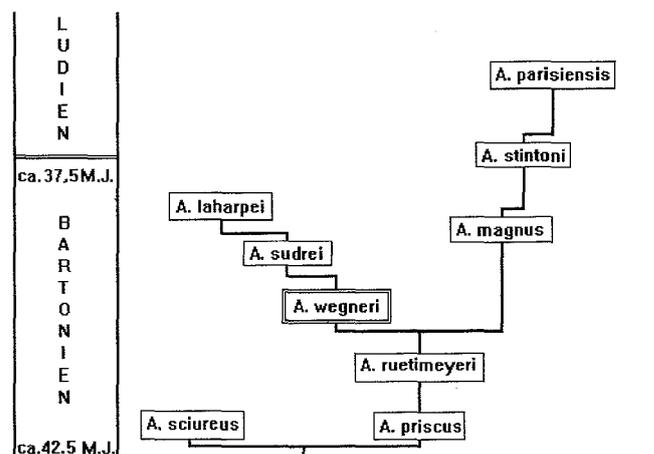


Abb. 2: Stammbaum der Adapidae.

zeitlich auf diesen folgt, einen extrem verkleinerten P 1 besitzt, kann man den neuen *Adapis*-Fund als Zwischenstufe von *A. ruetimeyeri* und *A. sudrei* betrachten (s. Evolutions-Skizze Abb. 2). Ich benenne deshalb diese neue Species der Gattung *Adapis* nach seinem vormaligen Besitzer *A. wegneri*.

Danksagung

Ich möchte der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Unterstützung des Forschungsprojektes DFG-PR 143/12-1 danken.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Dr. R. Protsch von Zieten
 Institut der Anthropologie und Humangenetik
 Johann Wolfgang Goethe-Universität
 Siesmayerstraße 70
 D-60323 Frankfurt/Main

Anmerkung

1 Dissertation Wien, R. Protsch von Zieten, Institut für Paläontologie, Eger, PC 80.

Literatur

- BADA, J. L. & R. PROTSCH VON ZIETEN (1973): The Racemization Reaction of Aspartic Acid and its Use in Dating Fossil Bones. *Pap. Nat. Acad. Sc., Washington D.C., Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 70, 5, 1331–1134.
- CLUTTON-BROCK, T. H., HARVEY, P. H. & B. RUDDER (1977): Sexual Dimorphism, Socioeconomic Sex Ratio, and Body Weight in Primates – *Nature* 269, 797–800.
- DELFORTIE, E. (1873): Un Singe de la Famille des Lémuriens. *Act. Soc. Linn. de Bordeaux* 24, 87–95.
- DEPÉRET, C. (1917): Monographie de la Faune de Mammifères fossils du ludien inférieure d'Euzet-les-bains (Gard). *Ann. Univ. Lyon* 40: 1–290.
- ECKHARDT, R. B. & R. PROTSCH VON ZIETEN (1989): Nasal Bone Shape Polymorphism in Liberian Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*). *Am. J. Phys. Anthrop.* 2, 41.
- ECKHARDT, R. B. & R. PROTSCH VON ZIETEN (1990): Morphological Variations in the Nasal Region of Extant and Fossil Hominids. *Z. Morph. Anthrop.* 78, 2, 211–216.
- ECKHARDT, R. B. & R. PROTSCH VON ZIETEN (1991): Enamel Hypoplasias an Indicator of Developmental Stress in Pongids and Hominids. 60th Ann. Meet. AAPA. – *Am. J. Phys. Anthrop.* 12, 146.
- ECKHARDT, R. B. & R. PROTSCH VON ZIETEN (1992): Apes and Apomorphies: The Anterior Nasal Spine as a Projection of Cladistic Conceptions. *Z. Morph. Anthrop.* 79, 95–101.
- ECKHARDT, R. B. & R. PROTSCH VON ZIETEN (1992): Vertical Enamel Hypoplasias in a Free-Living Population of Liberian Chimpanzees: Variations in Expression and Frequency of Incidence. *J. Paleopath., Monograph. Pub.* 2, 107–114.
- FILHOL, H. (1873): Sur un nouveau Genre de Lémurien fossile récemment découvert dans le Gisements de Phosphate de Chaux du Quercy. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 77, 1111–1112.
- FILHOL, H. (1874): Nouvelles Observations sur les Mammifères des Gisements de Phosphates de Chaux. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 78.
- FILHOL, H. (1877): Description d'une nouvelles Espèce d'*Adapis*. *Bull. Soc. Philomath. (Paris)* 7, 10–12.
- FILHOL, H. (1882): Mémoires sur quelques Mammifères fossiles des Phosphorites du Quercy. *Ann. Soc. Sci. Phys. Nat. (Toulouse)* 5, 19–156.
- FILHOL, H. (1883): Observations relatives au mémoire de M. Cope intitulé: Relation des Horizons renfermant des Débris d'Animaux vertébrés fossiles en Europe et en Amérique. *Ann. Sci. Geol.* 14, 1–51.
- FLEAGLE J. G. (1878): Size Distributions of Living and Fossil Primate Faunas. *Paleobiol.* 4, 67–76.
- FLEAGLE, J. G., KAY, R. F. & E. L. SIMONS (1980): Sexual Dimorphism in Early Anthropoids. *Nature* 287, 328–330.
- FORSYTH-MAJOR C. I. (1893): *Megaladapis madagascariensis*, An Extinct Gigantic Lemuroid & Madagascar; with Remarks on the Associated Fauna, and on its Geological Age. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 185, 15–38.
- FORSYTH-MAJOR C. I. (1901): On Some Characters of the Skull in Lemurs and Monkeys. *Proc. Zool. Soc. London* 1, 129–153.
- GAUDRY, A. (1875): Sur quelques Pièces de Mammifères fossiles qui ont été trouvée dans les Phosphorites du Quercy. *J. Zool.* 4, 518–527.
- GERVAIS, P. (1876): *Zoologie et Paléontologie Générales*. Bertrand (Paris).
- GINGERICH, P. D. (1974): Cranial Anatomy and Evolution of Early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates). Dissertation, Yale University.
- GINGERICH, P. D. (1975): Dentition of *Adapis parisiensis* and the Evolution of Lemuriform Primates. In: I. TATTERSALL & R. SUSSMAN (eds.): *Lemur Biology*. Plenum (New York) 65–80.
- GINGERICH, P. D. (1977): New Species of Eocene Primates and the Phylogeny of European Adapidae. *Folia Primat.* 28, 60–80.
- GINGERICH, P. D. (1977): Dental Variation in Early Eocene *Teilhardina belgica*, with Notes on the Anterior Dentition of Some Early Tarsüformes. *Folia Primat.* 28, 144–153.
- GINGERICH, P. D. & M. J. SCHOENINGER (1979): Patterns of Tooth Size Variability in the Dentition of Primates. *Am. J. Phys. Anthrop.* 51, 457–466.
- GINGERICH, P. D. (1980): Dental and Cranial Adaptations in Eocene Adapidae. *Z. Morph. Anthrop.* 71, 2, 135–142.
- GINGERICH, P. D. (1981): Cranial Morphology and Adaptations in Eocene Adapidae. I. Sexual Dimorphism in *Adapis magnus* and *Adapis parisiensis*. *Am. J. Phys. Anthrop.* 56, 217–234.
- GINGERICH, P. D. & R. D. MARTIN (1981): Cranial Morphology and Adaptations in Eocene Adapidae. II. The Cambridge Skull of *Adapis parisiensis*. *Am. J. Phys. Anthrop.* 56, 235–257.
- GODINOT, M. (1984): Un nouveau Genre témoignant de la Diversité des Adapinés (Primates, Adapidae) à l'Eocène terminal. *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. II*, 299, 1291–1296.
- GRANDIDIER, G. (1905): Recherches sur les Lémuriens disparus et en particulier ceux qui vivaient à Madagascar. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 4e sér. 7, 1–142.
- GREGORY W. K. (1920): On the Structure and Relations of *Notharctus*, an American Eocene Primate. *Mem. Am. Mus. Nat. Hist.* 3, 51–243.
- HARVEY, P. H., KAVANAGY, M. & TH. CLUTTON-BROCK (1978): Sexual Dimorphism in Primate Teeth. *J. Zool. London* 186, 475–485.

- KAY, R. (1975): The Functional Adaptations of Primate Molar Teeth. *Am. J. Phys. Anthrop.* 43, 195–216.
- KAY, R. & M. CARTMILL (1977): Cranial Morphology and Adaptation of *Palaechthon nacimienti* and Other Paromomyidae, with a Description of a New Genus and Species. *J. Hum. Evol.* 6, 19–53.
- KINZEY, W. G. (1972): Canine Teeth of the Monkey *Callicebus moloch*. Lack of Sexual Dimorphism. *Primates* 13, 365–369.
- LANÈQUE, L. (1992): Variation in the Shape of the Palate in *Adapis* (Eocene, Adapiformes) Compared with Living Primates. *Hum. Evol.* 7, 1–16.
- LANÈQUE, L. (1993): Variation of Orbital Features in Adapine Skulls. *J. Hum. Evol.* 25, 287–331, 287–317.
- LEUTENEGGER, W. & J. T. KELLY (1977): Relationship of Sexual Dimorphism in Canine Size and Body Size to Social, Behavioral, and Ecological Correlates in Anthropoid Primates. *Primates* 18, 117–136.
- NEUMAYER, L. (1906): Über das Gehirn von *Adapis parisiensis* Cuv. *Neues Jb. Min. Geol. Paläont.* 2, 100–104.
- OPPENHEIM, St. (1912): Zur Typologie des Primatencraniums. *Z.: Morph. Anthrop.* 14.
- PROTSCH VON ZIETEN, R. & J. L. BADA (1980): Racemization Reaction of Aspartic Acid and its Use in Fossil Bones. In: K. A. KVENVOLDEN (ed.), *Geochemistry of Organic Molecules*, Dowden. Benchmark Papers in Geology, Hutchinson and Ross Pub. (Stroudsburg, Penn.) 52, 325–328.
- PROTSCH VON ZIETEN, R. & R. B. ECKHARDT (1988): –AFThe Frankfurt *Pan troglodytes verus*-Collection: Description and Research Agenda–AE. *Lab. Prim. Newsl.* Vol. 27, No. 4, 13–15.
- RECKE, O. (1907): Über den Nasen-Index. *Corr. Bl. dt. Ges. f. Anthrop.* XXXVIII, No. 7.
- REMANE, A. (1960): Zähne und Gebiß. In: HOFER, SCHULTZ & STARCK (Hrsg.): *Primatologia* 3 (Basel, New York).
- RUTIMEYER, L. (1862): Eocaene Säugetiere aus dem Gebiet des schweizerischen Jura. *Allg. Schweiz. Ges., Neue Denkschr.* 19, 1–98.
- SCHÄFER, U. (1954): Die Anzahl der Foramina infraorbitalia bei Primaten, insbesondere bei Anthropoiden und Mensch. *Z. Morph. Anthrop.* 46.
- SCHLOSSER, M. (1887/88): Die Affen, Lemuren, Chiropteren, etc. des europäischen Tertiärs. *Beitr. Paläont. Österr.-Ung., VI*, 1–162.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1971): Eine unteroligozäne Primatenfauna von Ehrenstein bei UIm. *Mitt. Bay. Staatssammlg. Paläontol. Hist. Geol.* 11, 171–204.
- SCHOENINGER, M. J. (1979): Functional Significance of the Development of a Mesostyle in the Eocene Primates *Pelycodus* and *Notharctus*. *Am. J. Phys. Anthrop.* 44, 204.
- SCHULTZ, A. H. (1954): Die Foramina infraorbitalia der Primaten. *Z. Morph. Anthrop.* 46.
- STEHLIN, H. G. (1912): Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. *Critischer Catalog der Materialien*. Bd. 7, Teil 1: *Adapis*. *Abh. Schweiz. Paläont. Ges.* 38, 1165–1298.
- STEININGER, F., BERNOR, R. & V. FAHLBUSCH (1990): European Neogene Marine / Continental Chronologic Correlation. In: FAHLBUSCH & MEIN (Eds.), *European Neogene Mamrinal Chronology* (New York) Plenum Press 15–46.
- SZALAY, F. S. & E. DELSON (1979): *Evolutionary History of the Primates*. Acad. Press (New York).