

(Aus dem Paläontologischen Institut der Universität Wien.)

Zur Abstammung der Rotwölfe (Gattung *Cuon* HODGSON).

Von

E. Thenius.

Mit 2 Textabbildungen.

Phylogenetische Probleme beschäftigen seit altersher den Biologen. Während dem Zoologen und Botaniker bloß rezente Arten zur Verfügung stehen, sind dem Paläontologen durch das Material und die Fossilisation Grenzen gesetzt. Wie jedoch die zunehmende Kenntnis dank neuer Fossilfunde zeigt, schließen sich die vorhandenen Lücken immer mehr — soweit es sich nicht um dauernde Wissenslücken handelt —, die Bedeutung der Paläontologie als Grundlage für phylogenetische Untersuchungen unterstreichend.

Für die Frage nach der Abstammung der Gattung *Cuon* sind altquartäre Reste von großer Wichtigkeit. Es war daher von besonderem Interesse, als die in den letzten Jahren erfolgten Ausgrabungen in der altquartären Spaltenfüllung von Hundsheim in Niederösterreich auch Reste einer *Cuon*-Art lieferten, die sich primitiver verhält als die heutigen Formen. Diese Reste und die ebenfalls in den letzten Jahren beschriebenen fossilen Funde aus Eurasien scheinen dem Verf. eine geeignete Grundlage zur Entscheidung der Frage nach der Herkunft der Rotwölfe zu bieten.

Bekanntlich wird die systematische und phylogenetische Stellung der Gattung *Cuon* recht verschieden beurteilt. Während Huxley (1880) *Cuon* als modifizierten Schakal betrachtet, sieht Matthew (1924, 1930) in *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* (= *Icticyon*) neben verschiedenen fossilen Gattungen Vertreter der Simocyo-

ninae¹⁾, eine Gruppe, die sich bereits im Oligozän von den echten Caniden (Caninae) abgespalten haben soll. Diese Auffassung teilt auch Helbing (1928, p. 37), indem er schreibt: „Sie (*Cuon*, *Lycaon* und *Speothos*) bilden mit der *Tenncyon*-Gruppe, wie schon von Matthew wiederholt bemerkt worden ist, die einzige phylogenetisch einigermaßen sicher deutbare natürliche Sektion unter den weitverzweigten Gliedern der Familie der Caniden“.

Im gleichen Jahr schreibt jedoch Soergel (1928, p. 237), „erst ein reicheres, auch bessere Schädelreste umfassendes Material an altdiluvialen, vor allem aber auch an altmitteldiluvialen Caniden, und eine genaue Kenntnis der kleinen Wölfe der Gegenwart wird eine Klarstellung der diluvialen Stammesentwicklung der kleinen und großen Wölfe und ihren speziellen verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Cuon* ermöglichen“. Hauck (1938) kommt anlässlich des Vergleiches von *Cuon* und *Canis*-Schädeln zu dem Ergebnis, daß die Gattung *Cuon* als Ahnenform einer Haushundform nicht in Frage kommt und schließt sich (1950) hinsichtlich der systematischen Stellung von *Cuon* der Auffassung Matthew's an (Hauck 1950, p. 30).

Hough (1948), der sich mit der Gehörregion verschiedener rezenter und fossiler Carnivoren auseinandersetzt, lehnt die Zweiteilung Matthew's in Cuoninae (= Simocyoninae) und Caninae ab und stellt sehr richtig fest, daß *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* keine genetische Einheit bilden. „*Cuon* and *Speothos*, with similar dental modifications, are quite different adaptive types. *Cuon* is slender and agile, resembling a large jackal. *Icticyon* is the smallest of the canidae, except *Fenecus zerda*; a short legged, thick-necked, large-headed creature it does not look much like any dog“ (1948, p. 76). „*Lycaon* is a typical canid in appearance except for the spots, an unusual feature in a wild member of the family, but common enough in domestic breeds“ (1948, p. 76).

Ist bereits dadurch die Auffassung Matthew's widerlegt, so zeigen die Fossilfunde nunmehr — wenigstens für das Gebiß — die weitgehend lückenlose Stufenreihe, die von primitiven *Canis*-Typen

1) Daß jedoch der Autor der Simocyoninae, nämlich Zittel (1893), diese Unterfamilie für einen erloschenen Seitenzweig der Caniden aufstellte und *Cyon* (= *Cuon*) bloß als Subgenus von *Canis* betrachtete (1893, p. 628) sowie *Lycaon* ebenfalls zu den Caninae zählt, scheint Matthew, Simpson (1945) u. a. entgangen zu sein.

zu den heutigen *Cuon*-Formen führt. Gleichzeitig mit dem Nachweis dieser Stadien ist auch der Zeitpunkt der Abspaltung vom *Canis*-Stamm festgelegt, der nach Ansicht des Verf. auf Grund der vorliegenden Reste nicht vor dem Quartär erfolgt ist. Damit ist die Ansicht Matthew's hinfällig geworden. Daß die Simocyoninae (i. e. S.) nicht mit rezenten Caniden in nähere Beziehung gebracht werden dürfen, habe ich bereits vor einigen Jahren (1949) in einem andren Zusammenhang erwähnt.

Die heutigen Vertreter der Gattung *Cuon* werden in der Literatur verschieden beurteilt. Während manche Autoren vier Arten unterscheiden, handelt es sich nach Pocock (1941) bloß um mehrere Rassen einer Art (*Cuon javanicus*), von denen die südlichen Formen gemäß der Bergmann'schen Regel die zierlichsten, die nördlichsten die robustesten sind. Ähnliche, durch klimatische Differenzen bedingte Unterschiede zeigen auch die jungpleistozänen Vertreter, die vom Mittelmeergebiet bis nach Sibirien verbreitet waren. Der durch Kretzoi (1941) erfolgten Aufsplitterung der rezenten und fossilen Lycaoninae (= Cuoninae) in mehrere Gattungen kann ich mich nicht anschließen. Sie beruhen teilweise auf vollkommen unzulänglichem, nicht typisierendem Material.

Noch vor wenigen Jahren war über alt- und ältestquartäre *Cuon*-Arten nichts bekannt. Heute kennen wir sie aus Europa, Ost- und Südostasien. Damit ist auch die einst viel weitere Verbreitung dieser Gattung erwiesen, wie es auch für zahlreiche andere Säugtiere gilt.

Die heutigen Rotwölfe unterscheiden sich in zahlreichen morphologischen und anatomischen Merkmalen von den echten Wölfen, Schakalen und Füchsen. Diese Merkmale, die im Schädel, Gebiß, Wirbelsäule und Extremitäten festzustellen sind, haben — vor allem wegen der Unterschiede im Gebiß gegenüber *Canis*, denen in der Regel große Bedeutung in systematischer Hinsicht beigemessen werden — zur Abtrennung als eigene Unterfamilie (*Cuoninae* Miller 1924, *Lycaonina* Gray) geführt. Das Gebiß ist gegenüber den „echten“ Caniden reduziert, indem die rückwärtigen Molaren verkleinert bzw. in Verlust geraten sind. Dieser Prozeß steht in Zusammenhang mit einer Verkürzung des Fazialschädels²⁾, der ge-

²⁾ Wie Fossilfunde erkennen lassen, kann hier tatsächlich von einer Verkürzung gesprochen werden, da die Ausgangsformen einen längeren Fazialschädel besitzen als die rezenten Rassen.

drängten Stellung der Praemolaren und der Erhöhung ihrer Kronen, sowie dem mehr schneidenden Charakter des P^4 und des M_1 und M_2 . Gleichzeitig mit der Verkürzung des Faszialschädels und der Ausbildung des Schnappergebisses ist auch ein Schlankerwerden der Extremitäten zu konstatieren. Analoge Tendenzen kennzeichnen auch *Lycaon pictus*, den afrikanischen Hyänenhund, der in mancher Hinsicht weniger abgeleitet erscheint als *Cuon*. Diese

Merkmale stehen in Zusammenhang mit der Lebensweise dieser ausschließlich lebende Beute jagende Caniden.

Wie weit die *Cuon* und *Lycaon* gemeinsamen Merkmale genetisch bedingt sind, wird im folgenden noch erörtert. Jedenfalls zeigt ein Vergleich der Schädelbasis von heutigen *Cuon*-Formen mit anderen lebenden Caniden, weitgehende Übereinstimmung mit *Thos* (Schakal). Diese Übereinstimmung, die u. a. Lage und Ausbildung der Bullae, der Foramina und Processus betrifft, ist bis zu einem gewissen Grad auch für andere Merkmale (Foramen infraorbitale, Ausbildung des P^4 , distale Begrenzung der Nasalia etc.) gültig. Mit *Canis (lupus)* ist die Ähnlichkeit weitaus geringer, besonders wenn man *Canis lupus lupus* oder eine sonstige nördliche Rasse dieser Art vergleicht. Südliche Rassen verhalten sich in der Regel schakalähnlicher (vgl. Thenius 1954). Dies ist durch die im allgemeinen ursprünglicheren Merkmale der kleinen (südlichen) Wölfe bedingt. Die großen (nördlichen oder Wald-)Wölfe verhalten sich in ihren Merkmalen abgeleiteter, d. h. sie haben sich weiter vom ursprünglich schakalartigen Typus entfernt. Diese Tatsache ist für die richtige Beurteilung der phylogenetischen Zusammenhänge sehr wichtig. Aber auch *Vulpes* entfernt sich weiter vom *Cuon*-Typus, wenn auch in anderer Weise. *Lycaon* verhält sich in zahlreichen Merkmalen ähnlich wie *Cuon*, schließt sich jedoch im

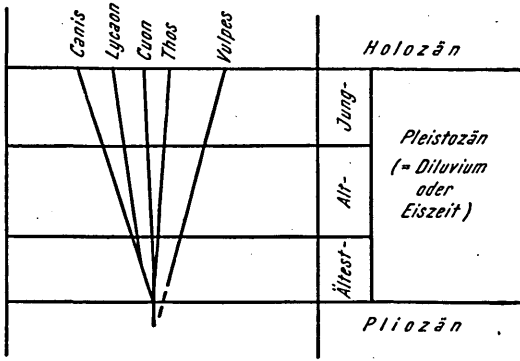


Abb. 1. Graphisches Schema zur Darstellung der stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen *Cuon* und verwandten Gattungen.

anderen lebenden Caniden, weitgehende Übereinstimmung mit *Thos* (Schakal). Diese Übereinstimmung, die u. a. Lage und Ausbildung der Bullae, der Foramina und Processus betrifft, ist bis zu einem gewissen Grad auch für andere Merkmale (Foramen infraorbitale, Ausbildung des P^4 , distale Begrenzung der Nasalia etc.) gültig. Mit *Canis (lupus)* ist die Ähnlichkeit weitaus geringer, besonders wenn man *Canis lupus lupus* oder eine sonstige nördliche Rasse dieser Art vergleicht. Südliche Rassen verhalten sich in der Regel schakalähnlicher (vgl. Thenius 1954). Dies ist durch die im allgemeinen ursprünglicheren Merkmale der kleinen (südlichen) Wölfe bedingt. Die großen (nördlichen oder Wald-)Wölfe verhalten sich in ihren Merkmalen abgeleiteter, d. h. sie haben sich weiter vom ursprünglich schakalartigen Typus entfernt. Diese Tatsache ist für die richtige Beurteilung der phylogenetischen Zusammenhänge sehr wichtig. Aber auch *Vulpes* entfernt sich weiter vom *Cuon*-Typus, wenn auch in anderer Weise. *Lycaon* verhält sich in zahlreichen Merkmalen ähnlich wie *Cuon*, schließt sich jedoch im

Bau der Schädelbasis und der Gehörregion mehr *Canis* als *Thos* an. Damit ist freilich nicht gesagt, daß rezente Arten der genannten Gattungen als Ahnenformen für *Cuon* oder *Lycaon* in Betracht kommen. Vielmehr verhält sich die Sache so, wie in dem nebenstehenden Schema (Abb. 1) angedeutet ist. Während *Cuon* sich von dem Stamm, der zu den heutigen Schakalen führt, ableiten läßt, steht *Lycaon* dem zu *Canis* führenden Stamm morphologisch näher. Die Abspaltung dürfte daher etwas später erfolgt sein als jene von *Cuon*³⁾. Diese Schlußfolgerung wird durch Fossilfunde bestätigt. Sie belegen das relativ junge geologische Alter der Gattungen *Cuon* und *Lycaon* und zeigen gleichzeitig, daß die morphologische Ähnlichkeit im wesentlichen auf einer Parallelentwicklung beruht. Es ist daher nicht ganz am Platze, *Cuon* und *Lycaon* zu einer Unterfamilie zu vereinen, soll diese auch genetische Zusammenhänge wiedergeben. *Speothos* steht noch weiter ab, so daß man, wie es auch von extremen Systematikern geschehen ist, Cuoninae, Lycaoninae und Speothoinae unterscheiden müßte. Eine derartig enge Fassung der Unterfamilie ist m. E. nicht gerechtfertigt. *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* sind nichts anderes als aberrante Angehörige der Caninae, die sich unabhängig voneinander entwickelt haben und deren Ähnlichkeit bloß durch \pm gleichsinnige Veränderungen im Gebiß hervorgerufen ist. Vergleicht man etwa die Extremitäten von *Cuon* und *Speothos*, so weichen diese stark voneinander ab. Zwischen *Cuon* und *Lycaon* bestehen wohl gewisse Übereinstimmungen im Extremitätenbau, die sich jedoch aus der allgemeinen Streckung der Extremitäten ergeben. Unterschiede finden sich im einzelnen zur Genüge (vgl. Reduktion des 1. Zehenstrahles, funktionelle Artiodactylie bei *Lycaon* etc.). Ähnliches gilt für die Wirbelsäule. Es ist eine Parallelentwicklung, die diese Ähnlichkeit bedingt und die auch der Grund für gewisse Übereinstimmungen im Skelettbau mit *Acinonyx*, dem Gepard, bilden⁴⁾. Während *Cuon* und *Lycaon* felinoide Caniden darstellen, handelt es sich bei den Geparden um canoide Feliden.

³⁾ Freilich ist auf Grund von Befunden an rezemtem Material nicht auszuschließen, wie weit die „canis“-artigen Merkmale von *Lycaon pictus* auf einer Abspaltung vom *Canis*-Stamm beruhen bzw. wie weit es sich um (analog) zu *Canis (lupus)* erfolgte parallele Veränderungen handelt. Im letzteren Fall wäre auch eine Ableitung vom *Thos*-Stamm möglich.

⁴⁾ Diese Ähnlichkeit erschwert in manchen Fällen eine sichere Zuordnung von \pm fragmentären Extremitätenknochen, wie sie dem Paläontologen zur Verfügung stehen.

Damit wollen wir uns den fossilen Vertretern der Gattung *Cuon* zuwenden. *Cuon*-Reste sind aus dem europäischen Jungpleistozän wiederholt beschrieben worden. Sie schließen sich an den rezenten *Cuon (javanicus) alpinus* an und werden als *Cuon alpinus europaeus* bezeichnet (vgl. Stehlin 1933). Eine kleinere, zierliche Form aus dem Mittelmeerraum wird als *Cuon alpinus sardous* abgetrennt. Abgesehen von dürftigen Zahn- und Kieferresten aus dem Heppenloch, die Nehring (1890) als *Cuon alpinus fossilis* beschrieb, lagen bis vor kurzem keine Reste aus dem älteren Quartär⁵⁾ Europas vor. Diese sind von *Cuon alpinus europaeus* nicht zu unterscheiden. *Xenocyon lycaonoides* (Kretzoi 1938) aus dem Altquartär von Gombaszög (Ungarn) gehört zur Gattung *Lycaon* und stellt damit den bisher ältesten Vertreter dieser Gattung dar⁶⁾ (vgl. Thenius 1954). *Lycaon lycaonoides*, wie diese Art nunmehr zu heißen hat, zu der auch „*Canis*“ *gigas* (= „*Canis*“ *spelaeoides* Kretzoi) zu zählen ist, verhält sich im Mandibulargebiß in mancher Hinsicht lupoid und zeigt damit, daß die Abspaltung von *Canis* erst kurz zurückliegt.

Mit der Entdeckung von *Cuon priscus* (Thenius 1954) aus dem Altquartär von Hundsheim liegt ein bisher unbekanntes Stadium in der zu den heutigen *Cuon*-Arten führenden Reihe vor, das die bisherige Lücke schließt, die zwischen dem vor wenigen Jahren aus dem Ältestquartär von China beschriebenen *Cuon dubius* (Teilhard de Chardin 1940 = *Cuon* n. sp. Pei 1939 = *Simicuon peii* Kretzoi 1941) und den jüngeren *Cuon*-Arten bestand. *Cuon priscus*, der etwas größer ist als *Cuon alpinus* bzw. *C. javanicus*, unterscheidet sich von diesen durch die gestrecktere Mandibel, den offener gestellten Praemolaren, deren Kronen kaum erhöht sind, und dem primitiv gebauten Backenzahnabschnitt. Während im Maxillargebiß der M^1 den charakteristischen dreieckigen Umriß besitzt und dreihöckrig ist (zwei Außen- und ein Innenhöcker), also typisch cyonoid gebaut ist, fehlt dem (individuell dazugehörigen) M_1 und dem M_2 der für die rezenten *Cuon*-Formen so charakteristi-

⁵⁾ Die Altersstellung der Heppenlochfauna ist noch nicht ganz abgeklärt (vgl. Kormos 1937). Während nach den Kleinsäugetern und manchen Großsäugetern wenigstens ein altquartäres Alter sicher ist, sprechen einzelne Großsäuger für ein jüngeres Alter.

⁶⁾ *Lycaon anglicus* beruht auf einer Mandibel eines Wolfes mit aberrantem Gebiß (s. Reynolds 1909, vgl. Kretzoi 1941).

sche schneidende Charakter, indem das niedrige Talonid des M^1 aus dem Hypoconid und einem cingulumartigen Endoconid gebildet wird. Außerdem ist ein deutliches Metaconid vorhanden. Die Krone des M_2 ist im Umriß nahezu rechteckig (bei den rezenten Formen \pm gerundet) und gliedert sich in ein zweihöckeriges Trigonid und ein deutliches Talonid. Der Zahn zeigt zwei Wurzeläste, von denen der rückwärtige kräftiger ist. Der M_3 ist reduziert. Ein derart ursprünglich gebauter M_2 findet sich bei den heutigen *Cuon*-Formen nicht. Wohl kommt es bei einzelnen Individuen gelegentlich zur Ausbildung eines cingulumartigen Endoconids am M_1 , der M_2 ist jedoch stets einwurzelig und die Krone einhöckerig, bei \pm gerundetem Umriß (vgl. Abb. 2). Auch so primitiv gebaute *P*, wie sie *Cuon priscus* besitzt, zeigen die heutigen Rassen nicht. Die gestreckte Mandibel der fossilen Form läßt erkennen, daß *Cuon priscus* eine geringere Schnauzenverkürzung besaß als die lebenden *Cuon*-Rassen. Auch im Extremitätenskelett verhält sich *Cuon priscus* etwas ursprünglicher⁷⁾.

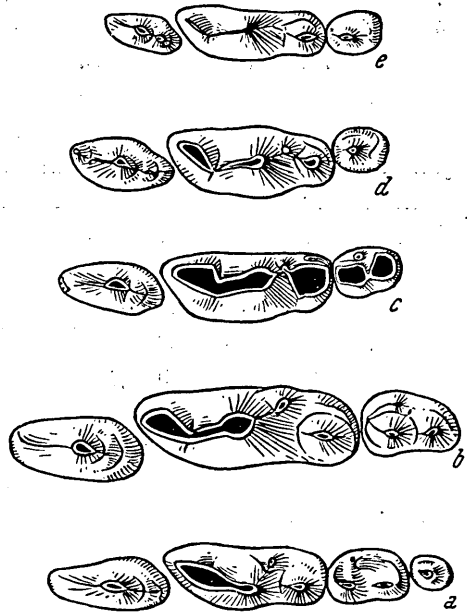


Abb. 2. Die Veränderungen im mandibularen Backenzahngebiß (P_4 — M_3 , sin.) bei fossilen und rezenten *Cuon*-Arten, dargestellt an Hand einer Stufenreihe. Von unten nach oben zu lesen. Beachte die zunehmende Reduktion (Verlust des M_3) und die Vereinfachung des M_2 und des Talonids von M_1 . a = *Cuon dubius dubius* aus dem Ältestquartär von China; nach Teilhard umgezeichnet. b = *Cuon dubius stehlini* aus dem Altquartär von Rosières; spiegelbildlich umgezeichnet nach Stehlin. c = *Cuon priscus* aus dem Artquartär von Hundsheim, Original. d = *Cuon alpinus europaeus* aus dem Jungpleistozän der Steiermark, Original. e = *Cuon javanicus*, rezent, Original. Sämtliche in natürlicher Größe.

7) Es kann an dieser Stelle nur auf die ausführliche Beschreibung a. a. O. hingewiesen werden (s. Thénius 1954).

Gibt bereits *Cuon priscus* interessante Hinweise auf die Phylogenie der Rotwölfe, so verhält sich *Cuon dubius* aus dem Ältestquartär in mancher Hinsicht noch primitiver. *Cuon dubius* besitzt wie *Canis* einen M_3 und der M_2 ist weitgehend lupoid gebaut, indem der relativ lange Zahn ein zweihöckriges Trigonid besitzt, an das sich ein Talonid anschließt. Der M_3 zeigt — wie bei *Canis lupus* — eine gerundete, einhöckrige Krone. Den Praemolaren fehlt ein bei jungdiluvialen und rezenten *Cuon*-Arten oft betonter Paraconidhöcker. Der M_1 hingegen weicht von *Canis* durch die Reduktion des Endoconides ab, jedoch ist das Talonid nicht so schneidend entwickelt, wie es für jüngere *Cuon*-Arten charakteristisch ist, indem das Hypoconid noch mehr labial liegt und kaum vergrößert ist. Ein Metaconid ist vorhanden. Erscheint damit auch ein unmittelbarer genetischer Zusammenhang zwischen *Cuon dubius* und *Cuon priscus* ausgeschlossen⁸⁾, so zeigen uns beide Arten, wie sich die Gebißmerkmale der Rotwölfe langsam entwickelt haben. Auch *Cuon dubius* besitzt eine lange Schnauze. Über das Extremitätenskelett dieser Art ist nichts bekannt.

Sehr interessant verhalten sich auch die Reste eines Caniden aus ungefähr gleichaltrigen Schichten, die durch Stehlin (1912) beschrieben wurden. Die individuell zusammengehörigen Reste umfassen einige Extremitätenknochen, Kiefer- und Zahnreste und wurden ursprünglich durch Stehlin als Canide (? *Cyon* sp.), später aber (1933) als aberrante *Canis*-Art gedeutet. Anlässlich der Beschreibung von *Cuon priscus* habe ich diese Form *Cuon dubius stehlini* benannt und betrachte sie als Vertreter der Gattung *Cuon*, der sich einerseits an *Cuon dubius*, andererseits an *Cuon priscus* anschließt (s. Abb. 2). Dieser Canide, der *Cuon dubius* und *C. priscus* an Größe übertrifft (was Stehlin seinerzeit mit veranlaßte, von einer Zuordnung zu *Cuon* abzusehen; inzwischen sind aber auch von *Lyaon* gleich große (fossile) Arten bekannt geworden, wie der bereits erwähnte *Lyaon lyaonoides* aus dem Altquartär von

⁸⁾ Zur Entscheidung dieser Frage spielt jedoch die Bewertung der Reduktion eines Merkmales (in diesem Fall das Endoconid) eine entscheidende Rolle. Wie ein umfangreiches Material lehrt, verhalten sich Formen am Beginn einer Stammreihe im allgemeinen variabler, so daß für mich die Reduktion des Endoconides bei *Cuon dubius* kein Grund ist, diese Art deshalb aus der Ahnenreihe späterer *Cuon*-Arten (mit angedeutetem Endoconid) zu streichen (vgl. auch Thenius 1950).

Ungarn), besitzt einen M_1 ähnlich *Cuon dubius*, also mit reduziertem Endoconid. Der M_2 ist lupoid gebaut, ebenfalls wie bei *Cuon dubius*, der M_3 hingegen ist reduziert. Der P_4 entspricht weitgehend *Canis (lupus)*, indem ein akzessorischer Vorderhöcker fehlt. Nun zeigt aber der (individuell dazugehörige) P^1 einen schwachen Deuteroconus (Innenhöcker), ähnlich *Cuon priscus*, und auch die Verschmelzung von Tibia und Fibula (was bei *Canis lupus* in diesem Altersstadium noch nicht vorkommt) zeigt, daß es sich um einen primitiven Cuoninen handelt und nicht etwa um eine aberante *Canis*-Art. *Cuon dubius stehlini* vermittelt morphologisch zwischen *Cuon dubius dubius* und *Cuon priscus* und nimmt auch zeitlich eine Mittelstellung ein.

Von *Cuon dubius* zu *Canis* bzw. *Thos* ist kein weiter Schritt. Dasselbe gilt vom Verhältnis *Cuon priscus* zu jungpleistozänen und rezenten *Cuon*-Arten⁹⁾. Bemerkenswert ist, daß die heutigen Arten bedeutend kleiner sind als die geologisch älteren Formen. Ob diese Erscheinung für sämtliche fossile Formen dieses Stammes zutrifft, ist heute noch nicht mit Sicherheit zu sagen.

Damit kommen wir zu der eingangs gemachten Feststellung, *Cuon* stehe den heutigen Arten der Gattung *Thos* näher als *Canis*-Arten. Wie schon betont, und wie aus dem eben gesagten hervorgeht, ist an eine Ableitung von rezenten Arten nicht zu denken. Wie weit jedoch die thooïden (i. e. S.) Merkmale tatsächlich auf einen direkten Zusammenhang mit *Thos* hindeuten, wie es in dem Schema auf Seite 380 angenommen wurde, oder wie weit es sich bloß um primitiv gebliebene Merkmale — die den ursprünglichen Vertretern der Gattung *Canis* ebenfalls zukamen — handelt, ist schwer zu sagen. Jedenfalls verhalten sich die *Cuon*-Arten im Schädelbau — abgesehen von den jüngst erworbenen, mit der Verkürzung des Fazialschädels und der Gebißreduktion in Zusammenhang stehenden Veränderungen — primitiver als etwa *Canis lupus*.

Nun kennt man aus dem Villafranchien (= Ältestquartär) verschiedene Caniden, die den theoretisch zu fordernden Ahnenformen weitgehend entsprechen, indem sie sich im gesamten thooïd bzw. praethooïd verhalten (z. B. *Canis arnensis*, s. Del Campa na 1913,

⁹⁾ Auf die verschiedenen, z. T. auf recht dürftigen Resten beruhenden fossilen *Cuon*-Arten Asiens sei in diesem Zusammenhang nicht näher eingegangen, da sie phylogenetisch ohne Bedeutung sind (vgl. dazu Th en i us 1954).

vgl. Soergel 1928). Ob man nun *Canis arnensis* zur (Unter)Gattung *Thos* stellen will oder nicht, ist Ansichtssache. Ähnlich wie heute die Unterschiede zwischen Schakalen und Wölfen schwinden, wenn wir nördliche Schakale und südliche Wölfe vergleichen, so verschwinden die Grenzen umsomehr, je mehr wir uns den gemeinsamen Stammformen nähern. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, kann der auf Seite 380 gegebene „Stammbaum“ nur ein Schema sein, das die aus der morphologischen Ähnlichkeit gefolgerten Zusammenhänge und damit die Ansicht des Verf. wiedergibt.

Für die Überlassung von Material sei auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. O. Kühn, Vorstand des Paläontologischen Institutes der Universität Wien sowie den Leitungen der geol.-paläont. und der zoolog. Abteilung des Naturhistorischen Museums mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

Zusammenfassung.

An Hand von Fossilfunden wird der Versuch gemacht, die Abstammung der Gattung *Cuon* darzustellen und mit Material zu belegen. Schädel- und Gebißmerkmale der rezenten Formen sowie die fossilen Belege sprechen für ein relativ junges geologisches Alter der Gattung, die nach Ansicht des Verf. nicht vor dem Quartär entstanden ist. *Cuon dubius* aus dem Ältestquartär von China ist der bisher älteste und ursprünglichste Vertreter dieser Gattung mit weitgehend thooid gebautem Gebiß. Das nächste Stadium wird durch *Cuon dubius stehlini* aus Rosières (Frankreich) repräsentiert, an das sich *Cuon priscus* aus dem Altquartär von Hundsheim (Niederösterreich) anschließen läßt. Von dieser Art lassen sich die jungdiluvialen und rezenten Arten zwanglos ableiten.

Ein Zusammenhang mit tertiären Formen aus der Gruppe der Simocyoniden bzw. Temnocyoniden, wie er u. A. durch Matthew angenommen wurde, besteht nicht. Gleichzeitig wird nachzuweisen versucht, daß *Lycaon (pictus)* und *Speothos (venaticus)* bloße Parallelentwicklungen zu *Cuon* darstellen, deren Gemeinsamkeiten in der Gebißreduktion liegen. Eine Abtrennung als eigene Unterfamilie(n) ist nicht erforderlich. Während *Cuon* den schakalartigen Habitus seiner Vorfahren am reinsten bewahrt hat, zeigt *Lycaon* wolfsartige Züge. *Speothos* läßt sich von südamerikanischen Caniden ableiten.

Die hier vertretene Auffassung wird durch eine Stufenreihe belegt, welche die zunehmende Reduktion des Mandibulargebisses im Verlauf des Quartärs zeigt.

Literatur.

- Campana, D. Del.: 1913, I cani plioceni di Toscana. — *Palaeontograph. Italica* 19, Pisa. — Hauck, E.: 1938, Ist der *Cuon* zu den Stammvätern des Haushundes zu zählen? — *Wiener Tierärztl. Mon.-Schr.* 25, Wien. — Ders., 1950, Abstammung, Ur- und Frühgeschichte des Haushundes. — *Præhistor. Forschg.* 1, Wien. — Helbing, H.: 1928, Carnivoren des oberen Stampien. — *Abh. Schweiz. Paläont. Ges.* 47, Basel. — Hough, J. R.: 1948, The auditory region in some members of the Procyonidae, Canidae and Ursidae. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 92, New York. — Huxley, T. H.: 1880, On the cranial and dental character of the canidae. — *Proc. zool. soc. London.* — Kormos, Th.: 1937, Über die Kleinsäuger der Heppenlochfauna. — *Jber. u. Mitt. o-rhein. geol. Ver. n. F.* 26, Karlsruhe. — Kretzoi, M.: 1938, Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht über die Gesamtfauuna. (Ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartärs). — *Annal. Mus. Nation. Hungar.* 31, Budapest. — Ders.: 1941, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög. — *Ibid.* 34, Budapest. — Matthew, W. D.: 1924, Third contribution to the Snake Creek fauna. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 50, New York. — Ders.: 1930, The phylogeny of dogs. — *J. Mammalogy* 11, Baltimore. — Miller, G. S.: 1924, List of North American recent mammals. — *Bull. U. S. Nation. Mus.* 128. — Nehring, A.: 1890, Über *Cuon alpinus fossilis* Nehring, nebst Bemerkungen über einige andere fossile Caniden. — *N. Jb. f. Miner. etc., II*, Stuttgart. — Pei, W. C.: 1939, New fossil material and artifacts from the Choukoutien region during the years 1937 to 1939. — *Bull. geol. soc. China* 19, Pehpei. — Pocock, R. J.: 1941, The fauna of British India, including Ceylon and Burma. *Mammalia* II. — London. — Reynolds, S. H.: 1909, A monograph of the British Pleistocene mammalia. II., Part III. Canidae. — *Palaeontograph. soc., London.* — Soergel, W.: 1928, Ein kleiner Wolf aus den Kiesen von Süßenborn. — *Z. dtsch. geol. Ges.* 80, Berlin. — Stehlin, H. G. & Dubois, E.: 1933, La grotte de Cotencher, station moustérienne. — *Mém. soc. paléont. Suisse* 52/53, Basel. — Stehlin, H. G. & Grossouvre, A.: 1912, Les sables de Rosières, près St. Florent (Cher). — *Bull. soc. géol. France* (4), 12, Paris. — Teilhard de Chardin, P.: 1940, The fossils from locality 18 near Peking. — *Palaeont. Sinica* n. s. C, 9, (124), Peiping. — Thenius, E.: 1949, Zur Herkunft der Simocyoniden (Canidae, Mammalia). — *Sb. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.* 158, Wien. — Ders.: 1950, Das Meerschweinchen — biologisch betrachtet. — *Österr. Zool. Z.* 2, H. 4, Wien. — Ders.: 1951, Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartär von Hundsheim (Niederösterreich). — *N. Jb. f. Geol. u. Paläont., Abh., Stuttgart.* — Zittel, K. A.: 1893, *Handbuch der Paläontologie I. Paläozoologie IV. Vertebrata, Mammalia.* — München u. Leipzig.