documenta

naturae | no. 122

München 1998

DOCUMENTA NATURAE

Nr. 122

1998

ISSN 0723-8428

Herausgeber der Zeitschrift Documenta naturae

Dr. Hans-Joachim Gregor, Palsweiserstraße 5m, D-82140 Olching
Dr. Heinz J. Unger, Nußbaumstraße 13, D-85435 Altenerding

Verlag (Publishing House) Documenta naturae - München (Munich)

Anschrift über den Herausgeber H.-J. Gregor

Die Zeitschrift erscheint in zwangloser Folge mit Themen aus den Gebieten Geologie - Paläontologie (Lagerstättenkunde, Paläobotanik, Stratigraphie usw.), Botanik, Anthropologie, Domestikationsforschung, Vor- und Frühgeschichte u. a.

Die Zeitschrift ist Mitteilungsorgan der Paläobotanisch-Biostratigraphischen Arbeitsgruppe (PBA) im Heimatmuseum Günzburg und im Naturmuseum, Im Thäle 3, D-86152 Augsburg

Die Sonderbände behandeln unterschiedliche Themen aus den Gebieten Kunst, Kochen, Reiseführer oder sind Neuauflagen alter wissenschaftlicher Werke oder spezielle paläontologische Bestimmungsbände für regionale Besonderheiten.

Für die einzelnen Beiträge zeichnen die Autoren verantwortlich, für die Gesamtgestaltung die Herausgeber.

Überweisung des Heftpreises erbeten auf das Konto 1093236 bei der Sparkasse Fürstenfeldbruck (BLZ 700 530 70) - Inh. H.-J. Gregor.

Bestellungen: bei Buchhandlungen und den Herausgebern (s. o.)

Copyright: beim Verlag und den Verlagsleitern.

Gestaltung: Juliane Gregor und Hans-Joachim Gregor

Umschlagbild von Rolf Kohring: Ein Profil der Raibler Schichten und ein Gehirnausguß von Mesohippus als Symbole für die „Paläontologischen Beiträge“

Inhalt

Rolf Kohring & Thomas Schlüter: Sechs biostratonomische Studien von Walter Georg Kühne (1941/42) _____	1
Rolf Kohring: Werkanalyse der paläontologischen Arbeiten von Tilly Edinger _____	7
Frank-Hartmut Brugger & Rolf Kohring: Zur lithofaziellen Entwicklung der Raibler Schichten im Schindlerkar (Lechtaler Alpen, Österreich) _____	41
Rolf Kohring: Schildkröten- und Vogeleischaalen aus dem unteren Miozän (MN4b) von Dolnice (Tschechien) _____	49
Buchbesprechungen von D.H.STORCH und H.-J. GREGOR _____	69

Sechs biostratonomische Studien von Walter Georg Kühne (1941/42)

Rolf Kohring und Thomas Schlüter

1. Einleitung

Im umfangreichen Nachlass von Walter Georg Kühne (1911-1991) fanden sich - neben vielen unveröffentlichten Manuskripten (cf. Kohring und Schlüter 1997) - auch zahlreiche, oft unzusammenhängende Fragmente von praktischen Arbeiten aus den 40er Jahren, systematische, taphonomische und andere Fragen betreffend. Gewöhnlich lagen diese Informationen in Gestalt engbeschriebener Zettel vor. In einem kleinen Konvolut von etwa 20 Bögen fanden sich darunter auch Angaben zum Thema Biostratonomie, in denen der Einfluß seines Lehrers Johannes Weigelt deutlich wird. W.G. Kühne wirft darin Fragen auf, notierte Besonderheiten, und skizzierte Beobachtungen vor allem taphonomischer Natur.

Diese Zettelsammlung stammt aus den Jahren 1941 und 1942, also jener Zeit, in der er in England auf der Insel Man („Y-Camp“) interniert war. Damit beschäftigt, das Material seiner künftigen Doktorarbeit über *Oligokyphus* zu präparieren und zu untersuchen, fand er auch Zeit, sich mit taphonomischen Fragen zu beschäftigen. Er schien neben aktualistischen Strandbeobachtungen auch gezielt eigene Versuche über den Zerfall von Wirbeltierleichen unternommen zu haben, deren Verlauf er sorgfältig notierte. Seine Beobachtungen sind bisweilen mit einem Datum versehen, oft finden sich noch Jahre später thematische Ergänzungen, die bezeugen, daß diese Blattsammlung auch langfristig im Gebrauch war und als Datensammlung zur Verfügung stand.

2. Sechs biostratonomische Studien von W.G.Kühne

Thema zur Biostratonomie:

Frassspuren von Raubtieren an Knochen sind altbekannt, doch dürfte unbekannt sein

a) welche Art Spuren an b) welcher Art Knochen bestimmte Raubtiere, -vögel und Reptilien hinterlassen.-

Es lohnt sich daher an rezentem Material zu untersuchen:

welche Beutetiere bzw. Teile derselben werden von

a) bestimmten Fleischfressern verspeist, und welche

b) Art von spezifischen Spuren hinterlassen dieselben auf den Hartteilen.

-- a) wie sieht die Speisekarte von Falke, Rabe, Habicht, Marder, Dachs, Schakal, Tiger, Löwe, Otter, Krokodil, Phyton (sic!) aus, a') wo werden die Reste abgelagert - im Bau, unterm Nest, als Gewöll an Rastorten, im Wasser, am Todesort des Beutetieres.

b) welches sind die spezifischen Spuren der Räuber am Knochen des Beutetieres: haben Raubtiere bestimmte und einwandfrei unterscheidbare Modi der Knochenzerbrechung ?

Diese Resultate wären für die Ausdeutung fossiler Knochen und Bonebeds unschätzbar.

Versuch A	Versuch zur Biostratonomie	4. I. 42
Knochen, Rattus norvegicus werden mit kantengerundeten Steinen von 3-9 cm Länge in einer Blechbüchse die voll H ₂ O geschüttelt		
Material: Hum Tib Fib Fem Rad Ul 4 Rippen, 2 Metapod. 2 Phal. 2 Wirbel, 1 U.Kiefer		
1) nach kräftigem Drehen und Schütteln <u>ca 2 min.</u> 2 Rippen zerbrochen 1 Phal. zerbrochen von 1 Wirbel beide Epiphysen gelöst.		
2) nach 7': <u>Fem</u> : Condyl.- und Tibiale Epiphyse haben sich gelöst, 37.5 m, Kanten der Ablösungsflächen gerundet. Cristae angeschliffen. Tibiale Epiph. noch tadellos erhalten, dito condylare Epiph.- <u>Tibia</u> : 41 mm femurale Epiphyse abgelöst, diese an den proximalen Kanten stark abgerollt. Schaft: leichte Kantenrundung. Prox. Fibulateil abgebrochen, distale Bruchfl. dieses langsplittterig prox. Kontaktfl. mit Tibia: aufgesplittert. <u>Hum</u> : 30.5 nichts abgelöst oder abgebrochen. <u>Rad</u> : 25.5 " " " " <u>Ulna</u> Dicht unterm Gelenk - für Hum. abgebrochen, schräge Fraktur. Reststück 22.5. Olecranon aussen abgebrochen. <u>Rippen</u> keine hat standgehalten, die Schäfte von dreien sind longitu. aufgespalten, die Splitter zerschissen 2 prox. Teile noch am Schaft. 2 prox. dicht hinter Gelenkflächen abgebrochen. <u>Metap.</u> keine Abnutzung Dito 2 Phal. Dito Ungu. Phal., Reste 1 Phal. nicht mehr zu finden. <u>Wirbel</u> : Fortsätze und Spina dorsalis stark abgerollt, blättrige splitttrige Struktur ähnlich der der W. <u>Mandibel</u> : Incisive abgebrochen mit schrägem unregelmässigem Bruch. Usurfacettenkante mehrere male muschelrig abgebrochen. Vom Coronoid Teil weg. Dito Angul. proc.		
3) nach 24stündiger Incision der Knochen in H ₂ O, sehr heftiges Schütteln und Schlagen. <u>Fem</u> : 3 grosse Stücke übrig. Distalende 17 m. Proxteil 17 m. Die Epiphyse am Troch. major noch in situ. Distale Epiphyse gerundet aber gut erhalten. Condylare Epiphyse in 2 Stücke zerbrochen. <u>Tibia</u> : 40 m. distaler Fibulateil abgebrochen. Proxende stark abgerollt. Distalende gut erhalten. Feine Kanten am Schaft sind verschwunden. Prox. Epiphysen an den Kanten stark abgerollt. <u>Hum</u> : 27 m. Proxim. Epiphyse abgelöst, eine gut erhalten. Spongiöse Teil unter proxim. Epiphyse gebrochen, Kante der prominenten Peltorakrista geöffnet. Distal Ende gut erhalten. <u>Rad</u> : 20 m. grosses Stück vom Distalen Schaft abgebrochen. <u>Ulna</u> : Reststück 19 m. jetzt distal Ende splittterig abgebrochen. <u>Rippen</u> : Keine Rippe oder ein Teil derselben übrig. <u>Metap</u> : 1 ganz. 1 in Schaftmitte zerbrochen. <u>Phal</u> : in Schaftmitte angebrochen, 1 distal Teil abgebrochen. <u>Ung Phal</u> : 1 noch tadellos erhalten. <u>Mandibel</u> : nur kümmerliche Fragmente von Zähnen erhalten. Länge: Inc.spitze bis Condylende 35 mm, der grösste Teil ist nur 12 mm lang, besteht aus Condyl (aber abgebrochen + Coronoid und wenig davon. <u>Wirbel</u> : nichts mehr übrig.		

Versuch C Biostratonomie

Schwimmversuch

Knochen von Felis dom wurden in Wasser mazeriert, getrocknet und nach 1 Jahr in Wasser gelegt.

es zeigt sich folgendes beim Eintauchen

An der Wasseroberfl. schwimmt: prox. Rückenwirbel 1)

gerade noch frei schwimmt distaler " 2)

Aufrecht am Grunde steht:

2 lange Rippen	Capit. oben	]—	liegt aufrecht !	]— 3)
1 kurze "	" " "		(gibt Luftblasen ab)	
Humerus prox Ende	"	" " "		
Pelvis Ilium	"	" " "		
Atlas	-----	]	liegt aufrecht !	

leicht auf dem Grunde liegt:

Scapula

1 kurze Rippe

Patella

Schwer auf dem Grunde liegen:

Tibia, Metapod. + Phalangen, Rad. Ulna, Unterkiefer, Zähne.

2. II 42

Ein Hund am Strande

Andere berichten: lag vor 14 Tagen mit ganzem Fell am Strande

31. I 42: liegt hoch auf den Geröllen dicht am Bollwerk

2. II 42: liegt in einer Tangrolle, ± verborgen.

Fell nur noch am Becken vorhanden + Schwanz

es fehlen beide Vorderfüsse, alle Incisiven, ein Jochbogen, Nasale

Ich löse je eine Extremität zum Skelettieren.

vom Hinterfuss fehlen diverse Phalangen.

Falsche Rippen sind von Sternalrippe gelöst. Unterkieferäste an der Symphyse getrennt. U-Kiefer und Schädel frei vom Fleisch sowie der restliche Unterarm.

7. II 42: Hund nicht wiedergefunden.

V 42

Eigene Beobachtung: Schafsknochen stehen in grosser Menge in einem unabgeschlossenen Hof zahlreichen grossen u. kleinen Hunden zur Verfügung. Die Extremitäten werden nie zerbissen, nur die spongiösen Teile wenig „benagt“, dagegen werden alle Wirbel restlos verzehrt.

Innerhalb 14 Tagen fallen alle Zähne eines Hundes aus.

Strand, Spaldrik Bay

11 X 43

Problem Biostratonomy

lass eine Katze in einem grösseren Tank voll Wasser mazerieren und bewege das Wasser ständig und mässig.

Registrierte die allmähliche Auflösung des Skelettes.

Registrierte die Reihenfolge in der sich an Gelenken Knochen voneinander trennen.

—
In Stonesfield nur Unterkiefer !

ist es gewiss das der Rest der Stonesfield Säugerfauna weiter seewärts sedimentiert wurde ?

Geier und ihre Menschenkost

Heim, A. 'Minya Gongkar' p9/83

In Tibet werden Menschenleichen den Geiern vorgeworfen als Bestattung.

Mit grossem Messer wird Leiche vorgeschritten

ca 30 Aasgeier verzehren in 10 Minuten Leiche.

übrig bleibt: Schädel
 Teil der Wirbelsäule
 Becken
 Femora

„Alles übrige wird verschluckt. Denn die Geier verdauen bekanntlich auch die Knochen“.

3. Diskussion

Alle gesammelten Beobachtungen mögen seinerzeit die Vorstellungswelt von Kühne hinsichtlich des taphonomischen Verhaltens von Wirbeltieren beeinflusst haben. In seine Arbeit über *Oligokyphus* sind sie zwar eingegangen, ohne aber als solche kenntlich gemacht worden zu sein. Wenn Kühne beispielsweise in seiner Doktorarbeit (1949) im Kapitel „Biostratonomy“ von Frakturen an den Knochen berichtet und ihre mögliche Entstehung diskutiert, dann ergeben sich sehr deutliche Verbindungen zu seinen notierten Rezentbeobachtungen. Art und Vorgehensweise dieser biostratonomischen Beobachtungen Walter Georg Kühnes erinnern auffällig an die Arbeitsweise seines Lehrers Weigelt und dessen Buch „Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung“ (1927). Wie dieser hat auch Kühne -fast ohne jede Wertung- zunächst nur Fakten notiert. Solche Daten konnten sich aus (wohl zufälligen) Beobachtungen am Strand oder aus anderen Gelegenheiten ergeben. Über Weigelt weit hinausgehend sind jedoch die aktualistischen Versuche, in denen Kühne Zerfallsreihen an Wirbeltierleichen experimentell überprüft hat. Die erhaltenen Notizen sind rare Dokumente aus einer Zeit, in der die Lehre von der Biostratonomie, etwas mehr als 10 Jahre nach Weigelts Buch, gerade erst im Entstehen war. Der Begriff Taphonomie („Grabeskunde“) wurde von Efremov sogar erst 1940 geprägt! Schon vorher und auch noch über viele Jahre hinaus waren es lediglich die von der Natur vorgegeben Vorgänge und Prozesse, die beobachtet, notiert und für paläontologische Fragestellungen genutzt wurden (Weigelt 1927 & 1930, Drevermann 1931, Peters 1932, Mädler 1938, Gunter 1941, Falke 1950, Behre 1956). Erste experimentelle Ansätze in der Taphonomie scheinen dann zunächst auf Invertebraten beschränkt gewesen zu sein (Menard & Bougot 1951, Johnson 1957). Erst sehr viel später wurden experimentell taphonomische Versuche an Wirbeltierleichen durchgeführt (Hill 1979, Wuttke 1983).

Mit seinen Versuchsreihen an Wirbeltierleichen, in denen die Beobachtungen aus der Natur gezielt ergänzt werden sollten, wirkt der damals 30jährige Kühne aus heutiger Sicht außerordentlich revolutionär und richtungsweisend. Berücksichtigt man, wie sehr es an aktualistisch-taphonomischen Versuchsdaten selbst gut ein halbes Jahrhundert später noch mangelt, dann ist es umso bedauerlicher, daß Kühne, wie so oft bei ihm, seine Aufmerksamkeit rasch anderen Fragen zuwandte. Er hätte leicht zu einem der Begründer der experimentellen Taphonomie werden können.

4. Literatur

- Behre, A. (1956): Natürliche Mumifizierung.- Naturwiss. Rundschau, **9**: 175-180; Stuttgart
- Drevermann, F. (1931): Massensterben von Walen.- Natur und Museum, **61**: 377-382; Frankfurt/Main.
- Efremov, J.A. (1940): Taphonomy: a new branch of the geology.- Pan.-Amer. Geol., **74**: 81-93.
- Falke, H. (1950): Das Fischsterben in der Bucht von Conception (Mittelchile).- Senckenbergiana, **31**: 57-77; Frankfurt/Main.
- Gunter, G. (1941): Death of fishes due to cold on the Texas coast, January 1940.- Ecology, **22**: 203-208; Brooklyn.
- Hill, A. (1979): Disarticulation and scattering of mammal skeletons.- Paleobiology, **5**: 261-274; Columbus.
- Johnson, R.G. (1957): Experiments on the burial of shells.- J. Geol., **65**: 527-535; Chicago.
- Kohring, R. & Schlüter, Th. (Hrsg.) (1997): "Quo vadis, Paläontologie ? Paläontologische Essays 1943-1990 von Walter Georg Kühne".- Documenta naturae, **113**: 1-127; München.
- Kühne, W.G. (1949): The Tritylodontid Reptile *Oligokyphus*.- Inaugural-Dissertation an der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn, 1-112, 19 Plates, 33 Figs.; Bonn.
- Mädler, K. (1938): Eine natürliche Katzenmumie.- Natur und Volk, **68**: 574-576, Frankfurt/Main.
- Menard, H.W. & Bougot, A.J. (1951): Experiments on the movements of shells by water.- Amer. J. Sci., **249**: 131-151.
- Peters, N. (1932): Einige bemerkenswerte Fälle natürlicher Mumifikation bei Säugetieren.- Zool. Garten, N.F., **5**: 15-33; Leipzig.
- Weigelt, J. (1927): Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung.- XVI + 227 S., 28 Abb., 37 Taf.; (Max Weg) Leipzig.
- Weigelt, J. (1930): Vom Sterben der Wirbeltiere.- Nova Acta Leopoldina, **6**: 281-340; Leipzig.
- Wuttke, M. (1983): Aktuopaläontologische Studien über den Zerfall von Wirbeltieren. Teil I: Anura.- Senckenbergiana lethaea, **64**: 529-560; Frankfurt/Main.

Werkanalyse der paläontologischen Arbeiten von Tilly Edinger

(mit 8 Abbildungen)

Rolf Kohring

Zusammenfassung: In der vorliegenden Arbeit wird das paläontologische Werk von Tilly Edinger (1897-1967) dargestellt. Als ihre wichtigste Leistung kann die Begründung der modernen vergleichenden Paläoneurologie („Die fossilen Gehirne“ 1929) gelten, in der sie von 1921 an bis zum ihrem Tode arbeitete. Neben der reinen Beschreibung fossiler Gehirne untersuchte sie phylogenetische Reihen einiger Tiergruppen (Sirenia, Equidae). Spezielle Diskussionen ergaben sich hinsichtlich der Fragen angeblicher Gesetzmäßigkeiten in der Gehirnevolution (seit O. Marsh, die sie ‚Anthropozentrische Fehlkonzeptionen‘ bezeichnete), des Verhaltensrepertoires fossiler Tiere, der Paläoendokrinologie und der nicht-korrelierten Evolution. Weiterhin arbeitete T. Edinger über pathologische Fischknochen, Konkrementsteine, Skleralringe sowie an Biographien und Bibliographien. Die Bedeutung von T. Edinger für die Society of Vertebrate Paleontology wird kurz dargestellt, drei ihrer Vorträge auf den Jahresversammlungen der SVP sind angefügt.

Abstract: In the present paper the scientific work of Tilly Edinger (1897-1967) is discussed. Her major work is related to the foundation of modern paleoneurology („Die fossilen Gehirne“ 1929) to which she contributed many papers. Beside the descriptions of fossil brains she analysed phylogenetic lineages, discussed so-called „Laws of brain evolution“ (by Othniel Marsh) (which she described as „Anthropocentric misconceptions“), and aspects of paleo-endocrinology, behaviour of fossil animals due to their brain organization and non-correlated evolution. Additionally she worked on pathological fish bones, calculi, and scleral rings as well as biographies and bibliographies. Her role in the Society of Vertebrate Paleontology is discussed briefly, three of her talks during the annual meetings of the SVP are presented.

Anschrift des Autors: Institut für Paläontologie, Freie Universität Berlin, Malteserstraße 74-100, Haus D, 12249 Berlin.

1. Einleitung

Tilly Edinger (1897-1967, cf. Kohring 1997, Kreft & Kohring 1997, Seyfarth & Buchholtz 1997) hatte sich schon früh im Verlaufe ihres Studiums für die Wirbeltierpaläontologie entschieden und auch über ein entsprechendes Thema promoviert (Edinger 1921: Über *Nothosaurus*). Im Rahmen dieser Arbeit wurde sie mit einem Schädelausguss konfrontiert, der, obgleich nur mäßig erhalten, einiges über die Gehirnorganisation dieses marinen Reptils aussagen konnte. Die Möglichkeiten, solche fossilen Steinkerne mit den rezenten Gehirnen in der Sammlung ihres Vaters Ludwig Edinger (Neurologisches Institut, Frankfurt/Main = Edinger-Institut) anatomisch zu vergleichen, ermutigte Tilly Edinger, sich dieser bis dahin nur gelegentlich betriebenen Disziplin zu widmen. Sie wurde damit zur Begründerin einer modernen vergleichenden Paläoneurologie, mit der ihr Name seitdem untrennbar verbunden ist.

Obgleich die Gehirne von Wirbeltieren grundsätzlich nicht fossil überlieferungsfähig ist, kann feinkörniges Sediment, das über verschiedene Öffnungen in die Schädelhöhle eindringt, diese so ausfüllen, daß es im verfestigten Zustand als Steinkern das ehemalige Gehirn verblüffend genau nachzeichnet. Diese Gehirnausgüsse sind zwar im wahrsten Sinne des Wortes nur "oberflächlich" zu untersuchen, die Morphologie des ehemaligen Gehirnes, Dimensionen, Organisation und prinzipieller Aufbau sowie - damit verbunden - bestimmte Verhaltensweisen lassen sich aber bisweilen erstaunlich genau rekonstruieren. Tilly Edinger widersprach stets der Auffassung, "es ließen sich aus der heute lebenden Reihe der

Wirbeltiere, vom niedersten bis zum höchsten, die Wege der Stammesgeschichte erkennen" (Edinger 1949). Schließlich sind auch die heute lebenden Formen lediglich Ergebnisse der Evolution, hervorgegangen aus gemeinsamen Vorfahren mit sich entwickelnden Gehirnen. Die beiden von ihr untersuchten phylogenetischen Reihen (Seekühe, 1933d und Pferde, 1948) unterstützten ihre Vorstellungen, daß beide Abfolgen aus den heute noch lebenden Formen allein nicht rekonstruierbar gewesen wären. Deshalb war ihr die Paläoneurologie so wichtig, deshalb auch ihre große Aktivität, ihre ständige Suche nach neuem, bislang unbekanntem oder unbeachtet gebliebenem Material. Ihr Eifer brachte ihr im Laufe ihres Lebens entsprechend große Erfolge auf dem von ihr begründeten Gebiet der Paläoneurologie ein. Daneben hat sie sich aber auch mit zahlreichen anderen Themen auseinandergesetzt, die oft, wie auch ihr Hauptthema, einen etwas exotisch anmutenden Charakter aufweisen, beispielsweise pathologische Fischknochen („Tilly Bones“), Skleralring-Entwicklung und biographische Arbeiten. Dieses etwas eklektizistische Spektrum der paläontologischen Arbeiten von Tilly Edinger soll in der vorliegenden Werkanalyse dargestellt werden.

2. Paläoneurologie

2.1. Von Cuvier bis Pompeckj - Paläoneurologische Arbeiten vor Tilly Edinger

Der berühmte Pariser Naturwissenschaftler, Baron Georges de Cuvier (1769-1832), der als Vater der Wirbeltierpaläontologie gilt, hatte 1804 in Paris den natürlichen Schädelausguss eines fossilen Pferdes (*Palaeotherium medium*) entdeckt. Da an diesem Stück u.a. die Medulla oblongata (das Nachhirn) hervorragend abgeformt war, hat er es konsequent als „fossiles Gehirn“ erkannt und entsprechend beschrieben. Tilly Edinger (1975) hat darauf hingewiesen, daß 1804 damit zwar das Geburtsdatum der Paläoneurologie sei, die Beschreibung des Gehirns eines ausgestorbenen Tieres aber schon früher erfolgte, nämlich bereits 1753 durch G.W. Steller, der noch das Gehirn der später nach ihm benannten und inzwischen ausgestorbenen Steller'schen Seekuh (*Rhytina gigas*) untersuchen konnte. Mit der genannten Arbeit wurde Cuvier auch zum Begründer der Paläoneurologie, obgleich dieser Begriff noch nicht benutzt wurde. Erst seit den 70er Jahren des 19. Jahrhunderts wurden in Europa und Nordamerika in beträchtlicher Stückzahl sogenannte „fossile Gehirne“ gefunden und gesammelt. In Nordamerika waren es vor allem die beiden verfeindeten Kontrahenten Edward D. Cope (27 Arbeiten) und Othniel C. Marsh (53 Arbeiten), die in ihren Werken auch paläoneurologische Aspekte aufgriffen. Dabei war es vor allem Marsh, der - ungeachtet aller polemischen Bemerkungen gegenüber Cope - glaubte, in der phylogenetischen Entwicklung einiger Säugetiergruppen Gesetzmäßigkeiten zu erkennen, die Erfolg und Mißerfolg ganzer Großgruppen mit der Größe des Gehirns korrelierten. Tilly Edinger hat sich später vor allem mit diesen, wie sie es nannte, „Anthropozentrischen Fehlkonzeptionen“, sehr kritisch auseinandergesetzt.

Oft beschrieben Autoren fossile Gehirne, wenn solche besonders gut erhalten oder von wohlbekannten Gattungen stammten. So hatte Andrews (1897) ein fossil Gehirn von *Iguanodon* beschrieben und Brandt (z.B. 1873) stellte in mehreren Arbeiten die Schädelausgüsse verschiedener fossiler Tiergruppen (Seekühe, Wale, niedere Fische) dar. Aus den Phosphoriten von Quercy beschrieb und illustrierte Filhol (z.B. 1888) einige fossile Säugetiergehirne. Weitere Autoren mit gelegentlichen Arbeiten paläoneurologischen Inhaltes waren in England S.J. Mackie, H.G. Seeley, B. Spencer, R. Owen und D.M.S. Watson (seit 1911), in Frankreich P. Gratiolet, E. Lartet, A. Gaudry, G. Pouchet, P. Gervais und V. Lemoine, in der Schweiz H. Studer (Zitate cf. Edinger 1975)

Auch in Deutschland waren in dieser Zeit einige paläoneurologische Arbeiten erschienen. Nennenswerte Autoren sind Hermann v. Meyer (schon 1865) sowie E. Koken, F. Broili und R. Wiedersheim. Die erfolgreichen Expeditionen des Berliner Naturkundemuseums nach Tendaguru im damaligen Deutsch-Ostafrika führten zu einigen wichtigen Arbeiten, war hier doch in oberjurassischen Ablagerungen wohlerhaltenes Dinosauriermaterial entdeckt worden, in dem Schädelausgüsse vorhanden waren. W. Branca (1914) setzte sich dabei mit dem sogenannten Sakralgehirn auseinander, E. Hennig (1916) bildete einen Schädelausguss von *Kentrurosarus* ab, und J.F. Pompeckj (1920, 1921) ging der Frage nach, ob Dinosaurier ein Parietalforamen besaßen.

Abb. 2: Einige Aspekte zu ihren paläoneurologischen Arbeiten aus den 20er und 30er Jahren.

Oben: Der Flugsaurier *Scaphognathus* besaß ein 25 mm langes Gehirn, das durch seine olfaktorischen Loben, vor allem aber durch die bis zur Himnbasis reichenden optischen Loben wie bei rezenten Vögeln entwickelt ist. **a:** Ansicht von links, **b:** von oben (Edinger 1927a).

Unten: Das Gehirn von *Chilotherium* aus dem Miozän besitzt im Gegensatz zum heutigen *Rhinoceros* einen breiteren Frontallobus („ein mutmasslich bedeutsamer Sitz von Intelligenz“), so daß T. Edinger (1937) seine nachfolgende Reduktion in der Stammesgeschichte annimmt; es entspricht aber insgesamt bereits dem Gehirn moderner Rhinocerotidae.

Fig. 3 a. Dasselbe wie Fig. 1 a, von rechts. Fig. 3 b. *Rhinoceros sondaicus* DESM. Linke Schädelhälfte von innen, stark verkleinert; nach PAULLI.

Tilly Edinger begann nach Abschluß ihrer Doktorarbeit, fossile Gehirne zu untersuchen und mit relevantem Rezentmaterial zu vergleichen. Ab 1926 eröffnete sie einen Reigen fundierter Abhandlungen zu diesem Thema, nachdem sie bereits 1925 in einem kurzen (übrigens anonym veröffentlichten, nämlich mit „Y“ unterzeichneten) Artikel erstmals den Fachbegriff Paläoneurologie verwendete (Edinger 1925a). Eine erste monographische Darstellung der paläoneurologischen Methoden und Forschungsergebnisse lieferte sie 1929 mit dem umfangreichen Buch „Die fossilen Gehirne“ (Abb. 1). C.U.Ariens Kappers stellte in einer Buchbesprechung fest: „Dr Edinger's work is the most authoritative treatise on a subject she has made her own. I know of no other work which gives the literature relating to Paleoneurology so completely or so accurately. By publishing this work Dr Edinger has rendered a great service to science and has honoured the name she bears.“ (Kappers 1930).

Ihre paläoneurologischen Arbeiten behandelten endokraniale Ausgüsse von Reptilien (*Nothosaurus*, *Mixosaurus*, *Placodus*), fliegenden Wirbeltiere (Fledermäuse, Pterosaurier, *Archaeopteryx*) und einigen Säugetieren (Abb. 2). Mit ihrer Arbeit über die Sirenia (Edinger 1933d) versuchte sie erfolgreich erstmalig nicht nur fossile Gehirne einer definierten Tiergruppe zusammenfassend darzustellen, sondern darüber hinaus auch eine echte phylogenetische Entwicklungsreihe durch die Zeit nachzuzeichnen. Da die Evolution des Gehirn der Sirenia nur wenige Änderungen erfuhr, konnte Tilly Edinger in einem Brief an

Friedrich von Huene noch bescheiden feststellen, daß an diesen Gehirnen nicht viel zu beschreiben sei.

Nach ihrer Auswanderung in die USA konnte sie am Beispiel der Pferdeevolution eine ähnlich vollständige Reihe bearbeiten (Edinger 1948), die jedoch eine weitaus reichere Entwicklung mit vielen Modifikationen bot. Dabei zeigte sich, daß die Evolution der Equidae nicht geradlinig verlaufen ist: beispielsweise nahm die Hirngröße nicht relativ zur Körpergröße zu, ließ sich vermehrte corticale Furchung feststellen, nahm die Komplexität von Klein- und Großhirn zu. Auch konnte sie die Position wichtiger Strukturen (z.B. Fissura rhinalis an der Grenze Palaeocortex und Neocortex) und deren sukzessive Lageveränderung feststellen. Die unabhängig voneinander verlaufenden Wachstumsgeschwindigkeiten von Gehirn und Skelett hat Tilly Edinger später „Prinzip der Nichtkorrelation“ genannt.

Mit den genannten Untersuchungen konnte Tilly Edinger die Paläoneurologie qualitativ auf eine völlig neue Stufe stellen und sie von dem durch Zufallsarbeiten geprägten Bild hin zu einer modernen Forschungsdisziplin führen. Aus der belanglosen Spielerei war eine seriöse Wissenschaft geworden. Im Verlaufe ihrer jahrzehntelangen Arbeiten haben sich eine Reihe von speziellen Diskussionen ergeben, die in den folgenden Kapiteln kurz vorgestellt werden sollen.

2.3. „Gesetze der Gehirnevolution“ ? - „Anthropozentrische Fehlkonzepte“ !

Othniel Marsh hatte seit 1874 („Small size of the brain in Tertiary mammals“) auch natürliche Schädelausgüsse verschiedener fossiler Tiergruppen in seine Untersuchungen miteinbezogen. Er schlußfolgerte aus seinen Ergebnissen einige „Gesetzmäßigkeiten“, die überaus populär wurden, weil sie den evolutiven Erfolg oder aber das Aussterben vieler Wirbeltiergruppen zu erklären schienen. In ihrer ersten Publikation hatte T. Edinger noch die Gesetze der Gehirnevolution von Marsh akzeptiert.: „Wenn daraus ein Schluß auf geistige Funktionen erlaubt ist, so stand *Nothosaurus* weit unter den übrigen Reptilien der frühen Vorzeit und war im Nachteil gegenüber den Zeitgenossen: - nach Marsh's Regeln zum Aussterben verurteilt... Das kleine Mittelhirn läßt auf schlecht entwickelte Seitenaugen schließen, während das Scheitelauge relativ groß war“ (Edinger 1921).

Einige unterlaufende Fehler, aber wohl auch diese unkritische Übernahme der Marsh'schen Ideen war vielleicht ein Grund, warum sie die Arbeit später „one of the most idiotic papers in paleoneurology“ nannte. Später stand sie jedenfalls infolge ihrer eigenen Studien diesen Äußerungen von Othniel Marsh sehr kritisch gegenüber. Sie nannte solche Vorstellungen „Anthropozentrische Fehlkonzepte“ (Edinger 1960). Solche sind für sie Interpretationsansätze, das Überleben oder Aussterben von Wirbeltieren mit der Gehirngröße zu korrelieren, nur weil es doch bei den Primaten (sprich *Homo sapiens*) offenbar genau so verlaufen war. Mit einigen einfachen Beispielen demonstrierte sie, daß die Gehirnevolution keineswegs direkt mit evolutivem Erfolg oder Mißerfolg zu tun haben muß (Edinger 1960).

1. Seekühe und Elefanten sind, trotz recht unterschiedlichem Habitus, nahe miteinander verwandt, und ihre Gehirne, soweit dies bekannt ist, ähnelten sich im Eozän noch recht stark. Die sekundäre Anpassung an das aquatische Milieu hat bei den Seekühen zwar zu einer Reduzierung der olfaktorischen Sinne (und damit des Riechvermögens) geführt, was sich auch im Gehirn widerspiegelt. Die Gehirne einer eozänen und einer modernen Seekuh sehen sich aber ansonsten noch sehr ähnlich, eine Vergrößerung hat kaum stattgefunden. Elefanten haben jedoch eine intensive Weiterentwicklung durchgemacht, vor allem die Frontal- und Temporalloben sind stark erweitert (Abb. 3). Dennoch sind beide Gruppen heute erfolgreich, haben in jeweils zwei Gattungen überlebt, die Sirenen sind heute sogar weiter verbreitet als die Elefanten.

2. Opossums sind in Nordamerika im mittleren Tertiär ausgestorben und später von Südamerika her wieder eingewandert, aber die Gehirne der rezenten Arten sind noch vollkommen identisch denen der eozänen Formen. Keine Weiterentwicklung hat stattgefunden, und dennoch sind Opossums heute noch immer erfolgreiche und weitverbreitete Tiere.

Fig. 2. Endocranial casts of Eocene and Recent seacows (a: *Eotheroides*, after Owen 1870; b: dugong), and Eocene and Pleistocene proboscidians (c: *Moeritherium*, Yale Peabody Museum 11910; d: mastodon, Mus. Comp. Zool. 11107). a-c $\times \frac{1}{2}$, d $\times \frac{1}{4}$.

Abb. 3: Die nah miteinander verwandten Sirenia (Seekühe: links, 2a: *Eotheroides*, 2b: Dugong) und Proboscidier (Elefanten: rechts, 2c: *Moeritherium*, 2d: *Mastodon*) besaßen im Eozän (untere Reihe) noch recht ähnliche Gehirne. Während bei den Seekühen eine Entwicklung im Gehirn kaum stattfand, fällt bei den Elefanten eine große Zunahme z.B. der Temporalloben auf (obere Reihe), was Tilly Edinger mit der großen „Memory Capacity“ dieser Tiere in Zusammenhang brachte. Diese Entwicklung widersprach der Marsh'schen Vorstellung, wonach „There was a gradual increase in the size of the brain during this period“ (Fig. 2a-d aus Edinger 1960).

3. Schließlich ist von vielen Autoren, zunächst wieder von Marsh (seit 1880 in vielen Arbeiten) die Behauptung aufgestellt worden, das Aussterben der Dinosaurier könne nur mit deren angeblich relativ zur Körpergröße winzigen Gehirnen zusammenhängen. In der Trivialliteratur wird diese Behauptung (das Gehirn eines Dinosauriers sei so groß wie eine Walnuß) bis heute mitgetragen. Tilly Edinger (1960) stellte in einem aktualistischen Beispiel fest, daß bei modernen Schlangen („reptiles far from extinct“) die Gehirne ebenfalls außerordentlich klein zur Körpergröße sind. Außerdem gelte: „The smaller the snake, the larger is its relative brain size“.

Vielen Autoritäten auf dem Gebiete der Gehirnforschung (selbst Sir G. Elliot Smith, 1871-1937) mußte sie den Vorwurf machen, daß deren darwinistisches Weltbild einer ständigen „Höher- und Weiterentwicklung“ notwendigerweise zur Annahme führte, Gehirne müßten, wie es Marsh behauptet hatte, früher stets kleiner gewesen sein, obwohl sich das aus dem Fossilbefund nicht ableiten läßt. Die angeblichen „Gesetzmäßigkeiten“, die O.C. Marsh über viele Jahre hinweg (vergl. Edinger 1975) aufgestellt hatte, ließen sich zusammenfassen in „A general law of brain growth“. Es beinhaltete folgende Gedankengänge:

1. „All Tertiary mammals had small brains“. Zunächst kritisierte T. Edinger diese Aussage, weil diese alle tertiären Säugetiere subsummiert, deren Körper- und Gehirngrößen aber größtenteils gar nicht bekannt sind. Außerdem konnte sie zeigen (siehe Beispiel Opossum), daß gerade bei vielen heute lebenden Formen keineswegs eine Größenzunahme des Gehirns gegenüber ihren tertiären Vorfahren zu verzeichnen ist.

2. „There was a gradual increase in the size of the brain during this period“. Auch diese Aussage, mit der ersten verknüpft, kollidiert mit den tatsächlichen Gehirngrößen moderner und fossiler Tiere. Zudem kritisierte Tilly Edinger, daß unklar bleibt, ob mit „small brains“ lediglich klein relativ zur Schädelgröße oder zur Körpergröße gemeint sind. Aus Marsh's Arbeiten geht das nicht hervor. Darüber hinaus illustrierte er moderne Gehirne unterschiedlicher Größe auf einer Tafel in einem Arrangement, das glauben macht, die

(heute lebenden) großen Formen mit großen Gehirnen stammten von (heute lebenden) kleinen Tieren mit kleinen Gehirnen ab, was etwas so sei, führt Tilly Edinger aus, als wenn „from myself to Kurt Goldstein there occurred an evolutionary increase in the knowledge of neurology“ (Edinger 1960).

3. „**The increase was confined mainly to the cerebral hemispheres, or higher portion of the brain**“. Wie schon das zweite „Gesetz“ nicht zutrifft, so kann auch das dritte, das die mutmaßlichen relevanten Wachstumszentren umschreibt, nicht zutreffen, obgleich Tilly Edinger zugesteht, daß es als Regel mit einigen Ausnahmen akzeptabel sei.

4. „**The Survival law**“. Dieses „Gesetz“ besagte, daß Tiere von aufstrebenden („vigorous“) Gruppen größere Gehirne hätten als zeitgleiche nahverwandte Gattungen und Arten, und daß Tiere von langsam aussterbenden („declining“) Gruppen kleinere Gehirne aufweisen würden. Diese Korrelation, die den Erfolg und das Aussterben von Gruppen direkt quantitativ aufzeigen will, wird von Tilly Edinger besonders heftig angefochten und sie kann aus allen Wirbeltiergruppen Beispiele bringen, in denen gerade die älteren, mit kleineren Gehirnen ausgestatteten Gruppen überlebt und Gebiete erfolgreich besiedelt haben. Ein gutes Beispiel sei etwa das Neunauge in den Nordamerikanischen Seen, dessen Gehirn genauso groß ist wie das der devonischen Vorfahren vor 300 Millionen Jahren.

Es sei wohl, so mutmaßte sie, der Mensch und seine Entwicklung, an die Marsh dachte, als er schrieb: „In the long struggle for existence during Tertiary time, the bigger brains won, then and now“ (Marsh 1877). Tilly Edinger stellte sogar fast das Gegenteil fest. Da die meisten frühtertiären Säugetiere (relativ zu ihren heute lebenden Nachfahren) kleiner sind, haben sie ein relativ zur Körpergröße größeres Gehirn, das uns nur deshalb besonders klein erscheint, weil das ganze jeweilige Tier kleiner ist. Auch Radinsky (1977) konnte zeigen, daß die tatsächlichen Vorfahren heute lebender Raubtiere keineswegs größere Gehirne hatten als nahverwandte Gruppen, die dann nachkommenlos ausgestorben sind, vielmehr hätten konvergent Gehirnzunahmen stattgefunden (Radinsky 1971, 1977).

Weitere Aussagen von Marsh betrafen die kreidezeitlichen Vögel, von denen vor allem die beiden Gattungen *Hesperornis* und *Ichthyornis* recht bekannt geworden sind. Aus seinen Untersuchungen hatte Marsh (1880) abstrahiert, daß die Gehirne dieser beiden kretazischen Gattungen noch deutlich reptilhafte Züge aufweisen würden, und einen „evolutionary level intermediate between that of extant reptiles and extant birds“ repräsentierten. Ihre kritischen Nachuntersuchungen (Edinger 1951) ergaben jedoch, daß die von Marsh abgebildeten Exemplare lediglich „hypothetical reconstructions“ seien: „The cranial and endocast fragments available contain no evidence of the retention of any reptilian brain characters. They show that in *Hesperornis* the hindbrain and midbrain were shaped and arranged as in modern birds, and that in *Ichthyornis* the position of the brain portions relative to each other and to the other head organs was typically avian.“ (Edinger 1951: 24).

Die Marsh'sche Gesetzmäßigkeit, das Aussterben mit verminderter Gehirnentwicklung zu korrelieren, ließ sich nicht bestätigen. Solchen spekulativen „Gesetzmäßigkeiten“ stand T. Edinger stets sehr kritisch gegenüber. Daten erfassen und charakterisieren waren das Eine, Interpretationen notwendig und sinnvoll, aber Spekulationen jenseits der erkennbaren Möglichkeiten überflüssig und schädlich. Ihre im Januar 1962 veröffentlichte Arbeit (auf dem Titelblatt steht jedoch 1960), in der sie endgültig mit den Marsh'schen Vorstellungen auf-räumte, fand großen Anklang und weitgehende Zustimmung. Einer der wichtigsten englischen Biologen dieser Zeit, Sir Julian Huxley, hatte kritische Anmerkungen dazu, die sie in einem Brief (vom 22. März 1962) entkräften konnte: „Of course you are critical versus my, as you saw it, 'discussion of what is meant by larger brain size!' But, as I see it, we do not really disagree - it is I who is critical about and cites other paleontologists pretence that they know what it means, and what they can prove it, with figures that have no meaning. ... Briefly: paleontologists, including myself, keep out !!!“ Mit anderen Worten: Man sollte einfach die Hände davon lassen.

Abb. 4: Ihre erste wichtige Arbeit in den USA erschien 1948 mit dem Titel „The Evolution of the Horse Brain“. **Links:** Titelblatt der Arbeit.

Unten, von links nach rechts: zwei fossile Pferdegehirne aus dem Oligozän und Pliozän, beide im gleichen Maßstab abgebildet. **Mesohippus** (PU 12304, Oligozän von South Dakota, Länge 98 mm) (Edinger 1948: 46): Das Gehirn erscheint fortschrittlicher als das des mittlereozänen **Orohippus**, da das Neopallium deutlich größer erscheint; an dieser Art dominiert bereits das Großhim. Die cerebralen Hemisphären sind breiter als das Cerebellum, überlappen aber nicht die olfaktorischen Loben. Corticales Furchungsmuster bereits typisch für moderne Formen. **Pliohippus** (CNHM, P. 15870, Pliozän von South Dakota, Länge 130 mm) (Edinger 1948: 81): Cerebrum deutlich größer, Frontalloben überdecken teilweise die olfaktorischen Loben. „In their gradual development, the equid brain passed through evolutionary stages which are not represented in the series of recent mammal brains“ (Edinger 1950).

2.4. Nichtkorrelierte Prozesse

Das darwinistische Bild von evolutionären Prozessen durch die Zeit beinhaltet stets auch die Vorstellung einer gradualistischen, alle Organe und Teilstrukturen gleichmäßig erfassenden Umgestaltung, obgleich Zwischenglieder der Evolution, wie der berühmte Urvogel *Archaeopteryx* zeigten, daß es offenbar Merkmale gibt, die schneller, andere, die langsamer evolvieren. Solange eine einzelne Art, oder vielleicht nur ein einzelnes Individuum dahingehend untersucht wurde, blieb nicht erkennbar, welche Korrelationen es zwischen diesen verschieden, unterschiedlich weit entwickelten Merkmalen tatsächlich gegeben hatte.

Als die wohl am besten untersuchte evolutive Linie innerhalb der Wirbeltiere in jener Zeit galt die Pferdereihe. Schon in den 20er Jahren hatte Tilly Edinger die amerikanischen Kollegen aufgefordert, die Gehirnevolution dieser Reihe zu untersuchen. Als sie dann selbst seit 1940

in den USA tätig war, wurde dieses Material ihre erste umfangreiche Arbeit (Edinger 1948) (Abb. 4). Obgleich hinsichtlich der Bestimmungen einzelner Exemplare sowie der Reihung der Arten einige Unsicherheiten enthalten waren (vergl. Kap. 4), konnte sie einige wesentliche Züge innerhalb der Pferdeevolution erkennen. Das erstaunlichste Ergebnis war, daß die Gehirnevolution vollkommen losgelöst von der Entwicklung des postcranialen Skeletts zu betrachten sei. Sie selbst hat dieses Phänomen das Prinzip der Nichtkorrelation genannt. Sie schreibt: „In der Entwicklung des *Eohippus*-Gehirns zum *Equus*-Gehirn gab es in den frühen Phasen Fortschritt ohne gleichzeitigen Fortschritt der Skelett-Spezialisierung, gab es Stehenbleiben der Gehirn-Entwicklung, während die Körpergröße zunahm. Diese stammesgeschichtliche Umbildung von 55 Millionen Jahren verlief nur in den letzten etwa 15 Millionen Jahren ungefähr so, wie man sich progressive Hirn-Entwicklung bei Säugern vorgestellt hat anhand der Serie heute funktionierender Gehirne“ (Edinger 1949). Für diesen Vorgang der nichtkorrelierten Evolution einzelner Organe oder Organsysteme ist später der populäre Begriff Mosaikvolution geprägt worden. Besser noch als das vielzitierte Beispiel des *Archaeopteryx* könnte jedoch die Pferdeevolution erscheinen, weil hier die mosaikartige Entwicklung durch die Zeit hindurch direkt verfolgbar ist.

2.5. Verhalten und fossile Gehirne

Ein wichtiges Anliegen der Paläoneurologie war für Tilly Edinger auch stets, aus den verschiedenen Strukturen und Bestandteilen der Gehirne in Zusammenhang mit den jeweils verknüpften Funktionen auf das Verhaltensrepertoire fossiler Wirbeltiere zu schließen. In der kürzesten Form hat sie diese Aufgabe (mit dem Titel eines ihrer Arbeiten) umschrieben: „Fossil brains reflect specialized behaviour“ (Edinger 1961). Zwei ausgewählte Beispiele sollen diese Möglichkeiten vorstellen.

Fliegende Tiere: Der Flug, die Flugfähigkeit, ist bei Wirbeltieren mehrmals entstanden und bekannt vor allem bei Vögeln, Flugsaurier und Fledermäusen. Alle drei Gruppen hat Tilly Edinger hinsichtlich ihrer Gehirne paläoneurologisch untersucht. Für fliegende Wirbeltiere ist im Gehirn typisch, daß jene Bereiche in besonderem Maße entwickelt sind, die mit den Flugfähigkeiten und der Orientierung in der Luft verknüpft sind. Für Fledermäuse beispielsweise, die sich über akustische Signale orientieren, ist zwar das optische Paar der Corpora quadrigemina sehr klein, das akustische dagegen sehr groß und fast bis zur Höhe des Kleinhirns aufgewölbt. Genau dieses Arrangement konnte sie auch bei fossilen Fledermäusen nachweisen (Edinger 1926b).

Typisch für Vogelgehirne sind dagegen reduzierte olfaktorische Loben, ein großes Cerebrum und große optische Loben, die nach baso-lateral verschoben sind, was „unique among the living vertebrates“ ist (Edinger 1961). Dies zeigt, daß bei Vögeln vor allem der optische Sinn eine große Rolle spielt. Auch viele fossile Vogelgehirne zeigen solche Strukturen. Interessanterweise finden sich sehr ähnliche Konstellationen im Gehirn von Flugsauriern, auch wenn die Gehirnfurchung weniger fortgeschritten zu sein scheint (Edinger 1927a). Auch Flugsaurier haben sich also wie Vögel über den optischen Sinn orientiert, sind also Tagflieger gewesen (Edinger 1927a, 1941), so daß Tilly Edinger formulieren konnte: „The avian brain was developed in pterosaurs before birds“ (cf. Edinger 1975; Wellnhofer 1991).

Nach einer von ihr entdeckten schriftlichen Mitteilung von Mackie (1863) sollten am Londoner Exemplar des oberjurassischen Urvogels *Archaeopteryx* unscheinbare Abdruckreste des Gehirns erhalten sein. Ihre Untersuchung am leider nur schlecht präparierten Stück belegte tatsächlich, daß das Gehirn wenigstens teilweise erhalten war. Aus den beobachteten Merkmalen konnte sie zunächst schließen, daß dieses noch sehr reptilhaft sei, *Archaeopteryx* entsprechend vermutlich nur zu passivem Gleitflug befähigt war (Edinger 1926a). Vergleicht man die beiden Abbildungen, die Tilly Edinger in ihrer Publikation brachte mit dem Bereich, der an diesem Stück tatsächlich vom Gehirn eingenommen wurde, zeigt sich, mit wie wenig Informationen sie bei ihrer Arbeit noch auskommen mußte. Ihre Einschätzung, wonach das Gehirn von *Archaeopteryx* prinzipiell noch reptilartig sei, ist später, vor allem nach weiteren Präparationen am Londoner sowie der Entdeckung des Eichstätter Exemplares, widersprochen worden. Jerison (1968) kam zu dem Schluß, daß dieses Gehirn wesentlich größer sei als zunächst angenommen wurde und schätze ein Volumen von 0,92 ml. Damit lag es, statistisch gesehen, noch intermediär zwischen Reptil-

und Vogelhirn. Später hat Hopson (1977) auch aufgrund der inzwischen zusätzlich entdeckten und gefundenen Exemplaren Neuberechnungen ausgeführt und kam zu einer Gehirngröße des *Archaeopteryx* von 1,76 ml, also noch deutlich größer als von Jerison (1968) vermutet. Er glaubte daher, daß das Gehirn von *Archaeopteryx* eher vogelähnlich sei, jedenfalls deutlich über der Reptilgröße liegen würde. In einem Kapitel über die "Form of the braincase and the brain in *Archaeopteryx*" bestätigte Bühler (1985) eher die Vermutungen von Jerison (1968), die er als "a widely ignored hypothesis" bezeichnete, dabei aber selbst die Arbeit von Tilly Edinger vollkommen unerwähnt läßt. Zur Frage der Flugfähigkeit konnten die Arbeiten allerdings nichts beitragen, obgleich Bühler (1985: 139) annahm, daß "the brainsize also supports the theory that *Archaeopteryx* had already evolved the ability to fly". Die Rolle, die Tilly Edinger in der Erforschungsgeschichte des Gehirns von *Archaeopteryx* gespielt hat, liegt einerseits darin, auf das Phänomen an sich aufmerksam gemacht zu haben -auch wenn man ihr diese Wiederentdeckung zunächst gar nicht glauben wollte- und darüberhinaus eine erste, freilich dem Präparationsstand von 1926 entsprechende Beschreibung und Interpretation gegeben zu haben. Leider wurden ihr damals die weiteren notwendigen Präparationsarbeiten verweigert, die dann erst 40 Jahre später Harry Jerison zugestanden wurden. Es ist daher bezeichnend, daß ihr Anteil an den Forschungsergebnissen zunehmend ignoriert wurden. In dem Buch "The Beginning of Birds" (1985) taucht ihr Name in den betreffenden Artikeln überhaupt nicht mehr auf.

Olfaktorische Sinne: „It is not speculating when we interpret the fact that in most early Tertiary mammals the olfactory bulbs were a considerable portion of the forebrain to mean that olfaction was originally the dominant sense in the Mammalia“ (Edinger 1960). An einem modernen Tier wie *Solenodon* (Schlitzrüssler aus der Gruppe der Insectivora) fand sie olfaktorische Loben, die größer sind als jene des Menschen. Bei Vögeln hingegen sind die olfaktorischen Loben gegenüber Reptilien sehr reduziert (Edinger 1961), was mit dem verminderten Riechvermögen der Vögel zusammenhängt. Die Reduktion der olfaktorischen Loben bei den Seekühen (Sirenia) geht einher mit der sekundären Anpassung an das aquatische Leben, wo das Riechvermögen keine große Rolle mehr spielt, während bei den nah verwandten Elefanten aus einer ähnlichen Grundsituation heraus eine starke Veränderung dieser Loben zu beobachten ist (Abb. 3) (Edinger 1933d, 1960).

2.6. Das Foramen parietale der Säugetiere

Das Foramen parietale ist bei vielen niederen Wirbeltieren eine Öffnung (gelegentlich einfach oder paarig) in der Schädeldecke, die einerseits dem Durchtritt von Blutgefäßen dient, vor aber auch der Lichtzufuhr für das sogenannte Medianauge (Scheitelaug). Dies fungiert zwar nicht zum eigentlichen Sehen, kann aber offenbar über Lichtaufnahme Hormonregelungen vornehmen. Da das Großhirn der höheren Wirbeltiere, insbesondere der Säugetiere, das rudimentäre Pinealauge vollkommen zudeckt, galt stets als Regel, daß Säugetiere kein Foramen parietale mehr besitzen, mit Ausnahme einiger primitiver monotremater Säugetiere (z.B. *Ornithorhynchus*, Schnabeltier) und - überraschenderweise - der höchstentwickelten Säugetiere, den Primaten. Ein solches seltsames Verteilungsmuster war für Tilly Edinger Grund genug, das Vorkommen des Foramen parietale bei Säugetieren einer näheren Prüfung zu unterziehen. Über mehrere Jahre hinweg hat sie in allen Museen, in denen sie paläoneurologisches Material einsah, stets auf Vorhandensein oder Abwesenheit solcher Foramina im Bereich der Schädelknochen geachtet, sie notiert und dokumentiert. Dabei zeigte sich, daß solche Öffnungen bei außerordentlich vielen Gruppen, allerdings in sehr unregelmäßiger Verteilung und Erscheinungsform bei verschiedenen Arten vorkommen, so daß sie den Schluß ziehen konnte: „Das F.p. der Säuger ist also nie ein konstantes Merkmal. Selbst in Arten, wo es häufig gefunden wird, kann es sich dabei in einem oder mehreren Löchern manifestieren oder zu Grübchen verschlossen sein.Augenscheinlich besteht aus der früheren Phylogenese her noch die Disposition, sie äußert sich nur nicht überall als Foramen.“ (Edinger 1933e) (Abb. 5). Ihre geduldige, an zahlenmäßig umfangreichem Material vorgenommene Überprüfung erbrachte also den Beweis, daß die landläufige Lehrbuchmeinung über das Foramen parietale nicht zutrif. Bereits embryologisch war übrigens vermutet worden, daß dieses Pinealorgan ursprünglich paarig vorhanden gewesen sein mußte.

Abb. 5: Das Vorkommen von Parietalforamen bei fossilen und rezenten Säugetieren war das Thema einer 1933 publizierten Arbeit (Edinger 1933e). Es zeigte sich, daß diese Öffnungen im Schädel bei außerordentlich vielen Gruppen, allerdings in sehr unregelmäßiger Verteilung und Erscheinungsform vorkommen. Drei Beispiele aus ihrer Arbeit, von links nach rechts: *Arsinotherium zitteli* aus dem Ober- eozän, *Elephas indicus*, rezent, und *Halitherium schinzi* aus dem Oligozän.

Nachdem Tilly Edinger 1956 fossile Beispiele zusammengestellt hatte, die diese Vermutung belegten, konnte Kulczyki (1960) schon einige Jahre später am Beispiel unterdevonischer *Crossopterygier* zeigen, daß ihre Vermutung stimmte: "Darauf habe ich gehofft seit wohl 40 Jahren; ich konnte nicht an ein unpaares Sinnesorgan im Grundbauplan der Wirbeltiere glauben" (Edinger 1963).

2.7. „Midbrain exposure in mammals“

Aus der Kombination der Marsh'schen Ideen einer phylogenetisch kontinuierlichen Größenzunahme der Gehirne durch die Zeit (siehe Kap. 2.3.) und den Beobachtungen, daß in einigen mesozoischen Säugetieren das Mittelhirn noch freiliegt (z.B. Simpson 1927) resultierte die Vorstellung, freiliegende Mittelhirne seien ein primitives, durch das vergrößerte Cerebrum überwachsene („overlap“) Mittelhirne dagegen stets ein fortschrittliches Merkmal höherer Säugetiere. In einigen Arbeiten (am ausführlichsten in Edinger 1964c) widersprach Tilly Edinger diesem Konzept und führte Beispiele an, aus denen sich ableiten ließ, daß Freilage oder Abdeckung des Mittelhirns verschiedene Gründe (z.B. funktionell bedingte Größenzunahme und korrelierte Verschiebung einzelner Loben) hat und auch bei modernen nahverwandten Gattungen unterschiedlich ausgebildet sein kann. Diese Ansicht, die sie erstmals 1963 auf dem 16. Internationalen Zoologischen Kongress in Washington vorstellte, fand noch im gleichen Jahr durch Starck (1963) eine Bestätigung, der an modernen Fledermäusen aufzeigen konnte, daß Freilage und Bedeckung des Mittelhirns lediglich von der Ausbildung der akustischen Loben (größer bei nachtflygenden, kleiner bei tagflygenden Tieren) abhängen kann.

2.8. Sinnesleistungen der Cetaceen

Mitte der 50er Jahre hat sich T. Edinger mit den Sinnesleistungen der Wale beschäftigt und kam dabei zu dem Schluß, daß die akustischen Aufnahme-Fähigkeiten der fossilen Wale weit geringer waren als jene der heute lebenden. „Edinger (1955) found evidence that contrary to modern cetaceans, in *Dorudon* (Archaeoceti) the cochlear branch of the eighth nerve was less developed than the vestibular branch. This indicates that the sense of hearing was less important than in recent forms“ (Fleischer 1976).

2.9. Paläoendokrinologie

Schon R. Owen (1872) und G.E. Smith (1902) hatten auffällige Vergrößerungen der Hypophyse (resp. der sie umschließenden Schädelpartien) riesenhafter fossiler Laufvögel der Gattung *Dinornis* festgestellt. Nopsca (1917) erkannte, daß auch bei vielen Dinosauriern die Fossa hypophyseos - eine Grube, in der die Hypophyse liegt - besonders ausgeprägt ist und korrelierte die Größe der Hypophyse mit dem Riesenwuchs vieler Arten dieser Reptilien (siehe auch Janensch 1935), und vermutete sogar, daß zwischen solchen endokrinen Vor-

gängen und dem Aussterben der Dinosaurier ursächliche Zusammenhänge existieren könnten. Die Wissenschaft, die sich Form und Funktion endokriner Drüsen beschäftigt, die Endokrinologie, ließ sich durch die genannten Arbeiten offenbar auch systematisch auf fossile Wirbeltiere übertragen, da die Hypophyse, direkt am Gehirn sitzend, ebenso durch Skelettelemente abgeformt werden kann wie das Gehirn selbst. Tilly Edinger hat daher (1933a) für diese Disziplin den Fachbegriff Paläoendokrinologie vorgeschlagen und eingeführt. Als erste größere Arbeit auf diesem Gebiet hat sie die Beschreibung der inneren Sekretion bei Seekühen durch Sickenberg (1931) gewertet, der bei diesen sekundär marinen Wirbeltieren den Zusammenhang zwischen Schilddrüsenfunktion und pathologischen Knochenverdickungen (Osteosklerose und Pachyostose) aufzeigen konnte und sie auf Hypophysenstörungen zurückführte. Die Vermutung von Nopsca (1917) hinsichtlich einer Korrelation zwischen Größe der Hypophyse und dem Gigantismus der Dinosaurier konnte Tilly Edinger später durch eigenen Untersuchungen und intensivem Literaturstudium prinzipiell bestätigen (Edinger 1942: „...that Nopsca was perfectly right when correlating dinosaurs' gigantism with their hypertrophic PB“ [pituitary body = Hypophyse]), lehnte allerdings Zusammenhänge mit dem Aussterbeereignis an der Kreide-Tertiär-Grenze ab, da dieser Riesenwuchs bevorzugt im Jura zu beobachten sei, während die kretazischen Formen oft erheblich kleiner waren. Starck (1955) erkannte an Laufvögeln, daß zwar ein direkter Zusammenhang zwischen Größe der Fossa hypophyseos und der Größe der Hypophyse selbst nicht immer besteht, Beispiele bei Säugetieren unterstützen jedoch die alten Nopsca'schen Ideen (Edinger 1964a). Auch im Verlauf ihrer Untersuchungen der Pferdeevolution erkannte sie Zusammenhänge zwischen stammesgeschichtlicher Vergrößerung der Hypophyse und der Zunahme des Körpergewichtes: „The pituitary gland enlarged considerably more than any part of the paleencephalon“ (Edinger 1948: 166).

2.10. Entwicklung der Paläoneurologie nach 1967

Nach der deskriptiven und bio-interpretativen Phase, die im wesentlichen mit dem Namen Tilly Edingers verknüpft ist, etablierte sich bereits in den 60er Jahren eine mathematisch-statistische Phase, die mit Jerison (1969, 1973), Radinsky (1971, 1976, 1977) und Hopson (1977, 1979) weitergeführt wurde. Die Idee war freilich nicht neu, schon Snell (1891) hatte Abhängigkeiten „des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten“ vermutet. Um Messungen quantifizierbar zu machen, wurde der sogenannte „Encephalization Quotient“ (EQ) eingeführt, mit dem die relative Gehirngröße umschrieben werden kann. Dabei wird die beobachtete Gehirnmasse zur erwarteten Gehirnmasse des jeweiligen individuellen Körpergewicht relativiert (Jerison 1973). Diese Methode hat sich allgemein durchgesetzt und findet häufig Anwendung (vergl. z.B. Krause & Kielan-Jaworowska 1993). Moderne mathematische Methoden in der Paläoneurologie, also das Vermessen und statistische Analysieren und Interpretieren von Gehirngrößen sowie einzelner Bestandteile der Gehirne, stießen bei Tilly Edinger auf grundsätzliche Abwehr. Dieses Ablehnen hatte vielleicht nur zu einem kleinen Teil damit zu tun, daß sie die Methoden an sich für unbrauchbar hielt. In einem Brief an Harry Jerison, der sich seinerzeit anschickte, mit eben solchen Meßreihen mathematische Verhältnisse als Grundlagen für weitere Arbeiten zu legen, schrieb sie unverblümt (15. Oktober 1958): „As I never understand formulas and logarithmic graphs, I do not understand yours.“ Jedoch fügte sie sofort ergänzend hinzu, daß sie ohnehin nicht an die Wirksamkeit reiner Zahlenreihen glaube: „But I can say that in my opinion brain to body ratios have nothing at all to do with intelligence - except in the last evolutionary step of one branch of the Primates, in which the size increase was not one of the whole brain, but of the cerebrum“ und in einem anderen Brief an den niederländischen Neurologen S.T. Bok (vom 24. Juli 1959) nannte sie all das „horizontal plotting....Chinese to me!“ Die kritische Haltung und die Widerlegung gegenüber dem Gesetz der Höherentwicklung des Gehirns beispielsweise, wie sie O. Marsh im ausgehenden 19. Jahrhundert gepredigt hatte, schien Tilly völlig auszureichen; dieselben auch noch mathematisch zu vermessen, schon überflüssig, war doch Marsh derjenige, „who was purposely fooling the world (say I)“. Unverständnis der Methode (die sie offenbar auch gar nicht verstehen wollte) und das Bewußtsein, daß diese nichts zum Verständnis der Evolution der Gehirne beitragen könnten, waren gleichrangig. „Within extant members of that suborder“ [= Hystricomorpha], „the brain/body ratio varies from 1:44 to 1:393 ! no evolution there ! Do you see why my

mental block against your research is twofold ? not only do I not understand the procedure, but I am convinced that it cannot be done with single individuals. Logarithms seem to make the difference look less, and more significant (???)“ (Brief an Harry Jerison, 20. Oktober 1960). Der angeblich unbestechlichen Exaktheit der Mathematik, die sie bislang durch deskriptives Arbeiten hatte umgehen können, setzte sie einen Vergleich entgegen. In ihrem Hausstand hatte sie einen alten „Cartoon“ aus ihrer Kindheit gefunden, der auf eine Zeichnung des bayrischen Malers Oberländer (Kreft & Kohring 1997: 23) zurückgeht. In einem Brief an Harry Jerison beschreibt sie die dargestellte Szenerie: „Philosophers in Heaven, sitting on clouds, one holding scales. ‘Hi Philo! what do you think of the peripathetic’s newest idea?’ - ‘You see, I weigh the reasons pro and con.’ ‘Doubting, as always. You see the equilibrium!’ - ‘Yes, but I doubt the scale is exact!“. Diese Anekdote reflektiert vielleicht mehr als lange Ausführungen, warum Tilly Edinger die mathematisch orientierte Paläoneurologie so skeptisch sah. Wenn T. Edinger feststellte, daß die Gehirne der Flugsaurier (zum Beispiel durch die Ausprägung der optischen Loben) sehr vogelähnlich waren, und den Befund entsprechend paläobiologisch deutete, dann widersprachen dem die späteren mathematischen Untersuchungen, nach denen aufgrund des EQ Flugsaurier-Gehirne in ein Reptilfeld gelangten (cf. Hopson 1977, Jerison 1991). Beide Aussagen mögen also richtig sein, nur die Perspektive verschiebt sich. Reiche persönliche Erfahrung, individuelles Abschätzungsvermögen, vermischt mit dem aus langjähriger Forschung hervorgegangenen kritischen Blick erschien ihr sicherer als das sture Abmessen und Auswerten. Umso mehr spricht es für Tillys Einstellung zur Forschung und zur Wissenschaft, daß sie das Engagement des jungen Harry Jerison nach allen Möglichkeiten unterstützte. Nicht nur stellte sie ihm Exemplare fossiler Gehirne - Originale ebenso wie Abgüsse - zur Verfügung, sie versorgte ihn auch mit Literatur, wobei sie sogar selbst Autoren anscrieb, um für den jungen Mann Bücher und Kopien anderer Arbeiten zu erhalten.

Die Methodik der Paläoneurologie bestand zunächst in der Analyse natürlicher und künstlicher endokranieler Ausgüsse, wobei häufig Gips Anwendung fand. Neuere Materialien (Silikon, Latex und andere Kunststoffe) liefern qualitativ bessere Ergebnisse. Schon 1963 konnte T. Edinger in einem Vortrag berichten, daß mit dem Röntgenschnittverfahren paläoneurologische Analysen ohne Zerstörung noch vorhandener Schädelknochen möglich sind. Heute kommen außerdem computertomographische Verfahren (CAT-Scan) zur Anwendung.

Obgleich Tilly Edinger die Paläoanthropologie für kein geeignetes Feld paläoneurologischen Arbeitens hielt (Edinger 1937), sind seit den 1960er Jahren endokraniel Ausgüsse für die Beurteilung der Hominidenentwicklung außerordentlich wichtig geworden. Da sie sich selbst nie mit frühmenschlichen Gehirnausgüssen beschäftigt hat (ihre einzige Arbeit an fossilen Primatengehirnen betraf *Libypithecus*, Edinger 1938), spielt ihr Name in dieser Disziplin heute keine Rolle (Dean Falk, pers. Mitt., Ralph Holloway, pers. Mitt.). Hier zeigten sich übrigens evolutive Tendenzen, die nicht denen der Pferdeevolution entsprachen. Bei den Hominiden waren Skelettumgestaltungen (vor allem: aufrechter Gang) schon ausgeprägt, bevor das Gehirn seine ‘explosive’ Entwicklung durchmachte (Falk 1987, 1991). Einer der wichtigsten Paläoneurologen neben Tilly Edinger war zweifelsohne Leonard Radinsky (1937-1985), der mit ihr in engem Kontakt stand. Es war seine Arbeit gewesen, mit der er 1976 zeigen konnte, daß die frühen Pferdegehirne (*Eohippus* in Edinger 1948) erheblich fortschrittlicher waren als zunächst angenommen, da sich das von Tilly Edinger verwendete Stück als Fehlbestimmung erwies. Außerdem hat er sich mit der Gehirnevolution der Raubtiere auseinandergesetzt und zeigen können, daß Gehirnvergrößerung und Neocortexzunahme nicht nur bei den unmittelbaren Vorfahren der heute noch lebenden Raubtiere erfolgte (wie z.B. den Miaciden), sondern auch bei ausgestorbenen Seitenlinien (z.B. den Creodonta) (Radinsky 1971, 1977). Sein früher Tod (cf. Hopson 1989) hat einer erfolgreichen Karriere leider ein unerwartetes Ende gesetzt. Nach wie vor erscheinen immer wieder Arbeiten paläoneurologischen Inhaltes, in der Einzelfunde oder Entwicklungslinien aufgezeigt werden (z.B. Kamiya & Pirlot 1983, die anhand der des Gehirns zeigten, daß frühe Sirenia -*Paleoparadoxia*- semiterrestrisch lebte, Kielan-Jaworowska 1986, die zeigen konnte, daß der Neocortex bereits bei allen mesozoischen Säugetieren vorhanden war; Mitchell 1989 mit der Beschreibung eines fossilen Wales aus dem Eozän mit vollständigem Gehirnausguß; Kellner 1996: Analyse von Flugsaurier-Gehirnen).

3. Weitere Arbeitsfelder

3.1. Bibliographien und Biographien

Tilly Edinger besaß ein großes Interesse an Literatur. Stets suchte und las sie kritisch Arbeiten, ihre vielen Buchbesprechungen bezeugen dies eindringlich. An zwei wichtigen Bibliographien war sie maßgeblich beteiligt. Die erste ist die 1962 gemeinsam mit A.S.Romer, N.Wright und R.Frank herausgegebene umfangreiche „Bibliography of fossil Vertebrates exclusive North America, 1509 to 1927“, in der sie viele der europäischen Journale und Bücher zusammentragen und durcharbeiten mußte. Schon vorher waren für Nordamerika und ab 1927 dann weltweit Bibliographien fossiler Wirbeltiere erschienen. Die Bibliographie füllte also eine schmerzliche Lücke. Die zweite Bibliographie betraf ihr ureigenstes Betätigungsfeld, die Paläoneurologie. Schon in ihrem ersten großen Werk „Die fossilen Gehirne“ (1929a) hatte Tilly Edinger über 250 Literaturzitate kritisch ausgewertet, schon 1937 eine ergänzende Darstellung notwendig gefunden. Vor allem in Amerika war in ihr der Plan entstanden, eine vollständig umgearbeitete Neuauflage ihres ersten Buches vorzubereiten. Vor allem die zahlreichen Anfragen in- und ausländischer Kollegen ließen ihr die Notwendigkeit einer solchen Bibliographie bewußt werden (siehe auch Appendix). Bis zu ihrem Tode hat sie bibliographische Einträge in ihren Katalogen vorgenommen, teilweise unterstützt durch zwei Assistenten (Clayton Ray, Joan Echols), das Erscheinen des Buches dann aber nicht mehr erleben können. Erst 1975 erschien posthum „Paleoneurology 1804-1966. An annotated Bibliography“.

Die biographischen Artikel von Tilly Edinger betreffen vor allem zwei wichtige Wissenschaftler, nämlich Louis Dollo und den Baron Nopsca, was auf ihre persönliche Verbundenheit mit beiden Kollegen zusammenhängen dürfte. Daneben hat sie aber auch, meist in kleineren Artikeln, Carl Wiman, Louis Agassiz, Othenio Abel sowie ihren ehemaligen Doktorvater Fritz Drevermann skizziert. Wertvolle biographische Angaben sowie Informationen über paläontologische und geologische Institute und Museen finden sich aber auch in den vielen kleinen Beiträgen, die sie im News Bulletin der SVP unter der Rubrik „News from abroad“ publizierte.

3.2. Pathologische Fischknochen (Tilly Bones)

In den frühen 30er Jahren wurde Tilly Edinger mit rezentem Fischmaterial vom Roten Meer konfrontiert, unter dem sich seltsam aufgeblähte Knochen befanden. Obgleich sie das Phänomen jahrzehntelang im Auge behielt, begann sie sich erst in den späten 50er Jahren eingehender damit zu beschäftigen, als sie fossile Fischknochen fand, die offenbar eine sehr ähnliche Entstehungsgeschichte hatten. Vergleiche mit relevantem Rezentmaterial aus dem Senckenberg-Museum (hier in Zusammenarbeit mit W. Klausewitz) ließen die Deutung zu, daß es sich um Knochen handelt, die durch eine Krankheit, die Hyperostose, verändert wurden. Bei dieser Krankheit wird das gesamte Knochenmaterial von einer krebsartigen Wucherung erfaßt. Andy Konnerth, mit dem Tilly Edinger in den frühen 60er Jahren zusammenarbeitete, hat - ohne ihr Wissen - dann erste Ergebnisse veröffentlicht und - sehr zu ihrem Ärger (Kohring 1997) - solche Knochen „Tilly Bones“ genannt (Konnerth 1962). Dieser Begriff hat sich bis heute gehalten (Schlüter et al. 1992). Interessanterweise hat Tilly Edinger in Vorträgen angedeutet, daß das stellenweise massenhafte Vorkommen solcher hyperostotisch veränderten Fischknochen („Osteomas“) gegen die Annahme einer eigentlichen Pathologie spräche, diese vielmehr eine „normale“ Reaktion auf veränderte Umweltbedingungen darstellen könnten. In einem Vortrag auf der Jahrestagung der SVP im November 1966 erläuterte sie: „I think this means that all across the system those thickened bones can develop. Those smooth hyperostoses have no detectable function. They cannot be pathological - they appear comparable, rather, to white hair in Man; this, too, develops at different ages and not in everybody.“ Wachstumsringe in diesen „Tilly bones“ lieferten Hinweise, daß diese Fische jahrelang mit den monströsen Knochen leben konnten. Tatsächlich zeigte sich, daß in alkalischen Seen Ostafrikas der erhöhte Fluorgehalt die Wucherungen in Fischknochen verursachte und offenbar eine künstliche Abreicherung des Fluorgehaltes im Körper erzeugen soll (Schlüter et al. 1992).

Fig. 37. a *Ichthyosaurus* sp. Skleralring von außen, b: L. Senckeb. Mus. R. 4046. Dogger. b: Längsschnitt durch diesen Ring. c: L. c: Umrisse von Linse und Auge bei Mensch (dicke Linie), *Phoca vitulina* (Striche) und *Hyperoodon rostratus* (dünne Linie), nach Petrus. Rezent.

Abb. 6. *Canis familiaris*. Drei von sechzehn facettierten Harnblasensteinen (Senckenberg-Museum M. r. 23, a—c). 2 × nat. Gr. G. WINTER-V. MOELENDORFF gez.

Abb. 6: Weitere Betätigungsfelder von Tilly Edinger resultierten in Arbeiten über Skleralringe (obere Reihe) und Konkrementsteine (untere Reihe). **Obere Reihe:** Skleralringe bei der rezenten *Lacerta viridis* (Skleralring, einzelne Plättchen und Variabilität). Daneben der Vergleich der Skleralringe von *Ichthyosaurus* sp. aus dem Dogger (Senckenberg R4046) und modernen Linsen und Augen beim Menschen (dicke Linie), *Phoca vitulina* (gestrichelte Linie) und *Hyperoodon rostratus* (dünne Linie). **Untere Reihe:** Speichelstein von 400 g Gewicht eines *Equus caballus*. Rechts daneben drei facettierte Harnblasensteine eines rezenten *Canis familiaris*.

3.3. Skleralringe

Lange Zeit hat T. Edinger sich mit den knöchernen Skleralringen beschäftigt ("it was the time when I looked any fossil, first of all, or only, in the eye", Edinger 1964b). Dabelow hatte in den zwanziger Jahren vermutet, daß sich die Skleralringe der Sauropsiden aus den Periorbitalringen der Fische entwickelt hätten, daß beide Strukturen also homolog wären. Tilly Edinger hat sich außerordentlich intensiv mit diesem Problem auseinandergesetzt, im September 1928 auf der Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft in Budapest einen Vortrag darüber gehalten und ein Jahr später eine (im April 1929 abgeschlossene) monographische Arbeit veröffentlicht, in der sie zeigen konnte, daß Periorbital- und Skleralringe nicht homolog sind (Edinger 1929b) (Abb. 6). In ihrer typischen Weise hatte sie umfangreiches rezentes und fossiles Material zusammengetragen und vergleichend untersucht. Als sie die Frage angehen wollte, welche Funktionen Skleralringe haben könnten (die einzelnen Plättchen sind beweglich), ging sie sofort daran, aktualistische Versuche zu unternehmen. Hier kam ihr übrigens ihre interdisziplinäre Arbeitsweise entgegen, denn sie experimentierte gemeinsam mit dem Augenarzt Dr. I. Horowitz und dem Assistenten Dr. B. Slotopolsky vom Neurologischen Institut in Frankfurt.

3.4. Konkrementsteine als potentielle Fossilien

Im Körperinneren können bei Wirbeltieren pathologische Strukturen aus Kalk oder Phosphat gebildet werden (Abb. 6). Solche Biomineralisate (z.B. Harnsteine, Gallensteine, Pankreassteine), die von modernen Organismen gut bekannt sind, müßten eigentlich auch in fossilen Wirbeltieren überliefert sein. Tilly Edinger hat 1933 in einer kleinen Arbeiten einige rezente

Beispiele untersucht und die Aufmerksamkeit auf solche Konkrement-Steine gelenkt und geschlußfolgert: „Es muß auch fossile Steine aus Wirbeltieren geben“ (Edinger 1933b) (Abb. 6). Noch im selben Jahr beschrieb sie den fossilen Harnstein eines Höhlenbären (Edinger 1933c). Inzwischen sind einige fossile Konkrementsteine gefunden und bearbeitet worden (Hirsch 1986), wobei der von Voigt (1960) vorgestellte mutmaßliche Harnstein eines ?Meeresreptils aus der Oberkreide aufgrund seines hohen Alters besonders interessant erscheint.

Abb. 7: *Pistosaurus longaevus* H.v.Meyer aus dem Muschelkalk (mittlere Trias) von Bayreuth. **Oben:** Schädel von links, **unten:** hintere Partie nach Entfernung des Jochbogens. Eine Reihe von Eigenschaften des Schädels (z.B. lange Schnauze, schräge Nasengänge) konnte sie als ökologische Anpassungen an aquatische Habitate interpretieren (Edinger 1935).

3.5. Weitere Arbeitsfelder

Gelegentlich hat Tilly Edinger auch Themen aufgegriffen, mit denen sie - zufällig - konfrontiert wurde, und die sie in Einzelarbeiten darstellte. So hat sie sich schon 1925 mit der „Photographie verschwundener Weichteile“ beschäftigt, in der sie den Trick aus einem Anatomiebuch (die Innenseite der Schädelhöhle wird als Negativkopie abgebildet, um den räumlichen Eindruck des Gehirns wiederzugeben) für die Paläoneurologie einsetzt (Edinger 1925b).

Auch konventionelle wirbeltierpaläontologische Arbeiten führte sie durch. Dazu gehören beispielsweise die Bearbeitung eines *Mixosaurus*-Schädels aus Rüdersdorf und ihre Analysen einiger Neufunde von *Pistosaurus*, in der sie diese Gattung eindeutig vom nahverwandten *Nothosaurus* abtrennen kann (Edinger 1935) (Abb. 7).

Ihre Bestimmungen und Inventarisierungen von Skelettmaterial im Museum der Stadt Essen für Natur- und Völkerkunde führte zu zwei weiteren Publikationen über die dort untersuchten pleistozänen Säugetiere (vor allem verschiedene Arten von: *Elephas*, *Bison*, *Megaceros*, *Cervus*, *Rangifer* und *Ovibos*) (Edinger 1931a, b).

Ein seltsames Fossil, das sie im Senckenberg-Museum gefunden und auf den Jahrestagungen der Paläontologischen Gesellschaft vorgeführt hatte, konnte sie später als Flossenträger eines obertriassischen Coelacanthiden bestimmen (Edinger 1927b)

Abb. 8: Das von Tilly Edinger (1948) untersuchte Gehirn eines „*Eohippus*“ (= *Hyracotherium*) erwies sich später als Fehlbestimmung (es gehört möglicherweise zu einem Vertreter der Condylarthra). Radinsky (1976) Untersuchungen veränderten das Bild der frühen Pferdeevolution etwas. Das Gehirn der eozänen Pferde war durchaus fortschrittlicher als von ihr (Edinger 1948) angenommen, vor allem war bereits ein Lateralsulcus (LS) vorhanden. Abbildung aus MacFadden (1993).

4. Irrtümer und Fehleinschätzungen

Natürlich sind auch die Arbeiten von Tilly Edinger nicht frei von Fehlern und Irrtümern. So hat sie (1926a) das Gehirn von *Archaeopteryx* als typisch reptilhaft beschrieben, während (bei späterer verbesserter Präparation!) dieses sich als schon sehr vogelähnlich erwiesen hat (Jerison 1968, Bühler 1985). Ihre Ableitung, wonach *Archaeopteryx* daher wohl noch nicht fliegen konnte, sondern bestenfalls den Gleitflug betrieben hätte, sind damit nicht mehr haltbar, obgleich über die Flugfähigkeiten von *Archaeopteryx* nach wie vor nicht Einigung erzielt werden konnte.

Der folgenschwerste „Irrtum“ betraf sicherlich ihre Einschätzung der Gehirnentwicklung der frühen Pferde (Edinger 1948), als sich zeigte, daß ihr *Eohippus* (= *Hyracotherium*)-Exemplar, das ihr besonders primitiv erschien (sie verglich es mit dem Gehirn eines Opossum), überhaupt nicht in die Pferdereihe gehörte. Tatsächlich konnte Radinsky (1976) später zeigen, daß die Gehirne eozäner Pferde durchaus „more advanced than previously realized“ waren. Die Ableitung, wonach bei den Pferden die Gehirnentwicklung nicht direkt und gleichzeitig mit der Zunahme der Körpergröße korreliert, blieb aber unangetastet, obgleich sich die graphischen Darstellungen etwas veränderten (Abb. 8) (MacFadden 1993) und „weniger dramatisch“ wirkten. Es sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, daß die Autorin schon in ihrer Arbeit selbst (Edinger 1948: 11) den Zweifel von W.K. Gregory (geäußert anlässlich ihres Vortrags auf dem SVP-Meeting 1942) zitierte, der „doubted that a brain so primitive could be belonged to a mammal so specialized as *Eohippus*; but the plaster cast of the cranium easily convinced him of the identity.“ Sie hat nicht selbst eine Fehlbestimmung vorgenommen, sondern diese lediglich übernommen. Die Änderung betraf ohnehin nur das Frühstadium *Hyracotherium*. Außerdem ist heute nicht mehr ganz sicher, inwieweit all die von ihr untersuchten Arten tatsächlich eine konsequent aufeinander aufbauende Reihe repräsentieren. Der von ihr angeprangerte Fehler der Rezentzoologie, verschiedene Arten innerhalb einer Gruppe gemäß der niederen oder höheren Entwicklung voneinander abzuleiten („from fish to man“), ist in abgeschwächter Form auch ihr unterlaufen, weil sie (wie dann auch Radinsky 1976) möglicherweise die verschiedenen Seitenzweige eines Stammbaumes unilinear miteinander verglichen hat.

Lange diskutiert (und noch immer nicht ganz befriedigend identifiziert) wurde ein Abdruck eines Gehirns aus dem Oberpaläozän von Wyoming, den Tilly in der Universität Princeton fand. An diesem Stück waren große olfaktorische Loben, flügelartige Cerebralthemisphären sowie kleine optische, aber große akustische Colliculi erkennbar, die für Tilly Edinger eindeutig Hinweise waren, das Stück als Fledermausgehirn anzusprechen. Bislang sind Fledermäuse erst ab dem unteren Eozän nachgewiesen. Professor G. Jepsen (damals Princeton) lehnte die Deutung entschieden ab, während Tilly Edinger interpretierend aus-

führte, „dass diese fliegenden Säugetiere vor 60 Millionen Jahren nächtliche Insektenjäger waren“ (Edinger 1961). Jepsen (1966) hat später dieser Ansicht widersprochen und bemerkt, daß auch kleine Carnivoren ein ganz ähnliches Gehirn haben können und das Stück einem kleinen Vertreter der Miaciden (kleine wieselähnliche Raubtiere, die im Eozän weit verbreitet waren) zugesprochen. Seine Deutung scheint später allgemein übernommen worden zu sein (z.B. Kielan-Jaworowska 1986), obgleich Nachuntersuchungen nicht stattfanden.

Als Fehleinschätzung muß ihre Vermutung eingestuft werden, daß die Paläoneurologie zur Analyse der Entwicklung von Primaten, insbesondere auch die des Menschen, wenig oder gar nichts beitragen könne. Obgleich schon ihr Vater (L. Edinger 1914) den Schädelausguß eines fossilen Menschen beschrieben hat, lag für sie selbst (Edinger 1937) „Tragik darin, wieviel Interesse und Arbeit der Erforschung des Gehirnes gerade fossiler Hominiden zugewendet wird. Unter allen Säugern -von Riesenformen und Cetaceen abgesehen- sind doch nun einmal Affen und Menschen diejenigen, deren Schädelhöhle am wenigsten verrät von der Form ihres Gehirns.“ In seinem Nachruf versuchte Hofer (1969) einige Erklärungen zu finden: "Es war mir immer rätselhaft, warum sie, die Erfahrenste auf paläoneurologischem Gebiet, dem erregenden Problem der Evolution des Primatengehirnes aus dem Wege ging. Sie betonte einmal in einem Vortrag in Gießen, daß die zum menschlichen Gehirn führende Evolution paläoneurologisch nicht aufgreifbar sei. Vielleicht lag es daran, daß man am Primatengehirn nur arbeiten kann, wenn man umfangreiches Material von rezenten Gehirnen und von Endokraniausgüssen rezenter Formen zur Verfügung hat. Dieses Material fehlte ihr in Cambridge. Möglicherweise hing es auch damit zusammen, daß gerade dieses Gebiet durch ziemlich kritiklos aufgestellte Hypothesen belastet ist, und solchem Denken gegenüber war sie sehr reserviert." Da weniger die Organisation, sondern mehr die Dimensionsveränderungen in der Primatenforschung eine wichtige Rolle spielen, ist die Paläoanthropologie heute vielleicht die einzige Disziplin, in der noch besonders intensiv und erfolgreich mit paläoneurologische Daten gearbeitet wird (z.B. Holloway 1981, Falk 1987 u.a.).

Bedenkt man, daß Tilly Edinger mit der Begründung der vergleichenden Paläoneurologie eine Pionierleistung vollbracht hat, in der sie ein neues, noch sehr unsicheres Feld eröffnete, dann muß die Zahl der wenigen Irrtümer, die einer nachträglichen Korrektur bedurften, erstaunen. Ihre akkurate und exakte Arbeitsweise, in dem weitreichende Spekulationen keinen Platz hatten, führte zu einem Werk, das auch heute noch seinen Stellenwert hat. Ihre sauberen Dokumentationen und Vergleiche sind vorbildlich und zeitlos.

5. Tilly Edingers Rolle in der Paläontologie

Die Etablierung der Paläoneurologie war von Tilly Edinger durch ihre Arbeiten erreicht worden. Rasch fanden sich andere Autoren, die dieses paläobiologische Feld mitbearbeiteten, Diskussionen wurden geführt, Widersprüche entstanden. Ihr Einfluß war so groß, daß sie als oberste Instanz von vielen um Rat gefragt wurde. Welche Auswirkungen sie dabei auf die jeweiligen Forscher und Forscherinnen hatte, läßt sich schwer abschätzen. An Autoren paläoneurologischer Arbeiten, die zu Lebzeiten und auch teilweise nach 1967 tätig waren und direkt von Tilly Edinger beeinflusst waren, ließen sich nennen: C. Dechaseaux, D.E. Russell, H. Jerison, L. Radinsky und M. Pfannenstiel. Andererseits gab es aber auch Autoren, die - vermutlich aus politischen Gründen - den Kontakt zu Tilly Edinger vermieden, wobei hier vor allem Franz Klinghardt zu nennen ist, der (übrigens Mitglied in der NSDAP) in den dreissiger Jahren zahlreiche paläoneurologische Arbeiten verfaßt hat, dabei in seinen Literaturhinweisen häufig ohne die Arbeiten von Tilly Edinger auskam. Die Paläoneurologie als eigenständiges Fach existiert, wenigstens im Moment, nicht. Obgleich Schlagworte wie „Paleoneurology“ und „Brain evolution“ durchaus nach wie vor populär sind, arbeitet niemand ausschließlich mit fossilen Gehirnen.

In allen Naturwissenschaften haben mutige Vorkämpfer, zielstrebig und mit eigenwilligen Ideen, versucht, Pfade jenseits der bekannten und vielbegangenen Wege zu finden. Tilly Edinger hat sich dabei nicht verirrt, sondern neue Arbeitsfelder gefunden und vorbereitet. Stets ging es ihr nicht vordergründig um das Kuriose an sich, sondern um die biologische und vor allem paläobiologische Aussagekraft dieser Phänomene. Es ist nicht allein die

zeitweilige Etablierung einer neuen Disziplin, die Tilly Edinger so bedeutend macht. Vielmehr lebte sie erfolgreich vor, daß Wirbeltier-Paläontologie nicht allein auf das Studium von Knochen und Zähnen beschränkt sei. Dies innovative Bereitschaft, Neues zu versuchen, kann uns auch heute noch ein Vorbild sein.

6. Literatur

- Andrews, C.W. (1897): Note on a cast of the brain-cavity of *Iguanodon*.- Ann. Mag. Nat. Hist. (6) **19**: 585-591.
- Branca, W. (1914): Die Riesengröße sauropoder Dinosaurier vom Tendaguru, ihr Aussterben und die Bedingungen ihrer Entstehung.- Archiv für Biontologie, **3**: 71-78.
- Brandt, J.F. (1873): Untersuchungen über die fossilen und subfossilen Cetaceen Europas.- Mém. Acad. imper. Sci. St. Petersburg, **20**: I-VIII, 1-361
- Bühler, P. (1985): On the Morphology of the Skull of *Archaeopteryx*.- In: Hecht, M.K., Ostrom, J.H., Viohl, G. & Wellnhofer, P. (Hrsg.): The Beginning of Birds: 135-140 (Jura Museum Eichstätt) Eichstätt.
- Cuvier, G. (1804): Sur les espèces d'animaux dont proviennent les os fossiles répandus dans la pierre à plâtre des environs de Paris. Premier mémoire. Restitution de la tête.- Ann. Mus. Natl. d'Hist. Nat., **3**: 275-303.
- Edinger, L. (1914): Schädelausguss des Mannes von La Chapelle.- Jahresbericht des Ärztlichen Vereins zu Frankfurt, **1913**: 149-150.
- Edinger, T. (1921): Über *Nothosaurus*. I Ein Steinkern der Schädelhöhle.- Senckenbergiana, **3**: 121-129.
- Edinger, T. (1925a): Paläoneurologie.- Natur und Museum, **55**: 359-361.
- Edinger, T. (1925b): Photographie verschwundener Weichteile.- Paläont. Z., **7**: 141-144.
- Edinger, T. (1926a): The Brain of *Archaeopteryx*.- Annals and Magazine of Natural History, **9** (XVIII): 151-156.
- Edinger, T. (1926b): Fossile Fledermausgehirne.- Senckenbergiana, **8**: 1-6.
- Edinger, T. (1927a): Das Gehirn der Pterosaurier.- Z. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, **83**: 106-112.
- Edinger, T. (1927b): Ein Coelacanthiden-Flossenträger aus dem Keuper.- Senckenbergiana, **9**: 184-188.
- Edinger, T. (1929a): Die fossilen Gehirne.- 1-249; Berlin (J. Springer) (Zeitschrift für die gesamte Anatomie, Abt. III).
- Edinger, T. (1929b): Über knöcherner Scleralringe.- Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere, **51**: 163-226.
- Edinger, T. (1931a): Diluvialer *Ovibos* von Mühlheim-Ruhr.- Centralblatt f. Min. etc., Abt. B, **3**: 136-143. [nach Mitteilung von O. Raufuß/Bonn ist die darin aufgestellte neue Art *O. kahrsi* lediglich der Hornzapfen eines weiblichen *O. moschatus*].
- Edinger, T. (1931b): Über jungdiluviale Säugetiere aus dem Emschergebiet.- Paläont. Zeitschrift, **13** (1/2): 119-133.
- Edinger, T. (1933a): Paläo-Endokrinologie.- Naturwissenschaften, **21**: 486-487
- Edinger, T. (1933b): Die Konkrement-Steine der Wirbeltiere als potentielle Fossilien.- Geologische Rundschau, (Salomon-Calvi-Festschrift) XXIIIa: 248-256.
- Edinger, T. (1933c): Harnsteine eines Höhlenbären.- Paläontologische Zeitschrift, **15** (4): 349-355.
- Edinger, T. (1933d): Über Gehirne tertiärer Sirenia Ägyptens und Mitteleuropas, sowie der rezenten Seekühe.- Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., N. F., **20**: 1-36.
- Edinger, T. (1933e): Die Foramina parietalia der Säugetiere.- Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, (Abt. I), **102** (2/3): 266-289.
- Edinger, T. (1935): *Pistosaurus*.- N. Jahrbuch Min. Geol. Paläont., Beil.-Bd. 74: 321-359.

- Edinger, T. (1937): II. Vertebrata. 2. Paläoneurologie.- Fortschritte der Paläontologie, **1**: 235-251.
- Edinger, T. (1938): Mitteilungen über Wirbeltierreste aus dem Mittelpliocän des Natrontales (Aegypten). 9. Das Gehirn des *Libypithecus*.- Zentralblatt f. Min. etc., Abt. B., **1938** (4): 122-128.
- Edinger, T. (1941): The brain of *Pterodactylus*.- Am. J. Sci., **239**: 665-682.
- Edinger, T. (1942): The Pituitary Body in giant animals fossil and living: a survey and a suggestion.- The Quarterly Review of Biology, **17** (1): 31-45.
- Edinger, T. (1948): Evolution of the Horse Brain.- Memoirs of the Geological Society of America, **25**: I-X, 1-177.
- Edinger, T. (1949): Paleoneurology versus Comparative brain anatomy.- Confinia Neurologia, **2**: 5-24.
- Edinger, T. (1950): Die Paläoneurologie am Beginn einer neuen Phase.- Experientia, **6** (7): 250-258.
- Edinger, T. (1951): The brains of Odontognathae.- Evolution, **5**: 6-24.
- Edinger, T. (1955): Hearing and Smell in Cetacean History.- Monatsschriften für Psychiatrie und Neurologie (Festschrift E. Grünthal), **129** (1/3): 37-58.
- Edinger, T. (1960): Anthropocentric Misconceptions in Paleoneurology.- Proceedings of the Rudolf Virchow Medical Society in the City of New York, **19**: 56-107; Basel New York.
- Edinger, T. (1961): Fossil Brains reflect Specialized Behavior.- World Neurology, **2** (11): 934-941.
- Edinger, T. (1963): Neues aus der Paläoneurologie.- Paläontologische Zeitschrift, **37**: 8-9 (Abstract) und: 49-55.
- Edinger, T. (1964a): Recent Advances in Paleoneurology.- Progress in Brain Research, **6**: 147-160.
- Edinger, T. (1964b): Characters in Paleontology: Dollo.- News Bulletin of the Society of Vertebrate Paleontology, **70**: 40-44.
- Edinger, T. (1964c): Midbrain exposure and overlap in mammals.- Am. Zoologist, **4**: 5-19.
- Edinger, T. (1975): Paleoneurology 1804-1966; an annotated bibliography.- Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology, **49** (1-6): 1-258.
- Evans, J. (1865): On Portions of a Cranium and Jaw, in the Slab containing the Fossil Remains of the *Archaeopteryx*.- Nat. Hist. Rev., **5**: 415-421.
- Falk, D. (1987): Hominid paleoneurology.- Annu. Rev. Anthrop., **16**: 13-30.
- Falk, D. (1991): 3.5 Million years of hominid brain evolution.- The Neurosciences, **3**: 409-416.
- Filhol, H. (1888): Étude sur les vertébrés fossiles d'Issel (Aude).- Mém. Soc. géol. France, **5**: 1-188.
- Fleischer, G. (1976): Hearing in extinct Cetaceans as determined by cochlear structure.- Journal of Paleontology, **50** (1): 133-152.
- Hennig, E. (1916): Ein neuer Stegosaurier aus Deutsch-Ostafrikas.- Naturwiss. Wochenschr., N.F., **15**: 53-56.
- Hirsch, K.F. (1986): Not every „egg“ is an egg.- J. Vertebrate Paleontology, **6**: 200-201
- Hofer, H. (1969): In memoriam Tilly Edinger.- Gegenbaur's morphologisches Jahrbuch, **113**: 303-317.
- Holloway, R. (1981): Volumetric and assymetry determinations on recent hominid endocasts.- Am. J. Phys. Anthrop., **5**: 385-393.
- Hopson, J.A. (1977): Relative brain size and behaviour in archosaurian reptiles.- Ann. Rev. Ecol. Syst., **8**: 429-448.
- Hopson, J.A. (1979): Paleoneurology.- In: Gans, C. et al. (eds.): Biology of the Reptilia, **9**: 39-146 (Academic Press) London.

- Hopson, J.A. (1989): Leonard Burton Radinsky (1937-1985).- In: Prothero, D.R. & Schoch, R.M. (Hrsg.) The Evolution of the Perissodactyls: 2-12; (Clarendon Press) New York.
- Janensch, W. (1935): Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas.- *Palaeontographica*, Suppl. 7 (1. Reihe): 247-297.
- Jepsen, G.L. (1966): Early Eocene bat from Wyoming.- *Science*, **154**: 1333-1339.
- Jerison, H. J. (1968): Brain evolution and *Archaeopteryx*.- *Nature*, **219**: 1381-1382.
- Jerison, H.J. (1969): Brain evolution and dinosaur brains.- *Amer. Nat.*, **103**: 575-588.
- Jerison, H.J. (1973): Evolution of the Intelligence.- 1-482 (Academic Press) New York.
- Jerison, H.J. (1991): Brain Size and the Evolution of mind.- 59. James Arthur Lecture on the Evolution of the Human Brain, *Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1991: 1-99.
- Kamiya, T. & Pirlot, P. (1983): Recent and fossil sirenian brains.- International Symposium on Vertebrate Morphology, Program and Abstracts, Giessen, 1983: p. 57.
- Kappers, C.U.A. (1930): The Brain of Fossil Animals - a Review.- *J. Anatomy*, **62**: 254-256.
- Kellner, A.W.A. (1996): Description of the braincase of two Early Cretaceous Pterosaurs (Pterodactyloidea) from Brazil.- *American Museum Novitates*, **3175**: 1-34.
- Kielan-Jaworowska, Z. (1986): Brain evolution in Mesozoic mammals.- Contributions to Geology, University of Wyoming, Special paper **3**: 21-34.
- Kohring, R. (1997): Senckenbergische Forscher: Tilly Edinger (1897-1967).- *Natur und Museum*, **127** (11): 391-410.
- Konnerth, A. (1966): Tilly Bones.- *Oceanus*, **12**: 6-9.
- Krause, D.W. & Kielan-Jaworowska, Z. (1993): The endocranial cast and encephalization quotient of *Ptilodus* (Multituberculata, Mammalia).- *Palaeovertebrata*, **22**: 99-112.
- Kreft, G. (1997): The work of Ludwig Edinger and his Neurology Institute.- In: Korf, H.-W. & Usadel, K.-H. (Hrsg.): Neuroendocrinology: 407-423 (Springer) Berlin.
- Kreft, G. & Kohring, R. (1997): "Ich bin also sozusagen ein auserwähltes Wesen..." Tilly Edinger (1897-1967) - Begründerin der Paläoneurologie in Frankfurt am Main.- *Forschung Frankfurt*, **1997** (4): 16-24.
- Kulczycki, J. (1960): *Porolepis* (Crossopterygii) from the Lower Devonian of the Holy Cross Mountains.- *Acta palaeont. Polonica*, **5**: 65-104.
- MacFadden, B. (1993): Famous Horseologists - Tilly Edinger (1897-1967).- *Florida Fossil Horse Newsletter*, **2** (4): 2 p.
- Mackie, S.J. (1863): The Aeronauts of the Solenhofen Age.- *Geologist*, **6**: 1-8.
- Marsh, O.C. (1877): Introduction and succession of vertebrate life in America.- *Amer. Journ. Science*, **3** (14): 337-378.
- Marsh, O.C. (1880): Odontornithes. A monograph on the extinct toothed birds of North America.- *Mem. Peabody Mus. Yale Coll.*, **1**: XV + 1-201.
- Meyer, H.v. (1865): Fossiles Gehirn von einem Säugethier aus der Nieder-Rheinischen Braunkohle.- *Palaeontographica*, **14**: 37-39.
- Mitchell, E. (1989): A new cetacean from the Late Eocene La Meseta Formation, Seymour island, Antarctic Peninsula.- *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46** (19): 2219-2235.
- Nopsca, F. (1917): Die Riesenformen unter den Dinosauriern.- *Centralbl. Min. Geol. Paläont.*, **1917**: 332-351.
- Owen, R. (1872): On *Dinornis*. Part 16.- *Trans. Zool. Soc. London*, **7**: 381-396.
- Pompeckj, J.F. (1920): Das angebliche Vorkommen und Wandern des Parietalforamens bei Dinosauriern.- *S.-B. Ges. naturf. Freunde Berlin*, **1920**: 109-129.
- Pompeckj, J.F. (1921): Besaß der Dinosaurier *Triceratops* ein Parietalforamen.- *S.-B. Ges. naturf. Freunde Berlin*, **1921**: 1-13.
- Radinsky, L. (1971): An example of parallelism in carnivore brain evolution.- *Evolution*, **25**: 518-522.

- Radinsky, L. (1976): Oldest horse brains: more advanced than previously realized.- *Science*, **194**: 626-627.
- Radinsky, L. (1977): Brains of early carnivores.- *Paleobiology*, **3**: 333-349.
- Schlüter, T., Kohring, R. & Mehl, J. (1992): Hyperostotic fish bones ("Tilly bones") from presumably Pliocene phosphorites of the Lake Manyara area, northern Tanzania.- *Paläontologische Zeitschrift*, **66**: 129-136.
- Seyfarth, E.-A. & Buchholtz, E.A. (1997): Tilly Edinger (1897-1967): Begründerin der modernen Paläoneurologie.- *Neuroforum*, **3** (4): 140-142.
- Sickenberg, O. (1931): Morphologie und Stammesgeschichte der Sirenen. 1. Die Einflüsse des Wasserlebens auf die innere Sekretion und Formgestaltung der Sirenen.- *Palaeobiologica*, **4**: 405-444.
- Simpson, G.G. (1927): The brain of Jurassic mammals.- *Am. J. Sci.*, (5) **14**: 259-268.
- Smith, G.E. (1902): Descriptive and illustrated catalogue of the physiological series of comparative anatomy in the Museum of the Royal College of Surgeons of England.- 2. Auflage, London.
- Snell, O. (1891): Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten.- *Arch. Psychiatr. Nervenkr.*, **23**: 436-446.
- Starck, D. (1955): Die endokraniale Morphologie der Ratiten, besonders der Apterygidae und Dinornithidae.- *Morphol. Jahrbuch*, **96**: 14-72.
- Starck, D. (1963): „Freiliegendes Tectum mesencephali“ ein Kennzeichen des primitiven Säugerhirns?- *Zool. Anz.*, **171**: 350-359.
- Voigt, E. (1960): Über einen mutmaßlichen fossilen Harnstein (Urolith) aus der Oberen Kreide.- *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*, **29**: 85-94.
- Wellnhofer, P. (1991): Pterosaurs.- 1-192 (Crescent Books) new York

APPENDIX

I. Tilly Edinger und ihre Rolle in der Society of Vertebrate Paleontology (SVP)

Vorgeschichte

Naturwissenschaftler haben sich schon seit jeher in Zirkeln oder Kreisen getroffen, um gemeinsam zu diskutieren, Dispute auszutragen oder einfach nur Informationen auszutauschen. Auch Geologen und Paläontologen führten diese Tradition fort. In Nordamerika hatte Silliman schon 1819 in Yale eine geologische Gesellschaft ins Leben gerufen, die bis 1830 unter dem Namen American Geological Society geführt wurde, ehe sie wieder aufgelöst wurde. Einige zusätzliche neuere Gesellschaften nordamerikanischer Geologen wurden gegründet und verschwanden erneut, bis sich endlich 1847 die American Society of Geologists and Naturalists (ASGN) mit vielen anderen kleineren, teilweise nur lokalen naturwissenschaftlichen Gesellschaften der USA, in denen auch Paläontologen mitwirkten, zur bis heute bestehenden American Association for the Advancement of Science (AAAS) zusammenschlossen.

Geologen und Paläontologen gründeten jedoch 1888 aus dieser Vereinigung heraus eine eigenständige Gesellschaft, die zur umfangreichsten und größten geologischen Vereinigung, der „Geological Society of America“ (GSA), avancierte. In ihr waren Geologen und Paläontologen gleichermaßen vertreten. Erstaunlicherweise waren es nun ausgerechnet die Wirbeltier-Paläontologen, die sich in dieser Riesenorganisation zu wenig repräsentiert fühlten, und 1901 eine eigenständige „American Society of Vertebrate Paleontologists“ (ASVP) gründeten. Ein Jahr später, im Dezember 1902, erfolgte in Washington D.C. das erste offizielle Treffen, dem S.W. Williston als Präsident und O.P. Hay als Sekretär vorsahen. Bis 1908 folgten alljährlich gegen Jahresende Treffen der ASVP, deren folgende Präsidenten Henry F. Osborn und William Barryman Scott waren. Anlässlich des 7. Treffens in Baltimore

kam es zu einer folgenschweren Fusion der ASVP (damals mit 45 Mitgliedern) mit den übrigen Paläontologen, die bis dato mehr oder weniger unorganisiert in der GSA vertreten waren. So wurde der Dezember 1908 zur Geburtsstunde der Paleontological Society, der bis heute weltweit größten nationalen Organisation von Paläontologen. Die Wirbeltier-Paläontologen, die sich so um Eigenständigkeit bemüht hatten, waren von der erheblich größeren Mitgliederzahl der Invertebraten-Paläontologen mehr oder weniger vollständig absorbiert worden.

Bis 1923 schienen im Verlaufe der Treffen der PS, die gewöhnlich im Rahmen der GSA standen, die Wirbeltier-Paläontologen noch eigenständige Arbeitskreis-Treffen durchgeführt zu haben. Aber erst 1934, anlässlich des 26. Meeting der Paleontological Society in Rochester, NY, organisierten die zehn anwesenden Wirbeltier-Paläontologen (von 90 insgesamt) einen ständigen Arbeitskreis ohne besonderen Status, der Section of Vertebrate Paleontology of PS genannt wurde. C. Stock und A.S. Romer wurden als Verantwortliche gewählt. Die Vorträge, die auf diesen Treffen gehalten wurden, erschienen als Abstracts in Proceedings-Bänden, die von der GSA großzügig finanziert wurden.

Im Dezember 1940 wurde in Cambridge/Mass. die Society of Vertebrate Paleontology, die SVP, gegründet, die sich im Verlaufe der kommenden Jahrzehnte zur größten wirbeltierpaläontologischen Organisation weltweit entwickelte. Tilly Edinger war zu diesem Zeitpunkt gerade ein halbes Jahr in Cambridge und eher unvermittelt und zufällig in dieses historische Ereignis einbezogen worden (Kohring 1997, Kreft & Kohring 1997). Dennoch nahm sie nicht nur das Zusammengehörigkeitsgefühl sofort dankend an, sondern fühlte sich auch verantwortlich, den im Namen (durch Weglassung des Zusatzes American) ausgedrückten internationalen Charakter der SVP in die Realität umzusetzen.

27. und 28. Dezember 1940: Gründung der SVP

Das Organisationstreffen (Charter Meeting) fand am 28. Dezember in einem Vortragsraum in den Biologischen Laboren der Harvard University in Cambridge statt. Es war das 7. Treffen der Section of VP in the PS und gleichzeitig das letzte. Bereits am Tage zuvor hatten sich die anwesenden Wirbeltier-Paläontologen beratend getroffen.

Dieses Charter Meeting ist auch als Photographie erhalten. Es zeigt die meisten der Gründungsmitglieder. Alfred Sherwood Romer, der bei dieser Gelegenheit als erster provisorischer Präsident gewählt wurde, und George Gaylord Simpson, der die Position eines provisorischen Sekretärs innehaben sollte, stehen auf diesem Bild in vorderster Reihe, direkt an einer Tafel, auf der einige Skizzen von Reptilienschädeln erkennbar sind. Die übrigen abgebildeten Teilnehmer sind fast alle namentlich bekannt, Tilly Edinger ist die einzige Frau, die auf dem Photo erkennbar ist. Sie sitzt, wie immer, in vorderster Reihe. Zwei weitere Frauen wurden als Charter Member, also als Gründungsmitglieder, genannt, nämlich Anne Roe Simpson, die Frau von G.G. Simpson und Romers Sekretärin Nelda Wright, zu der Tilly zeitlebens ein gespanntes Verhältnis hatte. Auch dieses beiden Frauen haben die während des Treffens erarbeitete Konstitution unterschrieben.

Tilly Edingers Aufgaben in der SVP

Tilly Edinger war keineswegs eine passive Teilnehmerin, die gelegentlich an den Tagungen teilnehmen würde. Stattdessen zeichnete sie sich von anfang an als höchst aktives Mitglied aus, das später sogar zur Vizepräsidentin und schließlich auf der 23. Jahrestagung im November 1963 in New York zur Präsidentin (als erste Frau) der SVP gewählt. Zunächst begann ihre Karriere in der Gesellschaft jedoch als Editorin. Sie sammelte Nachrichten und Briefe, um sie im News Bulletin der SVP zu veröffentlichen. Das war eine höchst informative Reihe, in der allerlei Neuigkeiten aus dem Bereich der Wirbeltier-Paläontologie veröffentlicht wurden und dem Informationsfluß diente. Nachdem sie einige Jahre die Informationen des Bundesstaates New England gesammelt und verarbeitet hatte, wurde sie ab 1947 zuständiger Editor of Foreign News. Dies und ihr Einsatz für europäische Kollegen umreißt die wichtigsten Rollen, die Tilly Edinger in der SVP gespielt hat.

Im September 1945 schrieb sie an den seinerzeit bedeutendsten deutschen Wirbeltier-Paläontologen, Friedrich Freiherr von Huene, daß die SVP in den USA und Kanada

inzwischen etwa 250 Mitglieder hätte¹ und forderte Mitgliedschaften auch von nicht-amerikanischen Kollegen: "A list of prospective foreign members has been made by a committee consisting of Horace E. Wood, Camp, and myself; it was published in the Bull. Soc. Geol. Amer. It won't be long now, I hope, until you can be asked to join. Although the fee is only \$ 1 a year we publish a mimeographed 'News Bulletin' (3 - 4 no.s a year), = news about all members. I am one of the 'regional editors', the New England editor - that is, I collect the news from the N.E. members, and also from letters we get. 'News from abroad' is now several pages in each number." Damit waren ihre beiden Aufgaben in der SVP kurz umrissen. Vor allem ihr Engagement bei der Integration europäischer, und hier vor allem deutscher Kollegen, verdient große Beachtung.

Obgleich die SVP auf den einengenden Zusatz 'American' verzichtet hatte, waren Mitglieder lediglich aus den USA und Kanada (nur 6 Mitglieder) zugelassen. Kurz danach wurden bereits erste 'foreign members' aufgenommen. Welche Vorgänge die Aufnahme deutscher Wirbeltier-Paläontologen verhindert hatten, ist bislang völlig unbekannt, geht aber aus den Briefen von Tilly Edinger recht genau hervor.

An Otto Schindewolf (der kein Wirbeltier-Paläontologe war) schrieb Tilly am 14. Juli 1947: "Während des Krieges hat ein Committee on Foreign Membership (Camp, H. E. Wood, Edinger) eine Liste zukünftiger for. members aufgestellt und im Bull. Soc. Geol. Am. veröffentlicht; Sie sind natürlich dabei. Wir haben jetzt ungefähr 300 Mitglieder, davon sind 1 Dtzd die ausländischen, die bei der Jahresversgl vorige Weihn. vorgeschlagen wurden. Nur dann kann man ernannt werden. Ich werde Sie kommende Weihn. vorschlagen und dann werden Sie ernannt. Mitgliedsbeitrag ist \$ 1 (one!) jährlich; und da Sie bis dahin kaum werden Geld schicken können, muss es die Gesellschaft tragen - denn diese bittet Sie ja schon jetzt um Ihre Dienste." Diese Dienste bestanden vor allem darin, die Informationen deutscher Wirbeltier-Paläontologen zu sammeln, um sie Tilly Edinger, die inzwischen zum Editor of Foreign News des News Bulletin ernannt war, zuzuleiten, also gewissermaßen Tillys verlängerter Arm nach Deutschland zu sein.

Die Aufnahme europäischer Paläontologen in die SVP schien relativ unproblematisch zu erfolgen, die Wahl von A. Smith Woodward zum Beispiel ging ebenfalls auf Tillys Engagement zurück. Jahre vergingen jedoch, ohne daß deutsche Wirbeltier-Paläontologen in die SVP aufgenommen wurden². Im Januar 1948 schrieb Tilly an F. von Huene: "...und die Frage der Ernennung deutscher Mitglieder aufgebracht. In 1. Linie Huene - das war sofort allen recht. Dann brachte Dor. Reed Stromer auf (den sie dadurch 'kennt', dass ich ihn ihr für Paketschicken angab), Widerspruch wurde laut, und es soll eine allgemeine Unruhe mit Gerufe 'Where is Tilly, where is Tilly?' gegeben haben, und die ganze Sache wurde einem Committee übertragen, zu dem ich auch gehöre; aber ich habe, ausser bei jener Abendgesellschaft bei Simpsons, nichts von der Sache gehört."

Die Lage blieb weiterhin unverändert. Im März 1949 schrieb sie erneut an von Huene: "Nein, die SVP hat noch keine deutschen Mitglieder gewählt. Die FRAGE kam auf, als in der letzten Sitzung - als ich und viele Andre schon weggegangen waren - Welles Sie vorschlug; mir erzählte dann abds (am 13. Nov. !³) jemand, ich glaube Loris Russell, es sei nichts beschlossen sondern ein Committee für diese Frage ernannt worden, zu dem auch ich gehören werde. Das ist das Letzte, was ICH von der Sache gehört habe. Aber es kann ja auch erst bei der nächsten Tagung (Nov.) über das beschlossen werden, was das Comm. vorschlagen wird.. Ich muss sowieso dieser Tage an Horace E. Wood schreiben und da werde ich mal fragen - er ist glaubich chairman des Committee; er war chairman des 'Comm. on prospective foreign membership' (während des Kriegs), und die Mitglieder waren Camp und ich."

Kurz vor der 1949er Jahrestagung, im Oktober, schien es wieder nichts mit der Aufnahme deutscher Paläontologen zu werden. In einem Brief an von Huene ereiferte sie sich: "Einen

¹ Die genaue Mitgliederzahl der SVP von 1945 ist nicht bekannt, für 1944 waren 263 Mitglieder eingetragen, der nächste überlieferte Wert (für 1947) ist 304.

² Es waren allerdings im Dezember 1947 mit Martin F. Glaessner und Walter Georg Kühne bereits zwei Exil-Deutsche aufgenommen worden, Tilly Edinger selbst war zur Gründung auch noch Deutsche.

³ ihr 51. Geburtstag.

Japaner⁴ schlägt man vor - und das mystische Committee on prospective German members liegt im Dornröschenschlaf....Als ich neulich in New York war, hatte ich die grosse Freude, Charles Camp (Berkeley) endlich zu treffen - [...] Nach unsren beiderseitigen Aufschreien: Na ENDLICH treffen wir uns mal, wandte er sich belustigt an die Herumstehenden und sagte: We are colleagues not only in VP, also in bibliography, and we sit on the same committee together - - Da hakte ich gleich ein; ich dachte, endlich erwische ich obbesagtes Committe, nachdem der Chairman H. E. Wood 2 Briefe von mir nicht beantwortet hatte. Na und was meinen Sie, Camp hatte von dem Kommitte überhaupt noch nie gehört !.....Sie erinnern sich vielleicht, dass ich erzählt bekam, dass am Ende der letzten Nachm.-Sitzung vorigen Nov., als ich schon weg war, dies Wood-Camp-Edinger Comm. beauftragt wurde sich über deutsche Mitglieder schlüssig zu werden. Sie sehen, W. hat Camp noch nicht mal informiert !! Nun ist es auf jeden Fall zu spät - denke ich wenigstens; die Tagung ist wieder 11.-13. Nov., in Texas, was mir zu teuer zu erreichen ist, aber Camp wird dort sein und 'get going' Horace Wood. Er fand es so wichtig, dass wir nach Newark telefonierten und Wood zwingen wollten, den nächsten Tag uns in NY zu treffen ! W. war aber out of town in den Tagen."

Erst nach der erwähnten Tagung, im Dezember 1949 kam es zu einem Treffen mit Wood und es zeigte sich, daß die Verzögerung keineswegs beabsichtigt war. In einem Brief an von Huene schilderte sie im Januar 1950: "....damit Sie nicht weiter aus dem Verhalten des SVP-Committee schliessen, 'dass wir Deutsche noch auf längere Zeit hinaus völlig ausgeschaltet sein werden'....es ist sooo anders in diesem Fall " ! [.....] Horace E. Wood arbeitet jeden Freitag im AMNH, sah mich dort im Dez. und sagte wir wollen zusammen lunchen. Nun habe ich dort zwar Tag für Tag solche Einladungen abgelehnt und stattdessen schnell ein Brot und Radieschen bei der Arbeit gegessen, aber DA sagte ich zu; und als ich dann übers Essen weg sagte 'Horace, what is this legendary Committee on prospective German members ?' antwortete er: 'This luncheon is its first meeting.' Er hat sich zu entschuldigen versucht, dass er von der Nominierung des Comm. (nur er & ich - kein Wunder, dass Camp nichts davon wußte) Nov. 48 bis dann, Dez. 49, 'never had the time to think about it all' [...] Also diese Sache ist weiter nichts als SCHLAMPEREI." So konnte im November 1950 in Washington mit Friedrich von Huene erstmals ein deutsches Mitglied in die SVP nominiert werden. Sehr lange hat sich übrigens die Tradition erhalten, daß Wirbeltier-Paläontologen, die in die SVP aufgenommen werden möchten, nicht eigenständig eintreten können, sondern nominiert werden müssen, und zwar von einer Person, die bereits Mitglied ist, die Nationalität spielt aber überhaupt keine Rolle.

Auf den Jahrestagungen der 50er Jahren waren, trotz wachsender Mitgliederzahlen, wohl vor allem aus Kostengründen fast ausschließlich die Amerikaner anwesend und nur selten verirrten sich die japanischen oder europäischen Kollegen auf den Meetings, die alljährlich nur auf dem amerikanischen Kontinent stattfanden. Solange die Teilnehmerzahl noch einigermaßen übersichtlich blieb, konnten alle Anwesenden auf Gruppenphotos abgebildet werden, und einige davon sind überliefert. Tilly Edinger steht dabei stets in der vorderen Reihe, so auf den Bildern von 1948 (vergl. Kreft & Kohring 1997) und 1953 (vergl. Kohring 1997).

Es gibt zahlreiche Bekundungen, aus denen sich schließen läßt, daß die Wirbeltier-Paläontologie für Tilly Edinger ein Ersatz für die verlorengegangene Familie war. Sie schien im wahrsten Sinne des Wortes mit ihrer Wissenschaft verheiratet zu sein. Einmal zitierte sie einen Satz ihres Chefs Romer, der nach seiner ersten Europa-Reise geäußert hatte, "he had long known that American VP's [= Vertebrate Paleontologists] are a family; and now he knows that the world's VP's are a family. So do I." In einem Interview, daß sie 1958 mit der deutschen Reporterin Irmgard Bach (Radio Bremen) führte, erinnerte sie sich an die SVP-Tagung 1948 in New York: "Wir hatten nämlich am letzten Abend einer Tagung, 25 Kollegen, in einem Restaurant in New York gegessen und auf einmal, während des Essens, hatte ich das Gefühl: das hab' ich schon erlebt, wo, wie, wann, mit wem ? Meine erste Idee war: Paläontologische Gesellschaft. Dann sah ich aber diese Tafeln bei den Tagungen in Deutschland vor mir, wo oben am Tisch die ordentlichen Professoren saßen, danach die außerordentlichen Professoren, und ich kleiner "Mops" hätte also nicht zwischen dem

⁴ es handelte sich dabei um Dr. Fuyuji Takai, Geological Institute der Tokyo University.

Professor von Columbia und dem Professor von Yale gesessen. Im selben Moment wurde mir klar: an dem ganzen Tisch saß niemand, den ich nicht mit Vornamen anredete, und plötzlich wußte ich, an was ich mich unbewußt erinnert hatte: es waren unsere Familienzusammenkünfte, die Treffen der Edingers an der Bergstraße.“ Die SVP war für Tilly Edinger damit mehr als nur eine Organisation, in der sie ihren geliebten Beruf adäquat repräsentiert sah. Die SVP war vielmehr ihre Familie, und daß sie sich um die Internationalisierung dieser Gesellschaft bemüht hatte, mag mit der Aufnahme ihrer noch aus Vorkriegszeiten bekannten deutschen Kollegen mit einer Art von Familienzusammenführung vergleichbar sein.

II. Drei Vorträge von Tilly Edinger auf den Jahrestagungen der SVP

Tilly Edinger hat häufig an der Annual Meetings, den Jahrestagungen, der SVP teilgenommen, die in den USA und Kanada stattfanden. Anders als auf vielen heutigen wissenschaftlichen Symposien und Tagungen, bewahrte sich die SVP über lange Jahre eine sehr private Atmosphäre, die sich auch darin äußerte, daß die Anwesenden nicht nur wie üblich aktuelle Forschungsergebnisse vorstellen, sondern auch über Probleme und Schwierigkeiten sprechen und vor allem aktuelles Material diskutieren konnten. Angesichts der wachsenden Teilnehmerzahl ist dies heute auch in der SVP nicht mehr so. Aber die drei hier abgedruckten Vorträge von Tilly Edinger aus den 50er und 60er Jahren dokumentieren noch das einstige familiäre Ambiente der SVP. Sie werfen außerdem ein bezeichnendes Licht auf die problematische Entstehungsgeschichte der Bibliographie der Paläoneurologie.

SVP Annual Meeting, Pittsburgh, PA, 2. November 1959, 11.30 - 11.40:

Last time I was with you, I used all my time in this roll call to talk on one specimen, or, rather, about the dorsal side of one specimen - the side on which it is a specialized bat; and Jep⁵ then spoke about its ventral side - on which, you'll remember, it is a primitive carnivore.

Today I want to do the opposite. I'll report on a variety of things that happened during the past year, happened on the fringes of my work. They made me aware of an amazing spread into other sciences of paleoneurology, hence: of vertebrate paleontology. To illustrate this, I have selected a few occurrences - such as I hope will either interest, or amuse one or the other of you. But all of us, I think, should be pleased to see that V.P. has grown tentacles into fields of research where formerly nobody at all took any notice of us.

I'm picking examples not from publications but from the mail I get. One package made me think geologists do not know fossil brains, but I was mistaken. A letter from a Geology Department had announced they are sending the endocranial cast of a mammal, would I please determine: what kind of mammal? But the specimen was no endo of anything, it was all bone and a vertebral centrum at that. Just to be polite, I wrote back hasn't there been a mixup? But that was what had happened, and another parcel came with a pretty natural endocranial cast.

Way off from V.P., in another direction, is the Eastern Pennsylvania Psychiatric Institute, Pennsylvania Department of Welfare. From there somebody asked me to supply him with cranial capacities of fossil Equidae, cubic centimeters please, instead of the linear measurements he had seen in my horse brain paper. He did not seem to have noticed how much bone is left on the natural endocranial casts, and how incomplete they are, or crushed.

One of 4 physiologists who consulted me does a very original kind of experimental study on the sulci of the cerebral cortex in carnivores. He believed that I'd know whether their details are inherited. What I did know, and he did not, is that on this subject a lot of work has been done outside the U.S.A., using dogs; and I could supply references.

But another physiologist wrote: his special interest is „history of the olfactory system“, an asked me about the role of the amygdaloid nucleus. That was a question quickly answered: I am a paleontologist, and we have no nuclei in paleontology.

⁵ Glenn Jepsen (Princeton).

Then there was a „Research Fellow of the National Heart Institute“ with address, however, Zoological Department, UCLA. He is studying reptilian physiology, and thereby hopes to shed light on the origin of endothermy. I could set him right on one of the ideas he put before me in a letter. He can not correlate the development of endothermy with what he called “the disappearance of the parietal eye in birds“. It was not „in birds“ that the parietal eye disappeared. The last archosaurs which had a parietal eye lived in the earliest Triassic, lived eons before the archosaur that evolved into a bird.

The Institute for Geology and Paleontology in Freiburg asked would I like to study their natural endocranial cast of a cetacean from the Eocene of Egypt. Would I, indeed! But what they sent was just another endocast of the catfish, *Fajumia*. They must be growing wild in the Fayum Eocene - I have seen so many of them, and several figure in the literature. From that shipment, I got nothing but one more card in my catalogue of fossil brain specimens - because there is nothing to study on a *Fajumia* endocast. They are rhomboid lumps of stone that do not show any feature of a brain - they can not; in all fishes that are not tiny, a small brain lies in a vast endocranial cavity, cannot influence its shape.

The reason why I mention this other skirmish with geologists is this. A paleontologist knows from handling endocranial casts of fishes that they do not have the shape of brains; but it is of course zoology that has established the fact, the vast spaces between brain and cranial walls in fishes. When I mentioned to Bobb Schaeffer that Millot and Anthony were mistaken when they wrote that this phenomenon is unique in *Latimeria*, Bobb said it is my duty to write to Paris about it, and at once! because the skull and brain parts of the *Latimeria* monograph are now in preparation. I did, in the form of modestly asking: they do know.....And promptly, Millot and Anthony „implored“ me (they used that word: „nous vous implorons“) for more data. To do that, I only had to look over the cards, in one of my catalogues, in the section called: brain-to-skull relations.

An urgent airmail letter came this September from the Cape Haze Marine Laboratory in Florida. A skin diver had explored a cave - with stalactites, but now its floor is 35 to 40 feet under water; the Florida coast has sunk that much. He had found, on and below the cave floor, burnt wood which was carbon-dated as almost 10,000 years old, deer artifacts, and bones of at least 6 human individuals; and inside one of the human skulls was the brain! (It isn't quite so exciting anymore since yesterday evening somebody addressed me on the 17th floor of the Penn-Sheraton Hotel - turned out to be a man who had last week carbon-dated the human bones, and told me their age is only 700 ± 20 years.⁶)

I had been written to because they thought I am „interested in the brain structure of ancient Man“. This I am not; and I also know structure is never preserved. I got involved nevertheless because the gist of the first letter was: we had the brain taken out of the skull by a neurosurgeon - what should we do now? I could give advice because of still another part of my catalogues, this one under the heading „Preservation of brain matter“ in nature. Those marine biologists are not, or are not yet interested in all the kinds of such occurrences - the literature begins with a 1790 paper on a Paris cemetery that had been used for more than 600 years and where the corpses that had remained dry contained the brain, transformed into adipocere. Then there are the lumps extracted from crania of frozen mammoths, literature since Adams 1807. But I was asked to rush to Florida my reprint of a 1958 paper on the brain remnants of a man buried in peat, presumably some 1900 years ago; that is a German paper, 27 pages quarto, in which are described the most modern methods for the study of such decayed lumps - chemical, microscopic, etcetera.

You may wonder why do I mention here these catalogues, even though their existence does help those various kinds of non-paleontologists. I am now approaching the explanation. I have told you only selected items from that part of my information business which uses my fringe-catalogues. I've been leading up to my strictly paleo-catalogues, and a problem about them that worries me.

I did mention the one that consists of cards for the endocranial cast specimens, with collection where each is, and references if published. The other is an annotated catalogue of the literature on fossil brains - now about 950 cards. It increases rapidly because nowadays

⁶ Handschriftliche Notiz von T.E.: „P.S. 29. Nov.: falsch - diese nicht von dem Fundort.“

V.P.s do so often what was formerly an exception; example: when Malcolm McKenna at last had, and prepared a skull of the mysterious Oligocene mammal Chadronia, he promptly, also, made its endocranial cast.

I am using these catalogues all the time, and work at keeping up to date at least the literature part. I see that they should be made available to others, and for that I need help.

For example: Some of you probably have seen that in last year's second Mammalia volume of the *Traité de Paléontologie* there is added, to the usual description of each order, a chapter on its fossil brains if such are published. But nobody has seen how many evenings I had to sit at my typewriter while those 17 chapters were being written... I had to answer the author's question, most of which she would not have asked if she had my catalogues at hand.

Or - take the postcard from Professor Hofer, a zoologist who is writing a „Phylogeny of mammals“ together with our Austrian colleague, Thenius. Here is what he wrote, airmail: „In the Goldstein-Festschrift, 1949, p. 11, you mention an endocranial cast of a mammal-like reptile; which form did you have in mind, where is that brain figured, and where is the specimen? Please, please, answer right away, I need it for the book.“

See what I mean? I hope I have kept out of my voice that all that kind of mail annoys me (I've kept a note written last year about one, one day's mail a: a letter from Switzerland: is there any literature on fossil beaver brains? and do you happen to know whether Recent beaver brains are published - b: from Japan: re discovery that Balaena ear labyrinth lacks cetacean characteristic: where can I get fossil mysticete earbones? - c: from England: when in the history of primates did the temporal lobe of the brain become so important?)

It doesn't bother only me to have to write to Hofer: Owen so-and-so, Simpson so-and-so; it is bother also for the Hofer et alii that they cannot look it up themselves.

My mail constantly hammers deeper my conviction that at least the annotated catalogue of paleoneurological literature must be published. The problem that I put before you is: Who can put it into published shape?

I can not. On the one hand, I am getting old, and slower than ever. On the other hand, I have a dozen half-written papers, on subjects ranging from Agnatha to Man. These, only I myself can finish and, honestly, very much want to get on with.

To lick the catalogue into shape can be done not by just anybody; but he/she should be a V.P., particularly as the specimen catalogue is not well kept. That person should also be able to check in libraries, and should not be a dictatorial editor but allow me to have an option.

Al Romer believes the National Science Foundation would give a grant to such a co-author of my bibliography and specimen catalogue.

I had my eyes on my office neighbor Clayton Ray; he shares my interests; he is as finicky as I am about, for example, correct spelling not only of English but also of foreign words; and he has published a booklet quite similar to what I have in mind, the bibliography etcetera of the fossil vertebrates of Florida.

But now Clayton moved to Florida. Please - either talk him into using next summer's vacation for that job - that's his own, but very vague idea; or introduce me to a person similarly well qualified to co-produce a publication that will be used, really used, all over the world.

SVP Annual Meeting, Chicago, 31. Oktober 1961:

The present state of paleoneurology

Some of you may remember that at the 1948 meeting the S.V.P. said a unanimous ay to a motion moved by Horace Wood. As I remember it, it was, literally: „That Tilly shall be forced to rewrite, in the English language, her *Die fossilen Gehirne* of 1929“.

It was then granted that this would take considerable bringing up-to-date. In consequence, S.V.P. presidents helped me to get travel funds for a checkup on fossil brains, in this country and in Europe. Hence I feel it is an S.V.P. project I was charged with and have still not delivered.

At last I can say that in a year or two you will get what Horace really had in mind: a comprehensive survey of the work done in paleoneurology, as a basis for future work. It will not be the book we then imagined could be written; it will have the shape of an amply annotated bibliography of paleoneurology, 1804 to 1962. It will have an introduction to that science, which I am writing, and a systematic index by the coauthor, Clayton Ray.

I want to explain why I have become convinced that, in the present state of paleoneurology, this is the only way to deliver what was desired in '48 — and since. Indeed, what I am here reading to you I will have mimeographed: it is a letter to answer all such inquiries.

That 1929 survey of mine was a rather childish compilation. But, in its aim it can be compared with Lambrecht's incomparable *Handbuch der Palaeornithologie*, 1933: an account of what was known in the respective section of V.P., so arranged and so written as to be understood by both paleo- and neo-zoologists. In the meantime, many more fossil bird bones have been found than endocranial casts prepared. However, it was not because of an increase in concrete material that the need was felt in '48 for a new comprehensive survey of paleoneurology. It was because there had begun a sort of abstract change. Now, paleoneurology is having a period of explosive macro-evolution.

New problems turn all the time, new views are gained. Take this: when Ørvig visited us this summer, he said to me: „Greetings from Jarvik; he has found paired pineal organs in still another early crossopterygian: your guess was right“. - Or this: when in '48 one brain of one small *Eohippus* was added to the primitive brains of early Tertiary mammals published previously (i.e. in times less interested in paleoneurology), it was widely cited as showing that all early mammals had unspecialized brains; some contradictory Eocene evidence was disregarded. Now we have from the Paleocene a modern, a bat's brain. - And this: our own much-vaunted brain has now come to be regarded as the last-evolved of human characteristics.

There is now such an expansion of aspects and also of material, and of literature concerned with fossil brains, that the situation is just too fluid for such a text to be written as we thought possible a dozen years ago.

That state of flux is only in part reflected in the fact that in 1929 I knew of only 250 paleoneurological papers, while the bibliography now stands at practically 1200. This includes old papers which I had overlooked. (It also includes some 200 cards kept in a separate „Hominoidea“ catalogue; that is a particular sort of literature, most of it not pure anatomy.) But: during Clayton's summer in Cambridge, 45 new relevant publications arrived, either in the museum library or in my mail; and among the titles I have added in the meantime there are forty-seven 1960 and 1961 publications.

The newest volume of the *Traité de Paléontologie* contains several articles that are pure paleoneurology. Again, that is not what I mean by explosive evolution; expansion into such a handbook merely shows that, in vertebrate paleontology, brains now belong. What I mean is this: we have in the bibliography, on the one hand, a 1959 paper from the *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists* and, very much on the other hand, a 1960 paper from the *American Journal of Psychiatry*. Further, my own two 1961 papers are in predominantly medical periodicals; of neither journal had I even known it exists; but each of them asked me for something about fossil brains.

You see, in 1929 I wrote that the neurology corner of the paleontology field is not plowed as much as it deserved. Its present conditions is utterly different. That littlest of V.P. acres is swamped with so much fertilizer from so many sorts of brilliant minds that now is not the time to write a book about it all. But it is high time to get out a bibliography.

Even the splendid *Traité* volume that I mentioned shows that the present expansion is too fast for any writer to keep track of it in all directions. A mere bibliographer can do that, I believe, especially when she has a specimen catalogue at hand. The *Traité* contains a seemingly comprehensive list of fossil Artiodactyla whose brains are known: 35 genera. According to my catalogues, however, the present count is 51 - and that will be seen at a glance in Clayton's index to our bibliography.

As you may have seen in the S.V.P. Bulletin, Al Romer convinced the National Science Foundation that the job is too big for me. The NSF gave me Clayton Ray for three months of delightful collaboration last summer, and we will have at least that again next year.

After that first period, there was not much to show in annotations completed. My catalogues were assembled for my own use. Many of my annotations were in the German language - written, before Clayton was ever born. What we mainly did together was to discuss and decide on a presentation most useful for others. We have dropped references to endocranial features in genera of which endocranial casts are now known. We are adding some textbooks (of interest, at least, historically) and some papers not about fossil brains proper but, e.g., parietal eyes (pineal organs now being so much studied in zoology and medicine). Our biggest decision has ambitiously changed the aim of our project.

It is this: The annotations will not be just abstracts of what is paleoneurology in a publication. There will be added, in brackets, criticism, corrections, and additional information either about the respective specimens themselves (anatomical or otherwise: specimens never existed as figured, or: specimens destroyed in the war), or about unpublished brains of the respective genus. This is all taken from the notes I made on the innumerable endocranial casts I have studied. That way we believe we can provide all the information anybody needs to go on from the present state of paleoneurology.

I must give you a few examples to quickly illustrate what we attempt to produce.

An 1883 paper figures natural endocasts of „that ancient crocodile, the Gavial du Mont-Aimé“. In brackets after the two-sentence abstract, you will find genus and species name, plus what did not seem important then but is now: geologic age.

Fragments of stone endocasts have been regarded as representing whole brains of extinct animals, with consequent weird conclusions. Brackets explain the errors.

Simpson, 1937, figures an endocranial cast of Ptilodus, and that is still the only published brain of a multituberculate. Actually, George did not have such an endocast. His figure is a composite reconstruction based on some endocast surfaces that are exposed in four crushed skull specimens. He found that the resulting brain would have been „extraordinarily different from those known in any other group of mammals“. The bracketed addition to the abstract will say: he was right! in every bit; there is now in Princeton a natural endocast of an Ectypodus with all those features that were surprising in 1937.

I have given you this report for several reasons, one of them personal. Ever since I accepted the task, I've faced this meeting with a bad conscience - and I do want to say out loud that this is over. Clayton and I will deliver what is wanted, in a form which, in my opinion, is the best in the present state of paleoneurology. Another purpose is this: Those fossil fish brains in the petroleum journal would probably not have been in the bibliography had not Stan Olsen written me a postcard when he saw the paper. Such postcards I got often in my former life, mostly from Lambrecht and Stromer. Please take this hint. Further, I have reported so that from all the experience and wisdom assembled here may come a suggestion, or a special wish, regarding our ultimate product. Tell Clayton or me.

SVP Annual Meeting, New York, 20. November 1963:

At last year's meeting, I am told, real speeches were read - as Al Romer put it, canned speeches. He did not like it, and I was embarrassed because I had just when told the Paläontologische Gesellschaft that S.V.P. meetings are annual roll calls, that we report informally on something or on everything we are currently working on, and hear others' opinions.

I'll stick to our original customs. I'll report some bits of news from four of my dozen running projects. Canned yes, that is: written down - least I chat to long.

No. I is what I brought up when I saw you last, two years ago: weirdly swollen but normal fish bones, the teleost bones most likely to become fossil. I mentioned them because it seemed that too many V.P.s do not know them. My suspicion has since proved agonizingly true. Right away in Chicago one of you said: oh yes he has found some as fossils, thought they were scrap, threw them away. Neontological literature about them continues to appear now

for more than three centuries. Paleontological literature of America apparently mentions them only twice: 1850, 1889. Of European literature about them, I have now quiete a stack of excerpts, and Andy Konnerth continues to help. The other day I came across a report which should convince you that paleontologists ought to be familiar with such fish „osteomas“. It is from paleoanthropology - I became involved in that because I was lured into writing a section of a comprehensive „Neuropathology“. Neanderthal man of Mentone, Italy, ate fish. The leftovers are together 50 bones. Of these 50, six are of the thickened kind; they must be almost indestructible.

Since the Chicago meeting, Stan Olsen found and sent me many of them, Pliocene or Pleistocene of Florida. By now Andy or I can usually see: this belonged on a skull, that is the enlarged part of a rib, etcetera. But: we pass around some with shapes nobody seems to have ever seen, fossil or recent. I admit I find it thrilling that one can still find fossil bones so utterly perplexing, but I'd prefer to know what they are. You here are the last hope. Because one V.P. thought they are fruits and another said: „Nuts!“, I have also consulted the Harvard Elso Barghoorn; he decided that they are nothing botanical, but, although dark brown, bones.

[P.S. Whereas no help came from forth all through Nov. 20, to 11 p.m. (I had the specimens along at the smoker), the riddle came very close to solution when next day Giles MacIntyre and Richard Lund showed me a boxful of such exostotic bones. Among these are some very similar to the Florida enigmas, but also others like the well-known ones of helmet shape, and some have inbetween shapes. Almost typical for their occurrence, no other kinds of bones had been found with them, (by Ralph von Koenigswald, in Java Pliocene).]

No. II is also something I brought up at a former meeting. But that is so long ago that nobody but I will remember: in 1950. I had then studied, in London, the little Jurassic slab with the crushed skull of *Amblotherium*, described briefly by Owen, in detail by Simpson. I thought I was bringing exciting news; I had seen lying alongside the concave cranial roof its convex endocast. In London the colleagues had promptly seen it too. I showed it to you on lantern slides. Thereafter, however, George Simpson wrote me from London that he still sees nothing on the slab except bones and teeth.

Of course it could well be that I was having fossil brain hallucinations. Still, I had twice before seen „brain“ where others had not, and neither was illusion. When my Frankfurt museum received a splendid new cast of the London *Archaeopteryx* and I wrote to London: could a certain elevation be the endocranial cast? the Keeper⁷ had first answered no, it is only one of several nodules on that slab. But soon he wrote again: it could be, come here and decide. I then found that an 1863 author⁸ had also interpreted that particular convexity as brain (as the frontal aspect of an avian brain, however), and he had to convince Owen, who had failed to see it. My other experience was with the *Orohippus* skull on exhibit downstairs; that I had seen myself a dozen times when I suddenly realized that the gap in the cranium is not filled with plaster, but is a window on the endocast.

About the possible *Amblotherium* brain, I had another worry. If the smooth convexity on the rough slab did reproduce a brain surface, that brain had combined characters I did not then know can occur together. Well, now that a figure and description are in press⁹, I need to supplement my 1950 report with only this: the unexpected, improbable features of the *Amblotherium* brain are not unique, but comparable compositions existed in other Mesozoic mammals, and in multituberculates.

No. III is the time-consuming business of being an information bureau on matters paleoneurological, or only remotely so. That I tell you once again of the letters I get is because some of the mail I received this fall can show so well how V.P., via fossil brains, keeps spreading into other sciences.

⁷ Der zuständige Kustos am British Museum (Natural History) war seinerzeit Francis Arthur Bather (1863-1934), bedeutender Echinodermenforscher und Shakespeare-Laienschauspieler. Korrespondierendes Ehrenmitglied der SNG Frankfurt.

⁸ Mackie (1863).

⁹ Edinger (1964c).

1.) In April this year, there took place in Vienna the first International Congress of Stereology. This word is not even in the newest and biggest Webster. But at that congress there was recommended a new method to study brain cavities in fossils, Röntgen-schichtaufnahmen. It is serial x-ray photographing of fossil neurocrania, but the English term is: radiographs by x-ray tomography. The author is director¹⁰, chemistry division, of an Erlangen plant of Siemens which is the German „General Electric“, and he teaches fossil-preparation methods at Erlangen University.

2.) A professor of „electro-biology and biophysical measuring techniques“, Karlsruhe institute of technology, asked this: what are the maximum diameters of motor nervous pathways in, as he wrote „paleontological animals“? do their medullated nerve fibers have nodes of Ranvier, and how large are these. I answered with five lines: sorry, fossils do not have any nerve fibers. he did not take that no for an answer, and ultimately I did help him a bit, with data found „extraordinarily interesting“: namely, relative sizes of nerve foramina in fossil bone.

3.) One object of my correspondence should concern everybody here. It just happened that it was I who was asked for advice. I do hope that somebody here can supplement my answer, sent 3 weeks ago. That letter came from the pathological institute of Heidelberg University. During excavations in a cemetery with burials from the 8th to the early 13th century, one skull was found to contain a brain becoming fossilized. It consists of some hard, fine-grained material interspersed between soft organic substances. It is an organ perhaps 1000 years old, becoming impregnated with mineral salts. I happened to be the right address to turn to only in one respect. I could list literature on the stuff found in braincase of mummies, peat corpses, and frozen mammoths; and I could report that mostly this is described as more or less shapeless lumps, with neither fibers nor minerals. Therefore I wrote that I know of no comparable specimen. I have never heard of any soft organ discovered in the process of fossilization. Please! If anybody here knows of such a case, tell me, or write to Prof. Diezel.

[P.S. This specimen is one of the reasons why I make this my chat known to more V.P.s than happened to hear my talk. I was then told of only case of possible brain preservation I had not heard of before; but that seems to be only one more instance of transformation into adipocere. - Prof. Diezel has since informed me that serial sections of a small piece of the petrifying brain show minerals and lipid remains very distinctly.]

No. IV. At the the 1948 meeting in this room, the S.V.P. voted that I should produce an up-to-date „Paleoneurology“. Now in this room there is perhaps nobody so eager to get this tool for future work as are some people in South Africa, or France, or Ohio, etc. - not to mention the editors of „Ergebnisse der Anatomie“- . And it may have become forgotten that this my maximum opus was started, as proposed by Horace Wood, as an S.V.P. project, that the S.V.P. helped sponsor me for several grants so that I could travel for years in this country and Europe to get an inventory of fossil brains, find in almost every collection more specimens than had been published, and observe (and write papers about) phenomena nobody knew of. But this is why I feel obliged to report to you once again on the state of that still unfinished business.

Reporting at our 1961 meeting, I described the preceding decade's explosive evolution of paleoneurology, and I said that therefore 1.) the requested survey of present knowledge in the field will be only an annotated bibliography, 2.) it can be expected in a year or two with 3.) one collaborator, Clayton Ray. All this is not true anymore.

1.) „An annotated bibliography“ is now a subtitle. The title is changed to, at present, „Paleoneurology 1804-1963“. In part this is because „Introduction“ keeps growing (e.g., its section „History“; for example, who were or are the people interested in fossil brains, and who those who never mentioned them, even in their textbooks?). Mainly it is because the bibliography itself has come to contain so much more than titles and abstracts. My bracketed additions include not only comment but also relevant unpublished or overlooked data.

Even some titles are inserted in brackets. A paper on the skeleton of Moropus is not itself paleoneurological, but the annotation makes it so; it notes what conclusions can be drawn

¹⁰ Wilhelm Stürmer.

from the diameters of the vertebral canal upon the spinal cord, and that there exist, undescribed, three endocranial casts of *Moropus*. Incidentally, re spinal cord, I have just changed my mind; I am now listing also such literature: the ossous neural canal reveals much more about the cord's significant diameters than is assumed. - You may never have heard that in the 1880s and 1890s, but apparently nowhere in later literature, there sort of existed a Pliocene mammal called *Chronozoon australe*, with sirenian affinities. I know about it because the type (and only) specimen is a cranial roof and its endocast. Stirton knows about it at least because I had asked that American V.P. *australe* had he seen it; he had not. I could see from the figures only that it was not sirenian. So I wrote to Jack Woods in Brisbane. He promptly studied the specimen, and we agreed. Thus the appendage to the De Vis 1884 abstract will tell what Maclay and Zittel thought of the *Chronozoon*, and that the animal must have been a large wombat, *Phascolonus gigas* Owen. - Marsh wrote 1880 and 1887 that the number one character of the order *Pantotheria* is: „Cerebral hemispheres smooth“. This can indeed be assumed; mammals so tiny do not have convolutions nowadays either. Osborn 1888 claimed that it is true of all mesozoic mammals, and later literature copied. In brackets below the respective abstract, you will be reminded of Simpson's 1927 identification of the basis of these sweeping statements; it is a fragment of the endocast of a generically indeterminable part of a Jurassic skull.

2.) A minor factor in the embarrassing delay is my having too much fun occasionally inserting literature that merely mentions a fossil brain. This I do in the Hominidae part of the bibliography which is kept separate from the rest because it is in great part not really brain anatomy. I was surprised to discover, and think it is too interesting to fall into oblivion, that a veritable flood of papers was written on the brain of *Pithecanthropus* before the endocranial cast was made! An author recently added is Friedrich Engels. He was the best friend of Karl Marx who helped write „*Das Kapital*“. Engels wrote (1879, published 1896) an article entitled „The part played by labor in the transition from ape to man“. And his concept of brain transformation is quite acceptable today. It assumes in human evolution what physiological neurologists called „feedback“. This is a term from physics, „The returning of a fraction of the output of an electric oscillation to the input to which the fraction is added at the proper phase“. In neurology, it means that sensory stimuli set up by motor acts can produce corrections in the nervous system. Engels wrote that the decisive step was freeing the hands from locomotor duties, then came working with the hands, and in correlation with that the brain was improved, then speech evolved.

3.) The main reason why the bibliography is even now not ready for typing, why there is still time for me to put in such bits of embroidery as I mentioned, is that I made a big mistake.

Working with Clayton Ray was the last drop in my conviction that a second person is needed to make the product reasonably complete and reliable. It is merely nice to have a colleague younger than I run around Greater Boston libraries with my question-marked literature cards, to find whether fossil brains do or do not play a role in this or that position. But it is indispensable that somebody checks what I have written on, at least, the title cards (at least because of my inclination to write 23 when I mean 32; the sensory input is three-two allright, but via my German-born brain the motor output is dreiundzwanzig).

My mistake was my choice for that aiding job. True, at our 1959 meeting some of you approved my choice, told me so, advised Clayton to accept my offer; but this most beloved of scientific societies has also now chosen for president a woman who to me seems unfit for that post¹¹. It was wrong to appoint as an aide in paleoneurology a man with quite different scientific projects on his mind, and with other obligations on his schedule. When after Clayton's first 3 months' help I reported to you so optimistically, neither he nor I knew that he could not return to the job for 2 years. Then, after 4 months in Cambridge last winter, he quit for good. He left me with this report; of 1406 items, 739 not checked, some of these still without annotations. Even „Typed: 152“ turned out to be disappointing; not at all the annotations typed had been brought into the final form. In part this was so because the junior author has his own ideas also on what an abstract should contain. He had not accepted the

¹¹ Tilly Edinger meinte sich damit selbst.

decisions made by the senior author in consultation with the future editor, such as: omit certain details we had noted hundred of times („fig.4“ is sufficient, delete „ventral view“ etc.).

So a Clayton-replacement had to be found, and when and if found, another grant to be asked for from the National Science Foundation whose previous two grants had seemed ample for the whole job. I had a desperate time asking colleagues, nobody knew anybody suited for the purpose. Then a visitor from the University of Kansas happened to drop in at the M.C.Z., and he saved me, saved the bibliography. It was Ted Eaton. He sent to Cambridge Joan Echols, M.A. She sort of submerged herself entirely into that part of my job assignable to a junior - even before the N.S.F. had agreed to continue support of my maximum opus. In 3 months this summer, she finished checking, and she almost finished the systematic index (603 genus cards at present).

Now the reason why the index can not yet be made complete in Lawrence, Kan., nor typing begin in Cambridge, Mass., is, unhappily, just I myself. I could not keep up with that girl's tempo. Further, when she left, there was the American Society of Zoologists' plan to print the entire neuroanatomy symposium of the Washington congress, the proposal that one should enlarge one's 20-minute talk into a 9000-word-paper. That was too tempting an opportunity to get off my mind some things that had stuck there for many years. So I still have to read, cut or enlarge dozens of the abstracts which Joan has written. This I promise to begin with right away when I get home from here.

Zur lithofaziellen Entwicklung der Raibler Schichten im Schindlerkar (Lechtaler Alpen, Österreich)

(mit 3 Abbildungen)

Frank-Hartmut Brugger & Rolf Kohring

Zusammenfassung: Aus den W Lechtaler Alpen wird vom Schindlerkar bei St. Anton (W Tirol, Österreich) ein etwa 260 m mächtiges Profil der Raibler Schichten (Trias: Karn) beschrieben und interpretiert. Es läßt drei festländisch beeinflusste Phasen mit verstärkt siliziklastischen Einträgen (Schiefertone, Sandsteine und Arkosen) erkennen, die teilweise als Allochthonite (?Tempestite, ?Seismite) interpretiert werden können. Die jeweils folgenden karbonatischen Ablagerungen (Kalke, Dolomite, Rauhewacken) weisen Merkmale wie mikrobialithische Krusten, aufgearbeitete Schlickgerölle, Wellenrippeln, Trogsschichtung und Bioturbation auf, die ein inter- bis gelegentlich supratidales Paläoenvironment belegen.

Abstract: From the western margin of the Lechtaler Alpen (Tirol: Schindlerkar) an approx. 260 m thick section of the Raibler Schichten (Triassic: Karnian) is described and interpreted paleoecologically. Three phases of dominating terrestrial input (sandstones, arkoses) can be recognized. Due to some features (fining-upward) the sandstones are interpreted as allochthonites (?tempestites, ?seismites). Carbonatic sediments such as limestones and dolomites are characterized by microbialithic crusts, wave ripples, intraklasts, trough-bedding and shallow marine trace fossils indicating inter- and supratidal paleoenvironmental conditions.

Anschrift der Autoren: Institut für Paläontologie, Freie Universität Berlin, Malteserstraße 74-100, Haus D, 12249 Berlin.

1. Einleitung

Die Trias in den nördlichen Kalkalpen beginnt mit einer (wohl basal noch in den Perm zu stellenden) klastischen Abfolge („Verrucano“), über der in einem sich langsam absenkenden Becken bevorzugt karbonatische Sedimente - Rauhewacken, Dolomite und Kalke - zur Ablagerung gelangten. Die Reichenhaller Schichten und der Alpine Muschelkalk werden in das Anis, die folgenden Partnachsichten in das Ladin gestellt. Die synchron gebildeten recifalen Gesteine (Wettersteinkalk mit Kalkalgen, zum Teil noch bis in das Karn reichend) sind mit überwiegend dolomitischen Back-reef-Ablagerungen (Partnachsichten und Arlbergsschichten) lateral verknüpft. Kurzzeitige festländische Einflüsse sind in den Sandsteinen, Tonsteinen und Karbonaten der julisch bis tuvalischen Raibler Schichten (Karn) manifestiert. Das Nor dokumentiert mit dem Hauptdolomit eine langfristige Phase flach-mariner (intertidal bis supratidaler) Verhältnisse. Generelle Angaben zu dieser Schichtenfolge (vergl. Abb. 1) finden sich in zahlreichen geologischen Werken des alpinen Raumes (cf. Barth 1968, Richter 1969, Helmcke 1974, Doert & Helmcke 1976, Bechstädt 1978, Oberhauser et al. 1980, Tollmann 1986, Scholz 1995). Die Raibler Schichten des Karn dienen in dieser Abfolge durch ihre auffällige und markante Lithologie im Gelände als Leithorizonte (Angermeier et al. 1963, Helmcke 1974). Sie haben in der Literatur dennoch eine vergleichsweise geringere Beachtung als die anderen mesozoischen Schichten gefunden. Nachdem der Begriff „Raibler Schichten“ durch v.Hauer schon 1855 etabliert wurde und v.Wöhrmann 1889 eine erste grundlegende Gliederung dieser Ablagerungen durchführte, sind es erst detaillierte Untersuchungen zwischen Lech und Inn durch Jerz (1966), zwischen Inn und Salzach durch Schuler (1968) und W von Lech bis zum Rhein durch Harsch (1968, 1969) gewesen, die ein dynamisches Bild der Raibler Schichten erbrachten.

	Stufe	Zonen	Schichten
Ober-Trias	Nor	Lac	Hauptdolomit
	Karn	Tuval	Raibler Schichten
		Jul	
		Cordevol	Arlberg-Schichten
Mittel-Trias	Ladin	Langobard	Partnach-Schichten Wetterstein-Kalk

Abb. 1: Stratigraphisches Übersichtsprofil der alpinen Trias.

Harsch (1969) führte eine Zweiteilung der Raibler Schichten durch, in dem er die beiden basalen Schiefer-ton-Komplexe inklusive der dazwischen eingeschalteten Karbonatabfolge als ersten Horizont (Horizonte 1a, 1b und 1c), die beiden nachfolgenden Karbonatkomplexe inklusive des dazwischen geschalteten Schiefer-ton-Bereichs als zweiten Horizont (Horizonte 2a, 2b und 2c) bezeichnete. Weitere Arbeiten konzentrierten sich auf lithofazielle (in den Südtiroler Alpen; Hofmann 1972) sowie mikrofazielle und geochemische (im Raum Gailtaler Alpen, Kärnten und Lafatsch, Tirol; Krainer 1985) und sedimentologische Untersuchungen (Kisten et al. 1990). Sequenzstratigraphische Arbeiten in den Raibler Schichten führten Bechstädt & Schweizer (1991) durch.

Das bereits im August 1987 aufgenommene Profil im Schindlerkar bei St. Anton (Tirol, Österreich) repräsentiert eines der westlichsten Beispiele der Raibler Schichten in Tirol. Seine geographische Lage ist Abb. 2 zu entnehmen. Da es nach den Gliederungen von Jerz (1966) und Schuler (1968) an den Nordrand der Zentralzone zu stellen ist, also noch relativ vollständig erscheint, bislang aber in der publizierten Literatur nicht näher vorgestellt wurde, soll es in der vorliegenden Arbeit beschrieben und hinsichtlich seiner lithofaziellen Entwicklung interpretiert werden.

2. Lithofazielle Entwicklung

2.1. Raibler Schichten (Jul-Tuval: Karn) (Abb. 3)

Das etwa 260 m mächtige Profil befindet sich zwischen den Orten St. Christoph und St. Anton in Tirol (Österreich) NE der Ulmer Hütte (2285 m). Durch das steile Einfallen der Schichten treten besonders die Kalkzüge als morphologische Härtlinge hervor, während die siliziklastischen Schichten zurücktreten. Das Profil läßt sich in drei größere Phasen aufgliedern, die jeweils mit klastischen Serien beginnen und mit karbonatischen Sedimenten enden. Die Grenze der Raibler Schichten zu den unterlagernden Arlbergschichten war zur Zeit der Profilbegehung von einem Schneefeld bedeckt.

1. Phase: Der basale Anteil des Profils besteht aus einer Wechselfolge von Schiefer-tonen und glimmereichen Sandsteinen und Arkosen. Pflanzenreste (vergl. Helmcke 1974: 134) konnten nicht gefunden werden. Die etwa 80 m mächtige siliziklastische Abfolge (= Horizont 1a sensu Harsch 1969) erscheint als „thickening-upward“-Phase, da die Sandsteinbänke zunehmend mächtiger werden. Wellenrippeln können in ihnen beobachtet werden. Am Top einzelner Lagen finden sich gelegentlich Spurenfossilien endobenthonischer Weichboden-Organismen. Trogschichtung kann ebenfalls vorhanden sein.

Abb. 2: Lagekarte des Schindlerkars in Westtirol. Das Profil folgt der gestrichelten Linie.

Der folgende karbonatische Abschnitt (= Horizont 1b sensu Harsch 1969) beginnt mit einer intraformationellen Brekzie aus Intraklasten (aufgearbeitete Schlickgerölle) und Konglomeraten sowie einer eingeschalteten bioturbat durchwühlten Kalklage. In dem etwa 20 m mächtigen folgenden wohlgebankten Kalk, der auch gelegentlich dolomitisch sein kann und Rauhwacken-Charakter aufweist, sind neben mutmaßlichen Korallen-Fragmenten mikrobialithische Krusten häufig. Insgesamt kann dieser Kalkkomplex als Bindstone angesprochen werden.

2. Phase: Der nachfolgende etwa 30 m mächtige klastische Abschnitt wird repräsentiert durch eine Wechselfolge von Schiefertönen und laminierten Sandsteinbänken (fining-upward), deren erosive Basis und deutliche Gradierung die Bänke als Allochthonite kennzeichnet (Tempestite?, Seismite?) (= Horizont 1c sensu Harsch 1969). Der mit 80 m deutlich mächtigere Kalkkomplex (Horizont 2a sensu Harsch 1969) weist vereinzelte Schillbänke und mikrobialithische Krusten auf. Am Top finden sich Dolomite und Kalke mit größeren Rauhwacken-Abschnitten und intraformationelle Brekzien. Vereinzelt konnten Belastungsmarken (load casts) beobachtet werden.

3. Phase: Der klastische Abschnitt ist im dritten Zyklus mit fast 20 m der geringmächtigste im Schindler-Profil (= Horizont 2b sensu Harsch 1969). Einige fossilfreie Sandsteinbänke treten innerhalb der monotonen Schiefertone-Serien dominierend hervor. Sie weisen ebenfalls Merkmale wie Gradierung und erosive Basis auf, die sie als Allochthonite i.w.S. ausweisen. Der nachfolgende karbonatische Komplex (Horizont 2c sensu Harsch 1969) besteht basal aus Kalkareniten und reinen Kalken von etwa 10 m Mächtigkeit, die in Dolomite und Rauhwacken, teils sogar mit punktuellen Gipsvorkommen, übergehen.

2.2. Anmerkungen zur Basis des Hauptdolomits (Nor) im Schindlerkar

Der über 2000 m mächtige Hauptdolomit, der im Arbeitsgebiet über den Raibler Schichten folgt, repräsentiert mutmaßlich eine Wattablagerung mit nur spärlichen Fossilgehalt. Zankl (1967) interpretierte den Hauptdolomit als Schlickbänke im Intertidal, in denen es bereits syndimentär zur Dolomitisierung kam. An der Basis finden sich stromatolithische Lagen, die jedoch häufig in brekziöse Abschnitte zerteilt sind. Die gewöhnlich eckigen, nur wenige dm-großen Abschnitte stehen in unterschiedlichsten Winkeln zueinander. Sie sind zunächst als syntektonisch erzeugte Brekzien interpretiert worden (Henkel 1960), da syn- bis post-sedimentäre Bewegungen in diesem Bereich („Raibler Band“) stattfanden (Barth 1968).

Abb. 3: Profil der Raibler Schichten im Schindlerkar bei St. Anton (Westtirol)

Im Schindlerkar hat Steiner (1987: 15) von der Basis des Hauptdolomits eine „synsedimentäre Brekzie, die bis dm-große Bruchstücke von teilverfestigten mm-Rhythmiten ... in einer feinkörnigen dolomitischen Matrix“ beschrieben und positioniert den Hauptdolomit aufgrund des Vorkommens von Trockenrissen und Algen in das Supratidal. Darüber hinaus ließe sich so genetisch aber auch die Entstehung der Brekzie auf temporäres Trockenfallen mit anschließenden Überflutungsereignissen korrelieren, in denen die halbverfestigten Sedimentbrocken vor allem im unmittelbaren Bereich der Trockenrisse aus dem Verband gerissen und parautochthon abgelagert wurden. Die basalen Brekzien resp. Intraklasten des Hauptdolomits stellen also Aufarbeitungshorizonte dar und können entsprechend als intraformationelle Brekzien bezeichnet werden.

3. Diskussion

Die Raibler Schichten dokumentieren mit ihren siliziklastischen Sedimenten und einigen paläobathymetrischen Indikatoren (Mikrobalithe, Wellenrippeln, aufgearbeitete Schlickgerölle) flachmarine Bedingungen mit festländischen Einflüssen. Vermutlich durch ausge dehnte Fluss-Systeme gelangten Sande und Schlämme von N und S in das karnische Meer (Kisten et al. 1990), durch deren Wassertrübung die Riffassoziationen eingeschränkt wurden (Scholz 1995). Das Vorkommen mikrobialithischer Krusten vor allem in den ausklingenden Karbonatfolgen kann auf Aktivitäten photoautotropher Cyanobakterien zurückgeführt werden, die Hinweise auf wenigstens kurzzeitige alkalische Verhältnisse darstellen.

Jerz (1966) und Schuler (1968) konnten von N nach S die Raibler Schichten in drei Zonen untergliedern, die sie Nordrand-, Zentral- und Südrandzone bezeichneten, wobei Profile der Süd- und Nordrandzone entsprechend ihrer küstennäheren Position geringmächtiger sind als die Schichtpakete der Zentralzone (über 350 m S von Kössen, vergl. Schuler 1968).

Das hier vorgestellte Profil befindet sich danach am Rand der Zentralzone zur Nordrandzone. Damit ergibt sich das Bild eines EWE-streichendes Troges, in den von N und S Schüttungen erfolgten, die sich in den siliziklastischen Ablagerungen dokumentieren. Schon frühere Bearbeiter (vergl. Arlt 1911, Nöth 1926 sowie Darstellung bei Angermeier et al. 1963) erkannten eine Abfolge von drei sogenannten „Schieferton-Komplexen“, die in regressiven Phasen mit verstärkten festländischen Schüttungen korrelieren. Harsch (1968) und Helmcke (1974) konnten weiter W noch einen vierten geringmächtigen siliziklastischen Abschnitt ausgliedern. Das vorliegende Profil im Schindlerkar weist drei Phasen siliziklastischen Eintrags auf:

- Die „thickening-upward“-Abfolge belegt den zunächst regressiven Charakter des ersten „Schieferton-Komplexes“. Diese Verflachungstendenzen enden mit Sandsteinbänken, die Wellenrippeln und Trogschichtungen aufweisen. Der erste karbonatische Abschnitt enthält mit mikrobialithischen Krusten und aufgearbeiteten Schlickgeröllen Hinweise auf inter- bis zeitweise supratidale Phasen.
- Die zweite „Schieferton-Komplex“-Phase enthält gradierte Sandsteine bis Arkosen, die am Top bisweilen Spurenfossilien enthalten. Die Schichtglieder, insbesondere die Sandsteine, erscheinen als Allochthonite mit erosiver Basis und können als Tempestite oder Seismite interpretiert werden. Der mit etwa 70 m relativ mächtige zweite Karbonat-Komplex (Kalke und Rauhwacken) belegt mit Schillbänken, mikrobialithischen Lagen und resedimentierten Schlickgeröllen (intraformationelle Brekzien) erneute inter- bis supratidale Bedingungen.
- Der dritte und abschließende „Schieferton-Komplex“ erscheint im Schindlerkar-Profil entsprechend der paläogeographisch etwas nach N versetzten Position mit etwa 20 m Mächtigkeit nur noch relativ gering ausgebildet und scheint eine nur noch unbedeutende klastische Zufuhr zu repräsentieren. Der abschließende zunächst kalkige, dann dolomitische Komplex leitet bereits direkt in den inter- bis supratidal gebildeten Hauptdolomit über.

Insgesamt erscheinen die Raibler Schichten als einziger Abschnitt in der alpinen Trias, in dem phasenweise festländische Einflüsse dominieren können. Sandsteine und Arkosen weisen mit ihrer Gradierung auf Schüttungskörper hin, deren Auslöser Stürme oder seismische Prozesse im Zusammenhang mit plattentektonischen Bewegungen gewesen sein könnten.

4. Dank

Wir danken Herrn Prof. Dr. Franz K. List und Dr. Harald Fuchs (FU Berlin) für wichtige einführende Erläuterungen und gemeinsame Geländebegehungen im Schindlerkar. Herr Dipl.-Geol. S. Schütz (Frankfurt) versorgte uns mit Literaturhinweisen. Mit Herrn Dipl.-Geol. Hermann Steiner (*1958 †1990, damals Tutor an der FU Berlin) und Herrn Reinhard Tiemann (FU Berlin) diskutierten wir einige sedimentologische Aspekte der Raibler Schichten und des Hauptdolomits. Weiterer Dank gebührt den freundlichen Betreibern und Mitarbeitern der Ulmer Hütte, vor allem Frau Christine Rechling.

5. Literatur

- Angermeier, H.-O., Pöschl, A. & Schneider, H.-J. (1963): Die Gliederung der Raibler Schichten und die Ausbildung ihrer Liegendgrenze in der „Tirolischen Einheit“ der östlichen Chiemgauer Alpen.- Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **3**: 83-105; München.
- Artl, H. (1911): Die geologischen Verhältnisse der östlichen Ruhpoldinger Berge mit Rauschberg und Sonntagshorn.- Mitt. geogr. Ges. München, **6**: 337-385; München.
- Barth, W. (1968): Die Geologie der Hochkalter-Gruppe in den Berchtesgadener Alpen (Nördliche Kalkalpen).- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **131** (2): 119-177; Stuttgart.
- Bechstädt, T. (1978): Faziesanalyse permischer und triadischer Sedimente des Drauzuges als Hinweis auf eine großräumige Lateralverschiebung des Ostalpins.- Jahrbuch Geol. B.-A. Wien, **121**: 1-121; Wien.
- Bechstädt, T. & Schweizer, T. (1991): The carbonate-clastic cycles of the East-Alpine Raibl Group: result of third-order sea-level fluctuations in the Carnian.- Sedimentary Geology, **70**: 241-270.
- Doert, U. & Helmcke, D. (1976): Geologie des Flexen-Passes (Vorarlberg/Österreich).- Geologica et Palaeontologica, **10**: 181-200; Marburg.
- Hagemeister, A. (1988): Zyklische Sedimentation auf einer stabilen Karbonatplattform: die Raibler Schichten (Kam) des Drauzuges/Känten (Österreich).- Facies, **18**: 83-122; Erlangen.
- Harsch, W. (1968): Lithofazielle, sedimentologische und paläogeographische Untersuchungen in den Raibler Schichten der Nördlichen Kalkalpen zwischen Fernpaß und Rhein sowie verschiedener Vorkommen in Graubünden.- Dissertation TH München.
- Harsch, W. (1969): Zur Sedimentologie und Paläogeographie der Raibler Schichten (Ober-Trias) im Westteil der Nördlichen Kalkalpen.- Z. deutsch. geol. Ges., **121**: 253-272; Hannover.
- Hauer, F.v. (1855): Allgemeiner Bericht über die geologischen Arbeiten der Section IV der k. k. Geologischen Reichsanstalt im Sommer 1855.- Jahrbuch der k.k. Geol. Reichsanstalt, **6**: 741-749; Wien.
- Helmcke, D. (1974): Geologie der südlichen Klostertaler Alpen (Vorarlberg/Österreich).- Geologica et Palaeontologica, **8**: 131-147; Marburg.
- Henkel, S. (1960): Geologie des Rappentalpentes und des Gebietes um Lechleiten.- Dissertation FU Berlin, 1-59; Berlin.
- Hofmann, W. (1972): Zur Lithofazies und Paläogeographie der Raibler Schichten in den Südtiroler Dolomiten und den östlich angrenzenden Karnischen Alpen (Italien).- Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., **21**(1): 225-233; Innsbruck.

- Jerz, H. (1966): Untersuchungen über Stoffbestand, Bildungsbedingungen und Paläogeographie der Raibler Schichten zwischen Lech und Inn (Nördliche Kalkalpen).- *Geologica Bavarica*, **56**: 3-102; München.
- Kisten, C., Kuss, J. & Hendriks, F. (1990): Sedimentologische Untersuchungen der Raibler Schichten (Karn) in den Nordkarawanken / Kärnten.- *Carinthia II*, **100** (2): 603-631.
- Nöth, L. (1926): Der geologische Aufbau des Hochfölln-Hochkienberggebietes.- *N. Jb. Min. Geol. Paläont., Beil.-Bd., Abt. B*, **53**: 409-510; Stuttgart.
- Oberhauser, R. et al. (1980)(Hrsg.): Der geologische Aufbau Österreichs.- I-XIX, 1-699; (Springer) Wien.
- Richter, M. (1969): Voarlberger Alpen.- *Samml. geol. Führer*, **49**: 1-169; (Borntraeger) Berlin.
- Scholz, H. (1995): Bau und Werden der Allgäuer Landschaft.- 1-305, (Schweizerbart) Stuttgart.
- Schuler, G. (1968): Lithofazielle, sedimentologische u. paläogeographische Untersuchungen in den Raibler Schichten zwischen Inn und Salzach (Nördliche Kalkalpen).- *Erlanger geol. Abh.*, **71**: 1-60; Erlangen.
- Steiner, H. (1987): Photogeologische und tektonische Untersuchungen im Bereich des Bschlaber Tals, Lechtaler Alpen, Tirol, Österreich.- Unveröff. Diplomarbeit am FB Geowissenschaften der FU Berlin, 1-113; Berlin.
- Tollmann, A. (1986): Geologie von Österreich.- Band 2, I-XV, 1-710; (Deuticke) Wien.
- Wöhrmann, S.v. (1893): Die Raibler Schichten nebst kritischer Zusammenstellung ihrer Fauna.- *Jahrbuch k.k. Geologischen Reichsanstalt*, **43**: 617-768; Wien.
- Zankl, H. (1967): Die Karbonatsedimente der Obertrias in den nördlichen Kalkalpen.- *Geol. Rundschau*, **56**: 128-139; Stuttgart.

Schildkröten- und Vogel-Eischalen aus dem Untermiozän (MN4b) von Dolnice (Tschechien)

(mit 5 Tafeln)

Rolf Kohring

Zusammenfassung: Aus dem Untermiozän (MN4b) von Dolnice (Tschechien) werden fossile Eischalen beschrieben, die nach ihrer Feinstruktur dem testudoiden und dem ornithoiden Basistyp zugewiesen werden können. Die Exemplare von *Testudoolithus* sp. stammen von mutmaßlich terrestrisch lebenden Schildkröten (*Testudo?*), eine Schale ist pathologisch. Die Vogeleischalen repräsentieren wenigstens drei verschiedene Gruppen, die der parataxonomischen Gattung *Neognathoolithus* entsprechen, sich also auf Neoaves i.w.S. zurückführen lassen. Die Eischalen stammen vermutlich von Vertretern der Galloanserae (*Neognathoolithus* sp. 1), der Palaelodidae (*Palaelodus?*) (*Neognathoolithus* sp. 2) und der Gruiformes (*Neognathoolithus* sp. 3). Alle von Dolnice untersuchten Eischalen weisen einige diagenetische Einflüsse auf.

Abstract: From the Lower Miocene (MN4b) locality of Dolnice (Czech Republic) fossil eggshells are described. Due to their fine structure they can be assigned to two different basic types: the testudoid and the ornithoid type. The specimens of *Testudoolithus* can be related to terrestrial living turtles (*Testudo?*), one specimen exhibits pathological features. Avian eggshells represent at least three different basic types (*Neognathoolithidae*) and can be assigned to birds of the Galloanserae complex (*Neognathoolithus* sp. 1), the Palaelodidae (*Neognathoolithus* sp. 2) and the Gruiformes (*Neognathoolithus* sp. 3). All here studied eggshells show diagenetical phenomena.

Anschrift des Autors: Institut für Paläontologie, Freie Universität Berlin, Malteserstrasse 74-100, Haus D, 12249 Berlin.

1. Einleitung

Fossile Eischalen amnioter Wirbeltiere sind in nichtmarinen Ablagerungen relativ häufig vertreten. Neben den wohlbekannten Dinosaurier-Eischalen in Oberjura (Kohring 1993a, Hirsch 1994a) und Kreide (u.a. Chow 1951, Dughi & Sirugue 1957, Hirsch & Quinn 1990, Jensen 1966, Mikhailov 1997) kommen aber auch in känozoischen Sedimenten Eier und Eischalen von Schildkröten, Krokodilen und Vögeln vor (Hirsch 1985, Martini 1988, Kohring 1992, 1993b, Kohring & Hirsch 1996). Sie lassen anhand ihrer Schalenstruktur bisweilen genaue Bestimmungen zu, auch wenn in vielen Fällen aufgrund diagenetischer Umwandlungen eine Ansprache nicht mehr möglich ist. Nur die zunehmende Dokumentation fossiler Eischalen inklusive ihrer parataxonomischen Ansprache lassen in Zukunft bessere Identifikationen erwarten und geben auch der Möglichkeit Raum, primäre von diagenetischen Merkmalen besser zu unterscheiden.

In einer umfangreichen monographischen Bearbeitung fossiler (und rezenter) Eischalen (Kohring, in press) kamen auch zahlreiche Lokalitäten aus dem Tertiär zur Untersuchung, deren Material in Dünnschliffen und im Rasterelektronenmikroskop bearbeitet wurden. Darunter befand sich umfangreiches Material aus dem tschechischen Dolnice (Cheb-Becken) aus dem Untermiozän, in dem sich Schildkröten- und Vogeleischalen mehrerer Taxa befanden. Aus Zeitgründen wurden in der genannten Arbeit von diesem Material nur rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen durchgeführt. Auf die Herstellung von Dünnschliffen wurde jedoch zunächst verzichtet. In der vorliegenden Arbeit soll das nachgeholt werden.

Abb. 1: Assemblage-Schema von Flora und Fauna der untermiozänen Lokalität Dolnice. Die Fundstellen Dolnice 1-3 befinden sich in der marginalen Fazies im westlichen Teil des Cheb-Beckens. Dargestellt sind die wichtigsten Säugetierfunde und ein Florenbild. Hier dominieren *Glyptostrobus* (G), *Quercus* (Qr), *Sequoia* (S), *Carya* (Ca), *Liriodendron* (Lr) und *Tetraclinis* (T). Aus: Fejfar (1993).

Im Becken von Cheb (NW-Böhmen) stehen grünliche, kalkige Mergel und tonige Siltsteine an, die über den Braunkohlen liegen, und die unter lakustrinen Verhältnissen abgelagert wurden. Im Raum Dolnice befinden sich drei wichtige Fundpunkte (Dolnice 1-3), die in der marginalen Fazies des Cheb-Beckens lokalisiert sind. Eine davon (Dolnice 7333) besteht aus feinen sandigen Mergeln, dunkelbraunen Ligniten, in denen Mollusken, hellbraune Knochen und Eischalen häufig sind. Rekonstruktionen des damaligen Biotops finden sich bei Obrhelová & Obrhel (1983: 860).

Die erhaltene Flora (Elemente der Mastixioideen-Flora) verweist auf ein subtropisches Klima mit nur geringen jahreszeitlichen Temperaturschwankungen. Die Sedimente der Fundstelle Dolnice werden stratigraphisch in das Untermiozän (Ottangium = Biozone MN 4b) gestellt (Fejfar & Rocek 1986, Fejfar 1993) (Abb. 1).

2. Material und Methoden

Zur Verfügung standen etwa 100 Eischalenfragmente aus der Lokalität Dolnice 7333. Sie wurden nach ihrem äusserem Erscheinungsbild verschiedenen Gruppen zugewiesen, von denen einige ausgewählte Exemplare untersucht wurden.

Die Eischalen wurden jeweils in Kunstharz eingegossen und mit einem Hartteil-Mikrotom (Leitz) zu jeweils mehreren Dünnschnitten verarbeitet. Sie wurden lichtoptisch mit einem Zeiss Axiophot-Mikroskop in normalem und polarisiertem Licht untersucht und fotografiert. Von jedem Exemplar wurde ein kleines Stück im Raster-Elektronen-Mikroskop (Cambridge Stereoscan 360) untersucht. Die Terminologie lehnt sich an Hirsch & Packard (1987) und Mikhailov (1997) an.

3. Herpeto- und Avifauna aus dem Untermiozän von Dolnice

Als eierlegende Taxa kommen in Dolnice mehrere Gruppen in Frage. Nachgewiesen sind an Reptilien bislang nur einige Squamaten (Fejfar & Rocek 1986), hierbei vor allem Schlangen (Szyndlar 1987), sowie Schildkröten. Bekannt sind aus Dolnice Reste von zwei Arten der Gattung *Testudo* und einer Art von *Ptychogaster* (Mlynarski & Rocek 1985). Krokodile sind bislang noch nicht gefunden, obwohl sie (inkl. Eischalen, Kohring 1992) aus gleichalten Sedimenten Deutschlands bekannt sind. Die Vogelfauna von Dolnice ist wesentlich komplexer zusammengesetzt. Zur Zeit besteht die Artenliste aus wenigstens 16 verschiedenen Taxa, wobei neben Galliformes, Anseriformes und Gruiformes u.a. auch Alt-Flamingos (*Palaelodus*) beschrieben worden sind. Nach den Untersuchungen von Svec (1980, 1981, 1982, 1983) besteht die Avifauna aus den folgenden Taxa: *Colymboides minutus* Milne-Edwards, *Larus dolnicensis* Svec, *Palaeortyx* cf. *phasianoides* Milne-Edwards, *Palaeortyx* sp., *Palaeoperdix prisca* Milne-Edwards, *Querquedula natator* (Milne-Edwards), *Nettion* cf. *velox* Kaup, *Nettion* sp., ?*Anas* sp., *Palaelodus ambiguus* Milne-Edwards, *Palaelodus crassipes* Milne-Edwards, *Palaelodus gracilipes* Milne-Edwards, *Palaelodus minutus* Milne-Edwards, *Palaelodus* sp., *Harrisonavis croizeti* (Gervais), *Microrallus fejfari* Svec. Es handelt sich dabei vorwiegend um Vögel, die im direkten Einzugsbereich von Seen und anderen aquatischen Bereichen lebten und dort möglicherweise auch nisteten.

4. Beschreibung des Materials

Das untersuchte Schalenmaterial liess sich anhand ihrer Merkmale leicht zwei Organisationsgruppen zuweisen, der testudoiden und der ornithoiden Gruppe.

Testudoolithidae Hirsch 1996

Testudoolithus Hirsch 1996

Testudoolithus sp.

(Tafel 1, Fig. a-g)

Material: 5 Fragmente liessen sich zweifelsfrei den Testudoolithidae zuordnen.

Beschreibung: Die Schalen weisen Dicken von 200-270 µm auf und bestehen aus radialstrahlig aufgebauten aragonitischen Schaleneinheiten (Taf. 1, Fig. c & d, g). Deren Breiten-Höhen-Verhältnis variiert im Material recht stark zwischen 1:1 bis 1:2. Die äusseren Schalenoberflächen sind stets glatt (Taf. 1, Fig. a-c). Die primär aragonitischen Eischalen sind diagenetisch in wechselndem Umfang überprägt worden. Ausgehend von den (zunächst organischen) Primärsphäriten wanderten Lösungsfronten konzentrisch nach aussen, daher sind an den einzelnen Schaleneinheiten bevorzugt deren innere Anteile an- oder weggelöst (Taf. 1, Fig. f). Gelegentlich können aber die bewachsenen Primärsphäriten selbst noch erhalten sein, möglicherweise haben die initialen Kristallite auf ihnen der Anlösung mehr widerstanden als die darüberfolgenden gröberen Mineralisate. Ein Exemplar weist eine pathologische zweite Schale auf (Taf. 1, Fig. g). Die Schaleneinheiten der inneren (zuerst gebildeten) Schale weisen Durchmesser von 60-105 µm auf, einzelne können sogar eine Grösse von kaum 40 µm haben. Entsprechend wuchs die zweite Schale in unterschiedlichen Niveaus auf. Im Gegensatz zu vielen rezenten pathologischen testudinoiden Eischalen ist im vorliegenden Stück die äussere Schale nicht dünner, sondern kann teilweise sogar dicker sein als die Primärschale. Der Rücktransport in den Ovidukt fand also vermutlich statt, bevor das Wachstum der ersten Eischale abgeschlossen war. Der ursprünglich organisch-wandige Primärsphärit ist nicht mehr vorhanden und in den Mammillen als Freiraum ausgespart (Taf. 1, Fig. e), in einigen Fällen jedoch fröhdiagenetisch kalzitisch (?) gefüllt und daher gut erhalten, während die aragonitische Schale basal stark korrodiert ist (Taf. 1, Fig. g).

Unter den mittelmiozänen Schildkröten-Eischalen von Pöttmes (Süddeutschland) haben Schleich & Kästle (1988: Plate 44, Fig. 5) ein sehr ähnliches pathologisches Exemplar abgebildet. Rezente pathologische Eischalen der Gattung *Testudo* bilden Schleich & Gassner (1994: Taf. 1 & 2) und Kohring (in press) ab.

Diskussion: Die Eischalen aus Dolnice stammen nach dem Breiten-Höhen-Verhältnis der Schaleneinheiten und der Dimensionen der Kalkschale von terrestrisch lebenden Schild-

kröten; sie ähneln morphologisch denen der rezenten Gattungen *Testudo* und *Mauremys*. Die Gattung *Testudo* ist in dieser Lokalität durch Panzerplatten vertreten (Mlynarski & Rocek 1985).

Neognathoolithidae Kohring 1997

Neognathoolithus Kohring 1997

Die Eischalen gehören alle zur ornithoiden Organisationsgruppe und können zu den Neognathoolithidae gestellt werden. Die vertikale Abfolge der Zonen ist (von innen nach aussen) stets gleich: Mammillenzonen, Palisadenzone und dünne Externzone. Nach den Dimensionen lassen sich drei Parataxa erkennen, die hier als *Neognathoolithus* sp. 1-3 bezeichnet werden. Es handelt sich also um Vogeleischalen der Neoaves. Die Oberflächen einiger Eischalen zeigen bei UV-Beleuchtung eindeutige oberflächliche Farbmuster, wie sie bei bodenbrütenden Arten oft vorkommen. Anfärbemethoden (Fuchsin und Toluidinblau) und Auflichtfluoreszenz-Untersuchungen blieben jedoch an dem Dünnschliff-Material erfolglos.

Neognathoolithus sp. 1

(Tafel 2 Fig. a-g, Tafel 4, Fig. e-f)

Material: Detailliert untersucht wurden in der vorliegenden Studie 4 Exemplare.

Beschreibung: Die Schalendicke variiert zwischen 330 und 400 μm . In Dünnschnitten sind in der Radialansicht die einzelnen Schaleneinheiten nur basal im Bereich der gut erhaltenen Mammillen erkennbar (Taf. 2, Fig. a, f-g). Nach aussen hin verschmelzen die Einheiten scheinbar. Ihr Breiten-Höhen-Verhältnis variiert zwischen 1:3. und 1:4. Die Mammillenzonen geht in eine Palisadenzone über, in der aufgrund starker diagenetischer Beanspruchung ein Kreuzmuster nur gelegentlich erkennbar bleibt. Nach aussen geht die Schale in eine wenig ausgeprägte Externzone über, in der keine Spaltenmuster vorhanden sind (Taf. 2, Fig. f). Die Aussenfläche der Schale ist gewöhnlich glatt oder leicht gewellt. An einem Stück liess sich in der Radialansicht ein Porenkanal erkennen, der eine einfache Röhre mit konstantem Durchmesser darstellte (Taf. 2, Fig. g).

Diskussion: Eine Zuordnung der Vogel-Eischalen ist aufgrund ihrer diagenetischen Überprägungen etwas schwierig. Am besten entsprechen die hier untersuchten Exemplare den Eischalen moderner Galliformes und Anseriformes. Insbesondere die nur wenig ausgeprägte Entwicklung einer Externzone schliesst Gruppen wie die Gruiformes (Kranichvögel), Procellariiformes (Röhrennasen), Pelecaniformes (Pelikanvögel) und Podicipediformes (Lappentaucher) als Erzeuger aus. Galliformes und Anseriformes sind aus dem Miozän von Dolnice mit mehreren Gattungen und Arten vertreten (*Palaeoperdix*, *Nettion*, *Anas*) (Svec 1980-1983). Wenigstens ein Exemplar aus der genannten Voruntersuchung ähnelt ebenfalls stark *Neognathoolithus* sp. 1. An diesem Stück (vergl. Taf. 4, Fig. e-f) ist der girlandenartige Übergang von Mammillen- zur Palisadenzone erkennbar, wie er bei modernen Eischalen verschiedener Vogelgruppen, vor allem vieler Galliformes, aber auch einigen Ciconiiformes (Storchenvögel) typisch ist (Kohring, in press).

Neognathoolithus sp. 2

(Tafel 3, Fig. a-f, Tafel 4, Fig. a-d)

Material: Detailliert untersucht wurden in der vorliegenden Studie 3 Exemplare.

Beschreibung: Die Schalendicke beträgt 400 bis 430 μm . Analog zu *Neognathoolithus* sp. 1 sind die Schaleneinheiten nur im Bereich der Mammillen erkennbar. Ihr Breiten-Höhen-Verhältnis variiert etwa zwischen 1:3. und 1:4. Ein Kreuzmuster in der Palisadenzone ist nicht entwickelt. In einem Stück konnte hier eine kalzitisierte Linie annähernd parallel zu den Schalenoberflächen beobachtet werden (Taf. 3, Fig. a-b). Dabei könnte es sich um die diagenetisch entstandene Ausfüllung einer Farblinie handeln (vergl. Kohring & Sachs 1997: Abb. 8e). Allerdings folgt sie dem Verlauf möglicher Wachstumslinien nicht genau. Nach

aussen geht die Schale in eine glatte, leicht gewellte Oberfläche über. Auf ihr ist eine zusätzliche Zone entwickelt, die sich farblich und strukturell von der übrigen Schale deutlich unterscheidet (Taf. 3, Fig. c-d). Ihre Dicke beträgt etwa 30 µm. Sie besteht aus körnigen Aggregaten (Taf. 3, Fig. f). Unter polarisiertem Licht wandern die Auslöschungsfelder der Schale ungehindert in diese Lage hinein (Taf. 3, Fig. a & d). Sie könnte also rein diagenetischen Ursprunges sein oder der umgewandelte Rest einer ehemaligen organischen Lage sein, wie sie bei einigen modernen Vogelgruppen (z.B. Pelecaniformes, Phoenicopteriformes) vorkommen. Im Vergleich mit eindeutigen Diageneseerscheinungen („Secondary deposits“) (vergl. z.B. Kohring & Sachs 1997: Abb. 4 b) und modernen organischen Äquivalenten erweisen sich die hier vorgestellten Exemplare als diagenetisch beeinflusste organische Lagen.

An einem Exemplar konnten unterhalb der Mammillen stellenweise Reste einer dünnen Lage beobachtet werden (Taf. 4, Fig. a-b), die in polarisiertem Licht nicht mit Auslöschungsfeldern reagiert (Taf. 4, Fig. d) und offenbar den diagenetisch umgewandelten Rest einer ehemaligen organischen Membrana testacea repräsentiert. Eine in vergleichbarer Erhaltung vorliegende Membrana testacea hat Hirsch (1994b) von einer Eischale unbekanntes Morphotyps aus der Oberkreide Montanas (Two Medicine Formation) abgebildet. In diesem Fall vermutete Hirsch (1994b: 286-287) eine Umwandlung der organischen Fasern in Calciumphosphat, möglicherweise in Kollophan.

Diskussion: Die Schalen lassen sich unter Vorbehalt solchen Gruppen zuweisen, die über organische Externlagen verfügen. Das sind vor allem heute die Pelecaniformes (z.B. Kormorane, Tölpel, Pelikane, Fregattvögel), Phoenicopteriformes (Flamingos) und Gaviiformes (Seetaucher). Aus paläoklimatologischen Gründen kann eine weitere moderne Gruppe, die Sphenisciformes (Pinguine), vermutlich als Urheber ausgeschlossen werden. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, dass in Dolnice bislang mit der Gattung *Palaelodus* (mit wenigstens fünf Arten) ein Vertreter der sogenannten „Altflamingos“ vorliegt. Das hier untersuchte Eischalenmaterial aus Dolnice stimmt morphologisch erstaunlich gut mit den fossilen Eischalen aus dem Nördlinger Ries (Miozän, MN 6) überein, die sowohl nach ihrer Schalenstruktur als in historischen Zeiten auch nach äusseren Kriterien (z.B. Form, Grösse) durch den Vogelei-Kenner Max Schönwetter (vergl. Kohring & Sachs 1997) auf *Palaelodus* zurückgeführt wurden. *Neognathoolithus* sp. 2 wird hier daher - unter Vorbehalt - der Gruppe der Altflamingos zugewiesen.

Neognathoolithus sp. 3
(Tafel 5, Fig. a-h)

Material: Untersucht wurden in der vorliegenden Studie 4 Exemplare.

Beschreibung: Die Schalendicke variiert zwischen 330 und 400 µm. Das Breiten-Höhen-Verhältnis der Schaleneinheiten variiert zwischen 1:3. und 1:4. Basal ist die Mammillenzonen mit teilweise recht hochstehenden Mammillen (Taf. 5, Fig. b & e) zumeist gut entwickelt, in einem Exemplar stark korrodiert (Taf. 5, Fig. c). Die Palisadenzone weist ein nur undeutlich erkennbares Kreuzmuster auf (Taf. 5, Fig. c). Nach aussen geht die Schale in eine klare, transparente Externzone über, in der ein Spaltenmuster entwickelt ist (Taf. 5, Fig. c, e & h). Im polarisierten Licht wandern die Auslöschungsfelder in diese Zone ungehindert hinein (Taf. 5, Fig. d). Ein Exemplar wird durch eine offenbar diagenetische Aussenlage bedeckt (Taf. 5, Fig. b). Ein Stück weist im Bereich der Mammillen schwach erhaltene Farblinien auf, die exakt den Wachstumslinien folgen (Taf. 5, Fig. c & d).

Diskussion: Die Eischalen können aufgrund des Merkmales der grossdimensionierten klaren Externzone den Gruiformes (Kranichvögel) zugewiesen werden. Die modernen Vertreter der Gruidae und Rallidae besitzen die genannten Merkmale in allen bislang untersuchten Taxa (Kohring, in press). Sehr ähnliche Eischalen sind auch im Miozän (MN 7) des Steinheimer Beckens (Süddeutschland) und von Helsinghausen (Schweiz) häufig. Dabei sind die Eischalen aus dem Steinheimer Becken geringfügig dicker, während das Helsinghausener Material dem von Dolnice auch hinsichtlich der Dimensionen entspricht.

5. Diskussion

Das Dolnicher Eischaleninventar besteht aus wenigstens vier verschiedenen Parataxa. Dabei konnten die Schildkröten-Eischalen (*Testudoolithus*) bereits in der genannten Erstuntersuchung nachgewiesen werden (Kohring, in press). Zusätzlich gibt es im Untermiozän von Dolnice auch mindestens drei Eischalentaxa, die modernen Neoaves zugewiesen werden können. Als erzeugenden Taxa können - stets mit gewissen Vorbehalten - Galloanserae (Galliformes [Hühnervögel]) und Anseriformes [Entenvögel]), Palaelodidae (Altflamingos) und Gruiformes (Kranichvögel) interpretiert werden. Da die Avifauna von Dolnice sicherlich weit mehr Arten im Spektrum enthalten haben dürfte, ist anzunehmen, dass sich auch hinter einem Begriff wie *Neognathoolithus* sp. 3 mehr als nur eine reale Art verbergen dürfte. Die Variabilität der Schalendicken geben bereits einen ersten Hinweis darauf, obwohl auch bei modernen Vögeln auch innerhalb einer Gattung oder sogar einer Art bemerkenswerte Schwankungen auftreten können. Eine genauere Aufschlüsselung ist daher - wenigstens im Moment - noch nicht möglich. Da in der ersten vergleichenden Arbeit auf Dünnschliff-Untersuchungen noch verzichtet worden war, lassen sich die neuen Ergebnisse, jedenfalls bei den *Neognathoolithidae*, kaum mit den früheren Resultaten vergleichen. Die lediglichen REM-Abbildungen des vorher untersuchten Materials (Kohring, in press: Tafel 74) zeigen zuwenig signifikante Merkmale. Erst die lichtoptischen Untersuchungen erlauben weitreichende Vergleichsmöglichkeiten. Analog zu vielen bislang dokumentierten Eischalenassoziationen weisen auch die Dolnicher Schalen unterschiedlich starke diagenetische Beeinflussungen auf. Das Kreuzmuster, das in einigen Eischalen vorkommt, ist oft nur undeutlich erkennbar, da es in diesem Bereich häufig zu Umkristallisationen kommen kann. Rein diagenetisches Weiterwachsen („Secondary deposits“) der äusseren Oberflächen kommt ebenso vor wie das Auskristallisieren der Räume ehemaliger Farbstreifen.

6. Dank

Auf das Material von Dolnice wurde ich von Herrn Prof. Dr. O Fejfar (Prag) aufmerksam gemacht, der es auch zur Verfügung stellte. Die Untersuchungen wurden von der DFG finanziell gefördert (Ko 1545/1-1).

7. Literatur

- Chow, M.C. (1951): Notes on the Late Cretaceous Dinosaurian Remains and the Fossil Eggs from Laiyang Shantung.- Bull. Geol. Soc. China, **31** (1/4): 89-96; Peking.
- Dughi, R. & Sirugue, F. (1957): Les oeufs de Dinosauriens du bassin d' Aix-en-Provence.- C.R. Acad. Sci., **245**: 707-710; Paris.
- Fejfar, O. (1993): Excursion Nr. 3, Tertiary Basins in Northwest Bohemia.- 1-35, Exkursionsführer Paläontologische Gesellschaft, 63. Jahrestagung, September 1993, Prag.
- Fejfar, O. & Rocek, Z. (1986): The Lower Miocene vertebrate fauna of Dolnice, Cheb Basin (Western Bohemia, Czechoslovakia).- Acta Universitatis Carolinae - Geologica, Spinar Volume No. **2**: 233-249; Prag.
- Hirsch, K.F. (1985): Fossil crocodylian eggs from the Eocene of Colorado.- J. Paleont., **59**: 531-542; Ithaca/N.Y.
- Hirsch, K.F. (1994a): Upper Jurassic eggshells from the Western Interior of North America.- In: Carpenter, K., Hirsch, K.F. & Homer, J.R. (Hrsg.): Dinosaur Eggs and Babies: 137-150; (Cambridge University Press) Cambridge.
- Hirsch, K.F. (1994b): The Fossil Record of Vertebrate Eggs.- In: Donovan, S.K. (Hrsg.): The Paleobiology of Trace Fossils: 269-294; (Wiley and Sons) Chichester, England.
- Hirsch, K.F. & Packard, M.J. (1987): Review of fossil eggs and their shell structure.- Scanning Microscopy, **1**: 383-400; Chicago.
- Hirsch, K.F. & Quinn, B. (1990): Eggs and eggshell fragments from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana.- J. Vertebrate Paleont., **10**: 405-419; Chicago.
- Jensen, J.A. (1966): Dinosaur Eggs from the Upper Cretaceous North Horn Formation of Central Utah.- Brigham Young University Geology Studies, **13**: 55-67; Provo.

- Kohring, R. (1992): Fossile Krokodil-Eischalen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Ulm-Westtangente, Baden-Württemberg).- Stutt. Beitr. Naturkde, Ser. B, **187**: 1-10; Stuttgart.
- Kohring, R. (1993a): Biomineralisation und Diagenese prolatocanaliculater Dinosaurier-Eischalen aus oberjurassisch/unterkretazischen Ablagerungen von Porto Pinheiro (Portugal).- Berliner geowiss. Abh. (E) **9**: 1-13; Berlin.
- Kohring, R. (1993b): Fossile Schildkröten-Eier aus dem Miozän von St. Gerand-le-Puy (Frankreich).- N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1993**: 705-712; Stuttgart.
- Kohring, R. (1994): Fossile Vogel-Eischalen aus dem Steinheimer Becken (Miozän) und dem Geiseltal (Eozän).- Abstract zur 64. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft in Budapest 1994: p. 26; Budapest.
- Kohring, R. (1997): Eischalen neognather Vögel aus dem mitteleozänen Geiseltal (Deutschland).- Berliner geowiss. Abh., E **24**: 269-279; Berlin.
- Kohring, R. (In press): Strukturen, Biostratonomie und systematische und phylogenetische Relevanz von Eischalen amnioter Wirbeltiere.- Courier des Forschungsinstituts Senckenberg, **00**: 0-000; Frankfurt/Main.
- Kohring, R. & Hirsch, K.F. (1996): Crocodylian and Avian Eggs and Eggshells from the Eocene of the Geiseltal.- J. Vertebrate Paleont., **16** (1): 67-80; Chicago.
- Kohring, R. & Sachs, O. (1997): Erhaltungsbedingungen und Diagenese fossiler Vogeleischalen aus dem Nördlinger Ries (Miozän, MN6).- Archaeopteryx, **15**: 73-96; Eichstätt.
- Martini, E. (1988): Ein Schildkröten-Ei aus dem Unter-Oligozän von Sieblos a.d. Wasserkuppe/Rhön.- Beitr. Naturkde. Osthessen, **24**: 169-173; Wiesbaden.
- Mikhailov, K.E. (1997): Fossil and Recent eggshells in Amniotic Vertebrates: Fine Structure, Comparative Morphology and Classification.- Spec. Papers in Palaeontology, **56**: 1-80; London.
- Mlynarski, M. & Rocek, Z. (1985): Chelonians (Reptilia: Testudines) from the Lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia).- Cas. min. geol., **30**: 397-407; Prag.
- Obrhelová, N. & Obrhel, J. (1983): Paläolimnologie und Paläoökologie des westböhmischen miozänen Sees im Lichte der Paläoichthyologie.- Zeitschrift für geologische Wissenschaften, **11** (7): 853-887; Berlin.
- Schleich, H.H. & Gassner, P. (1994): Multiple Eischalen bei *Testudo* (Reptilia: Testudines, Testudinidae).- Courier des Forschungsinstituts Senckenberg, **173**: 315-323; Frankfurt/Main.
- Szyndlar, Z. (1987): Snakes from the Lower Miocene locality of Dolnice (Czechoslovakia).- J. Vertebrate Paleont., **7**: 55-71; Chicago.
- Svec, P. (1980): Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia.- Cas. min. geol., **25**: 377-387; Prag.
- Svec, P. (1981): Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia, part II.- Cas. min. geol., **26**: 45-46; Prag.
- Svec, P. (1982): Two new species of diving birds from the Lower Miocene of Czechoslovakia.- Cas. min. geol., **27**: 243-260; Prag.
- Svec, P. (1983): Lower Miocene Rail from Western Bohemia (Ralliformes, Aves).- Vest. UUG, **58**: 31-38; Prag.

Tafel 1: Schildkröten-Eischalen aus dem Miozän von Dolnice. *Testudoolithus* sp.

- a & b:** Dünnschnitt in polarisiertem (a) und normalem (b) Licht. Radialansicht. Einzelne Schaleneinheiten sind erkennbar. Schalendicke 210 μm .
- c:** REM. Radialansicht. Zwischen zwei grossen Schaleneinheiten ist eine weitere, im initialen Wachstum steckengebliebene Einheit erkennbar (Pfeil). Schalendicke 210 μm .
- d:** REM. Radialansicht. Auf der Innenseite ist die primär aragonitische Schalensubstanz diagenetisch angelöst. Schalendicke 220 μm .
- e:** REM. Innenansicht. Mammillen mit wechselnden Durchmessern sind erkennbar, organische Primärsphäriten sind nicht mehr vorhanden, ihre Plätze als Freiräume erhalten. Die dünnen Fäden sind moderne Pilzhyphen. Balken = 200 μm .
- f:** Dünnschnitt in polarisiertem Licht. Radialansicht. Schalendicke 210 μm .
- g:** REM. Radialansicht. Pathologisches Exemplar mit primärer (kleiner Pfeil) und sekundärer (grosser Pfeil) Schale. Der ursprünglich organische Primärsphärit ist vermutlich in kalzitischer Form vollkommen auskristallisiert. Balken = 50 μm .

Tafel 2: Vogeleischalen aus dem Miozän von Dolnice. *Neognathoolithus* sp. 1 (Vertreter der ?Galloanserae)

- a:** Dünnschnitt in polarisiertem Licht. Radialansicht. An der Basis befinden sich angelösten Mammillen, einzelne Schaleneinheiten nicht mehr erkennbar. Horizontale Wachstumslinien sichtbar. Schalendicke 390 μm .
- b:** REM. Detail der Aussenfläche. Die dünne Externzone (Dicke 20 μm , Pfeile) besteht aus orthogonalen Kristalliten. Im Bereich der Palisadenzone sind winzige globuläre Hohlräume sichtbar (entsprechend den Globularinklusionen der modernen Vogeleischalen).
- c:** REM. Radialansicht. Einzelne Schaleneinheit ist erkennbar. **MZ** = Mammillenzone. **PZ** = Palisadenzone. **EZ** = Externzone. Schalendicke 390 μm .
- d:** REM. Radialansicht. Schalendicke. 330 μm .
- e:** REM. Innenansicht der Schale. Die Mammillen sind weitgehend korrodiert. Balken = 200 μm .
- f & g:** Dünnschnitt. Radialansicht. Einzelne Schaleneinheiten kaum erkennbar. An einer Stelle ist ein Porenkanal sichtbar (Pfeil). Dünne Externzone, aber ohne Spaltenmuster. Schalendicke 350 μm .

Tafel 3: Vogeleischalen aus dem Miozän von Dolnice. *Neognathoolithus* sp. 2 (Vertreter der ?Palaelodidae).

- a & b:** Dünnschnitt in polarisiertem (a) und normalem (b) Licht. Mammillen teilweise korrodiert. Erkennbar ist ein gut ausgeprägtes kalzitisches Band annähernd parallel zu den Aussenflächen, vermutlich das Relikt eines ehemaligen Farbstreifens. Auf der äusseren Oberfläche ist eine zusätzliche Lage erhalten, vermutlich eine primär organische Deckschicht. Schalendicke 400 μm .
- c & d:** Dünnschnitt in normalem (c) und polarisiertem (d) Licht. Detail der äusseren Oberfläche mit Erhalt einer primär organischen Deckschicht. Ihre Dicke beträgt 25 μm . Auslöschungsfelder wandern in diese Lage hinein.

- e: REM. Radialansicht. Die Mammillenzonen sind klar von der Palisadenzone abgegrenzt. Auf die dünne Externzone mit orthogonalen Kalzitkristalliten folgt eine umgewandelte (primär organische) Deckschicht. Schalendicke 480 µm.
- f: REM. Detail aus Fig. e. Die (primär organische) Schicht besteht aus körnigen Aggregaten, ihre Gesamtdicke beträgt etwa 25 µm.

Tafel 4: Vogeleischaalen aus dem Miozän von Dolnice.
Fig. a-d: *Neognathoolithus* sp. 2 (Vertreter der ?Palaelodidae).
Fig. e-f: *Neognathoolithus* sp. 1 (?Galliformes, ?Ciconiiformes)

- a & b: Dünnschnitt in normalem (a) und polarisiertem (b) Licht. Radialansicht. Äussere Deckschicht (vergl. Taf. 3, Fig. c & d) ist gut erhalten. Unterhalb der Mammillen befinden sich an einigen Stellen mögliche Relikte einer ?Membrana testacea. Mammillen zumeist gut erhalten. Schalendicke 400 µm.
- c & d: Dünnschnitt in normalem (c) und polarisiertem (d) Licht. Detail der Innenfläche mit Erhalt einer ?Membrana testacea. Ihre Dicke beträgt 20 µm. Im polarisierten Licht reagiert diese Lage nicht, vielleicht liegt Umwandlung in Kalziumphosphat vor.
- e: REM. Radialansicht. MZ = Mammillenzonen. PZ = Palisadenzone. EZ = Externzone. Schalendicke 390 µm.
- f: REM. Radialansicht. Detailansicht aus Fig. e. Erkennbar ist die girlandenartige obere Begrenzung der Mammillen, wie sie typisch bei einigen Taxa, u.a. auch bei den modernen Galliformes und Ciconiiformes entwickelt ist. Ein röhrenförmiger Porenkanal ist erkennbar (Pfeile). Sein Durchmesser beträgt 15-20 µm.

Tafel 5: Vogeleischaalen aus dem Miozän von Dolnice. *Neognathoolithus* sp. 3 (Vertreter der ?Gruiformes).

- a: REM. Radialansicht. Die Eischale ist an den Mammillen stark korrodiert. Schalendicke 360 µm.
- b: Dünnschnitt in normalem Licht. Die Mammillen sind aufgrund ihrer Transparenz deutlich erkennbar, trotz anhaftenden Sediments. Die äussere Oberfläche ist von einer offenbar diagenetischen Lage bedeckt. Schalendicke 360 µm.
- c & d: Dünnschnitt in normalem (c) und polarisiertem (d) Licht. Radialansicht. Über der innen korrodierten Mammillenzonen (mit einigen relikartigen Farblinien) folgt die Palisadenzone (mit horizontalen Wachstumsstreifen). Nach aussen folgt eine dicke Externzone, die aufgrund fehlender Globularinklusionen transparent zur Palisadenzone kontrastiert. Spaltenmuster ist erkennbar. Schalendicke 330 µm.
- e-f: Dünnschnitt in normalem (e) und polarisiertem (f) Licht. Radialansicht. In der Externzone ist das Spaltenmuster gut ausgebildet. Mammillen gut erhalten. Schalendicke 400 µm.
- g: Dünnschnitt in normalem Licht. Detail aus Fig. e.
- h: Dünnschnitt in normalem Licht. Radialansicht. Die Schale ist diagenetisch stark korrodiert, die Externzone mit Spaltenmuster abgelöst. Schalendicke 400 µm.

A

B

C

D

E

F