

IST *DESMOSTYLUS* EINE SIRENE?

Von

O. SICKENBERG

(Göttingen).

(Eingelangt am 24. Jänner 1935.)

Die Durchführung ausgedehnter Untersuchungen über Morphologie und Stammesgeschichte der Sirenen führte mich dazu, mich mit dem Problem der verwandtschaftlichen Stellung von *Desmostylus* auseinanderzusetzen. Die Auffassungen hinsichtlich der systematischen Position dieses merkwürdigen Säugers gehen bekanntlich weit auseinander. Die Mehrzahl der Forscher, wie HAY, KELLOGG, SIMPSON, MATSUMOTO usw. betrachtet auch heute noch *Desmostylus* als einen Angehörigen des Sirenenstammes, während ABEL ihn überhaupt aus dem Kreis der monodelphen Säuger ausgeschlossen wissen will und in ihm den Vertreter einer eigenen Ordnung der Multituberculata sieht. Die Meinung, daß stärkere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Proboscidiern bestünden (OSBORN, YOSHIWARA und IWASAKI) wird gegenwärtig kaum mehr vertreten. Bemerkenswerterweise wurde von niemandem ernstlich der Versuch gemacht, die Sirennatur von *Desmostylus* unter Beweis zu stellen, nicht einmal dann, als durch die Arbeiten ABEL's (1922, 1923, 1925) die herrschende Ansicht eine schwere Erschütterung erfahren mußte. Andererseits fehlt es auch bei ABEL an einer entsprechenden Klarlegung jener Umstände, die eine Zuteilung zu den Sirenen unmöglich machen. Allerdings konnte er nicht erwarten, daß auch nach seinen Veröffentlichungen *Desmostylus* ganz allgemein auch weiterhin zu den Sirenen gerechnet würde. Ein Nachholen dieser Versäumnisse bildet die Aufgabe der folgenden Zeilen, nicht aber eine Erörterung der verwandtschaftlichen Zugehörigkeit, die hier bewußt vermieden wird. Für mich persönlich betrachte ich die vorliegende Arbeit als eine Auseinandersetzung mit dem *Desmostylus*-Problem

im Hinblick auf meine Sirenenstudien. Weiterhin ist aber zu erhoffen, daß auch dieses selbst in seiner Erforschung gefördert und auf neue Grundlagen gestellt wird, wenn es gelingen sollte, die vermeintliche Sirennatur endgültig als irrig abzulehnen. Meine Darlegungen stützen sich ausschließlich auf die vorhandene Literatur, die Untersuchung von Originalmaterial blieb mir leider versagt. Bei der Beurteilung vieler noch offener Fragen mußte ich mir daher gebührende Zurückhaltung auferlegen.

Was Art, Anzahl und Vorkommen des in Frage stehenden Materials anlangt, muß ich hier auf die einschlägigen Arbeiten verweisen, die diesbezüglich eine erschöpfende Auskunft gewähren (YOSHIWARA und IWASAKI, 1902, MERRIAM, 1911, HAY, 1915, 1924, ABEL, 1922, KELLOGG, 1931). An dieser Stelle sei nur soviel bemerkt, daß die neuere Literatur innerhalb der *Desmostylus*-Gruppe fünf bzw. vier Arten unterscheidet, die sich auf zwei Gattungen, *Desmostylus* MARSH und *Cornwallius* HAY, verteilen und in ihrem Auftreten auf die marinen Miozänbildungen Japans und der pazifischen Region Nordamerikas beschränkt sind. Es sind dies *Desmostylus hesperus* MARSH, *D. japonicus* TOKUNAGA u. IWASAKI, *D. cymatias* HANNIBAL, *D. californicus* HAY und *Cornwallius sookensis* (CORNWALL) (HAY, 1930, KELLOGG, 1931). Dazu wäre zu bemerken, daß mir die artliche Selbständigkeit von *D. cymatias* und *D. californicus* recht wenig gesichert erscheint, sich dagegen *D. hesperus* und *D. japonicus* wohl unterscheiden lassen. Auch *C. sookensis* könnte zweifellos eine „gute“ Art, ja sogar Gattung darstellen, wenn es sich nicht bei den betreffenden Resten um Milchzähne von *Desmostylus* handeln sollte, eine Annahme, die HAY selbst für durchaus möglich hält (HAY, 1924, S. 4). Für den vorgenommenen Zweck genügt es jedoch vollkommen, im folgenden ohne weiteres auf den Begriff „*Desmostylus*“ allein Bezug zu nehmen. Auch hier bildet, wie überall, den Hauptgegenstand der Untersuchungen und Überlegungen der nahezu vollständige Schädel von *D. hesperus*, bei KELLOGG. (1931) als *D. cymatias* bezeichnet, sowie das Schädelfragment von *D. japonicus*.

Die Mehrzahl der in Frage kommenden Autoren fühlte, wie schon betont, keine Veranlassung, die Zugehörigkeit von *Desmostylus* zu den Sirenen näher zu begründen. Sie begnügen sich vielmehr mit der ganz allgemein gehaltenen Feststellung, daß unsere Form eben eine Sirene sei. In vereinzelt Fällen läßt sich aber doch

erkennen, was die Veranlassung zu der vorgenommenen systematischen Einreihung bot. Die Eigenschaften, die eine solche ermöglichen würden, wären, kurz zusammengefaßt, folgende: Aquatische Lebensweise, Umbildung der Praemaxillen zu einem Rostrum, Form der Backenzähne, Mangel eines Tränenkanals und schließlich die Schwere und Kompaktheit der Knochen. Diese ganzen Angaben erscheinen aber auch nicht in ausdrücklicher Form niedergelegt, sondern müssen vielmehr zwischen den Zeilen herausgelesen werden. Umsomehr hätten sich die Anhänger der Sirenenhypothese verpflichtet fühlen müssen, bei Aufstellung von Diagnosen, die nach ihrer Meinung bestehenden Gemeinsamkeiten klar zur Darstellung zu bringen. Die von SIMPSON 1932 vorgenommene Charakterisierung der Sirenia bereitet aber in dieser Hinsicht eine gewisse Enttäuschung (1932, S. 422 f.):

“Strictly aquatic eutherian mammals, hind limbs becoming reduced and funktionsless, front limbs becoming paddle-like, but with retention of more or less normal articulations. Tail continuing lumbar region, with horizontal fin. External nares dorsal, premaxillae forming a rostrum, often deflected. Tympanic semicircular, petromastoid massive, more or less triangular, loosely articulated with basicranium. Incisors becoming reduced in number, one pair forming upper tusk, or lost in adult. Cheek teeth primitively bilophid, may be reduced, degenerate, or lost, may become more complex, bunodont, or may be greatly increased in number.“

Dazu wäre zu bemerken, daß die meisten und gerade die wichtigsten Merkmale für *Desmostylus* aus dem Grunde diagnostisch nicht anwendbar sind, weil ihr Zutreffen nicht beweisbar (Beschaffenheit der Gliedmaßen, Gestalt der Schwanzflosse) oder nicht gegeben ist (Beschaffenheit der Oticalregion usw.): In Wirklichkeit erscheinen von diesen in der Diagnose angeführten Merkmalen nur folgende als wirklich gemeinsam: Aquatische Lebensweise, Umbildung der Praemaxillen zu einem Rostrum und dorsale Lage der Nasalapertur. Die Backenzähne von *Desmostylus* als ausgesprochen bunodont zu bezeichnen, würde ich kaum wagen. Schon daraus erhellt, daß die Auffindung von gemeinsamen Zügen auf große Schwierigkeiten stoßen muß. Die obengenannten und als stichhältig gefundenen Gemeinsamkeiten sind denn doch zu allgemeiner Natur, als daß sie eine engere Verwandtschaft begründen könnten. Wer aber die zur Unterscheidung der *Desmostyliformes* von den übrigen

Sirenen, den *Trichechiformes*, aufgestellten Diagnosen überprüft, wird finden, daß laut der vorgenommenen Kennzeichnung recht wenig Unterschiede bestehen müssen. Durch HAY erfolgt 1924 (S. 7) folgende Charakterisierung der *Desmostyliiformes*: "Postorbital part of the skull broad and depressed. Preorbital part narrowed and moderately decurved. Temporal ridges feebly developed. External nares far in front of the orbits. Nasal bones well developed, embraced by the premaxilla. Pariotic bones tightly wedged among the adjacent bones. Grinding teeth composed of closely adhering columns usually hypsodont. Enamel very thick. Two pairs of tusks in lower jaw, none in upper jaw. Genera *Desmostylus* and *Cornwallius*." Ähnlich bei SIMPSON, 1932 (S. 422 f): "Upper incisors small or absent, two lower incisors, procumbent. Cheek teeth hypsodont, closely appressed cylindrical columns, very thick enamel. Skull depressed, rostrum wider than deep and little deflected. Nasals well developed, excluded from external narial border by premaxillae. Jugals reduced. Squamosals pierced by foramina posteriorly. External nares relatively anterior." Wenn in den vorliegenden Diagnosen immerhin das Vorhandensein einiger beachtlicher Abweichungen vom Sirenenbauplan aufgezeigt wird, so sind es deren doch so wenige, daß der Rückschluß, es müßten doch eine nicht geringe Anzahl von Gemeinsamkeiten gegeben sein, durchaus gerechtfertigt ist. Zwischen allgemeiner und Spezialdiagnose klafft hier entschieden ein Widerspruch. In jener fehlt die Anführung der Gemeinsamkeiten, in dieser die der Verschiedenheiten. Entweder die eine oder andere muß also irgendwie unzureichend sein. Die Einzelbeschreibungen geben darüber auch keinen befriedigenden Aufschluß. Wohl finden die Autoren die eine oder andere Eigenschaft, die eine Zuteilung zu den Sirenen erschwert — wollte doch OSBORN und mit ihm YOSHIWARA und IWASAKI *Desmostylus* überhaupt unter die Proboscidier einreihen —, doch wurde ihnen sowohl in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht im allgemeinen kein besonderer und entscheidender Wert beigemessen. Die meisten und sogar die wichtigsten Unterschiede wurden von der überwiegenden Mehrzahl der Beschreiber glattweg übersehen. Nur HAY, selbst einer der eifrigsten Vertreter der Sirenenhypothese, macht auf viele Eigenschaften aufmerksam, die, nach meiner Ansicht, eine Einreihung unter die Sirenen unmöglich machen, ohne indessen die entsprechen-

den Folgerungen zu ziehen. So findet er, um nur ein Beispiel anzuführen, "the auditory organ is very different from that seen in *Trichechus (Manatus)* and *Halicore*" (HAY, 1915, S. 387). Einzig ABEL erkannte die wahre Sachlage: „*Desmostylus* ist morphologisch so weit entfernt, daß an eine enge Verwandtschaft von *Desmostylus* mit den Sirenen und mit den Proboscidiern nicht im entferntesten zu denken ist“ (1922, S. 369). Eine ausführliche Begründung blieb uns ABEL, wie schon oben betont, aber schuldig. Eine gründliche Darstellung des Gegenstandes erscheint daher durchaus nicht überflüssig. Dabei werden die vorhandenen, teilweise sehr beträchtlichen Formverschiedenheiten (Gestalt des praemaxillaren Rostrums, Form des Unterkiefers usw.) weil nicht unbedingt beweiskräftig, gar nicht in den Kreis der Betrachtung miteinbezogen, sondern ausschließlich Bauverschiedenheiten berücksichtigt. Der Durchführung stellten sich aber gewisse Schwierigkeiten entgegen. In Bezug auf die Beurteilung der morphologischen Beschaffenheit ließ sich in vielen, darunter entscheidenden Punkten bisher kaum eine einheitliche Auffassung erzielen. Einer Erörterung gerade dieser Dinge kann nicht aus dem Wege gegangen werden, um zu einer, wenigstens unsern Zwecken entsprechenden Klarheit zu kommen. Es kann in diesem Zusammenhang auch nur eine Klarlegung der strittigen Fragen angestrebt werden, da eine persönliche Stellungnahme zu diesen nicht beabsichtigt ist und dazu außerdem die Untersuchung des Originalmaterials notwendig wäre. Die Verschiedenheiten in der Auffassung beziehen sich auf folgende Punkte:

1. Während sämtliche Autoren und mit ihnen ursprünglich HAY das Vorhandensein eines Stoßzahnpaares im Oberkiefer sowohl bei *D. hesperus* wie bei *D. japonicus* als gegeben erachten (HAY, 1915), bezweifelt HAY später (1924) zumindest für *D. hesperus* dessen Anwesenheit. Die Entscheidung spielt insofern keine Rolle, als bei den Sirenen, soweit ein Stoßzahnpaar auftritt, dieses immer dem I¹, niemals aber dem Eckzahn wie bei *Desmostylus* entspricht.

2. Im Aufbau der Backenzähne scheint wohl, wie auf Grund der Zahnstruktur von *Cornwallius sookensis* sich entnehmen läßt (HAY, 1924), nicht ein derartiger Gegensatz gegenüber sämtlichen monodelphen Säugern zu bestehen, wie ABEL anzunehmen geneigt ist (1922). Die Art des strukturellen Aufbaus fand deshalb bei der Gegenüberstellung überhaupt keine Berücksichtigung. Ebenso wurde

die Frage nach der Natur der Bezahnung und damit im Zusammenhang die des Zahnwechsels nicht in den Kreis der Betrachtung mit einbezogen, da auch die Verhältnisse bei den Sirenen in dieser Beziehung durchaus keine einfachen sind.

3. Dem von HAY 1924 als Maxilloturbinale beschriebenen und photographisch wiedergegebenen Gebilde (Pl. I, Fig. 3) wird meines Erachtens von ABEL zu Unrecht seine ethmoidale Natur abgesprochen.

4. Völlig unentschieden muß die Frage nach der Beschaffenheit und Lage des Jugale bleiben. ABEL vermeinte 1922 den ihm zu Untersuchungszwecken übersandten Lichtbildern entnehmen zu können, daß das Jugale durch einen weit nach rückwärts reichenden Fortsatz des Supramaxillare überhaupt von der Unterseite des Jochbogens ausgeschaltet und auf dessen Oberkante beschränkt bliebe. HAY lehnte diese Auffassung als unzutreffend ab (1923, 1924). Die spätere von ABEL persönlich vorgenommene Untersuchung des Schädels von *D. hesperus* änderte jedoch nichts an seiner Auffassung, sondern bekräftigte ihn sogar in seiner Meinung (1926). Derzeit steht also Aussage gegen Aussage. Auf jeden Fall aber weicht das Jugale zumindestens in seiner Form sehr entschieden von dem Jochbein der Sirenen ab.

5. Die Bedeutung der Öffnung im Bereiche des Jochbogenfortsatzes des Squamosum ist noch völlig ungewiß. Schon an dieser Stelle sei mir die Bemerkung gestattet, daß in der Regel bei Angehörigen ein und derselben Ordnung Homologisierungsfragen keine Rolle spielen. Wäre *Desmostylus* wirklich eine Sirene, so dürfte zumindest die Homologisierung der Knochenelemente und Foramina keine Schwierigkeiten bereiten. Sowohl HAY wie auch ABEL betrachteten die in Frage stehende Öffnung als die Mündung des äußeren Gehörganges. VAN KAMPEN und VAN DER KLAAUW erhoben aber gegen diese Deutung Einspruch und vertraten die Ansicht, daß hier die Mündung eines Sinus epitympanicus vorliegen könne (vgl. ABEL, 1926). Dieser Auffassung schloß sich auch ABEL an (1926). Aus der mir vorliegenden besten Abbildung ersehe ich aber (ABEL, 1922, Taf. 2), daß sich auf der Innenseite des rechten Jochbogenfortsatzes ein großer, heller, kreisrunder Fleck befindet, der einem, noch von Gesteinsmaterial ausgefüllten Foramen entsprechen könnte. Danach wäre der Proc. zygomaticus von einem Kanal durchbohrt, der bereits an der Innenseite mündet und nicht in das Schädelinnere führt.

Daß dem so ist, kann auch aus der Schilderung bei ABEL (1925, S. 136) entnommen werden. In diesem Falle kann es sich dann weder um einen Meatus auditorius noch um einen epitympanalen Kanal handeln. Dann wäre es aber denkbar, daß uns in diesem Durchbruch der Rest des posttemporalen Fensters vorliegt und nicht in einer jener Öffnungen, die ABEL damit in Verbindung bringt (siehe unten). Seine Lage würde auch den bei den Monotremen vorliegenden Verhältnissen, wo ebenfalls der Proc. zygomaticus durchbohrt erscheint, besser entsprechen. Auf keinen Fall liegt aber im Bereich des Sirenenjochbogens eine ähnliche Öffnung, denn dieser ist völlig undurchbohrt.

6. Die unterhalb der Jochbogenwurzel liegende Öffnung ist entweder das Foramen stylomastoideum (HAY, 1915; ABEL, 1922) oder der Porus acusticus externus (ABEL, 1926). Die letztgenannte Möglichkeit scheint mir die wahrscheinlichere. Ob nun die oben besprochene Durchbohrung des Jochbogenfortsatzes oder diese Öffnung dem Meatus auditorius externus entspricht, unter allen Umständen ist ein geschlossener äußerer Gehörgang vorhanden, der den Sirenen fehlt.

7. HAY glaubte im Bereich der vermeintlichen Gehöröffnung ein ringförmiges Tympanicum erkennen zu können, das möglicherweise nicht mit den benachbarten Knochen verbunden war (HAY, 1915, ABEL, 1922, S. 393). Andererseits stellt er das Vorhandensein einer Bulla tympanica fest: (HAY, 1915, S. 387) "bulla-like tympanic ridge" und "It *i. e.* tympanic ridge evidently corresponds to the tympanic bulla of the ox". Beide Feststellungen können nicht gleichermaßen zu Recht bestehen. Entweder ist das Tympanicum wirklich ringförmig, dann muß die Bulla gänzlich ohne Beteiligung des Tympanicum gebildet werden, was wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, oder das Tympanicum ist eben nicht ringförmig. Ich gebe der letztgenannten Möglichkeit den Vorzug und möchte glauben, daß die Bulla auditiva zumindest unter wesentlicher Beteiligung des Tympanicum gebildet ist. Bei den Sirenen ist aber weder eine tympanale noch eine atympanale Bulla auditiva vorhanden.

8. Die im Bereich der seitlichen Hinterhauptskante befindlichen Öffnungen, bei ABEL, 1922, Fig. 2, als „F s. squ.“ und „F squ.“ bezeichnet, werden von diesem Autor in Beziehungen zu dem posttemporalen Kanal der Monotremen zu bringen versucht, doch wird die Möglichkeit, daß diese Öffnungen lediglich venöser Natur sein könnten, offen gelassen. Daß es sich tatsächlich um Gefäßlöcher, die den Namen

For. postsquamosa zu führen hätten, handelt, scheint mir wahrscheinlicher. Wenn überhaupt Reste des posttemporalen Fensters vorhanden sind, dann befinden sie sich an anderer Stelle (siehe oben). Nur für den Fall, daß die von ABEL bevorzugte Deutung zu Recht bestünde, wäre diesem Merkmal ein entscheidender Wert beizumessen, nicht aber dann, wenn im Bereich der Hinterhauptskante Blutgefäße den Knochen durchziehen.

9. Im Bereich der Schädelbasis treten bei *Desmostylus* eine Anzahl kleinerer Foramina auf, deren Homologisierung von ABEL versucht wurde. Sie werden von ihm, zum Teil mit allem Vorbehalt, aufgefaßt als Foramen condyloideum (1922, Fig. 3, F. co.). For. jugulare (Fig. 3, F. ju.), For. caroticum (Fig. 3, F. car.?) und als Mündung des Can. transversus (Fig. 3, F tr.?). Ein Homologisierungsversuch meinerseits scheint für den beabsichtigten Zweck nicht nötig, es genügt allein die Feststellung, daß Zahl und Anordnung der Durchbrüche im Bereich der Schädelbasis bei den Sirenen eine völlig andere ist.

Bei Berücksichtigung aller wesentlichen Merkmale ergeben sich also zwischen *Desmostylus* einerseits und den Sirenen andererseits folgende Unterschiede:

Desmostylus.

Apertura nasalis ausschließlich von den Praemaxillaria umrandet.

Nasale und Supramaxillare auf der Oberseite des Schädeldaches in Verbindung.

Maxilloturbinale vom Typus eines doppelt eingerollten, vielfach verästelten Turbinales (vgl. S. 345, Punkt 3).

Innenwand der Orbita im dorsalen Abschnitt durch das Lacrymale gebildet.

Sirenia.

Apertura nasalis von den Praemaxillaria und Nasalia umrandet; bei völliger Rückbildung der letztgenannten treten an deren Stelle die Frontalia.

Nasale und Supramaxillare auf der Oberseite des Schädeldaches niemals in Verbindung.

Wenn ein Maxilloturbinale vorhanden, dieses dann durchaus einfach, nicht eingerollt und verästelt, dagegen stark pachyostotisch verdickt.

Soferne eine Orbita-Innenwand vorhanden, diese durch das Frontale oder gegebenenfalls zum Teil durch ein Ethmoidale gebildet.

Frontale und Supramaxillare auf der Oberseite des Schädeldaches in Verbindung.

Frontale im Bereich des Supraorbitalfortsatzes das Lacrymale überlagernd; die Unterseite des Supraorbitalfortsatzes und somit das Dach der Orbita werden durch das Lacrymale gebildet.

Rückwärtiger Teil des knöchernen Gaumens von einem großen, paarigen palatinalen Fenster durchbrochen.

Kein selbständiges Foramen opticum vorhanden.

Orbitosphenoid¹⁾ und Supramaxillare stehen in Verbindung.

Orbitosphenoid in Verbindung mit dem Squamosum.

Orbitosphenoid in Verbindung mit dem Parietale.

Lage des Alisphenoid unbekannt; auf alle Fälle ohne Verbindung mit dem Parietale und Frontale.

Jugale möglicherweise von der Bildung der Jochbogen-

Frontale und Supramaxillare niemals auf der Oberseite des Schädeldaches in Verbindung.

Lacrymale niemals vom Frontale überlagert, Proc. supraorbitalis immer ausschließlich vom Frontale gebildet.

Palatinal Durchbrüche dieser Art ausnahmslos fehlend.

Selbständiges Foramen opticum vorhanden.

Orbitosphenoid und Supramaxillare niemals in Verbindung, auch im Falle enger Berührung im Bereiche des rückwärtigen Endes der Pars alveolaris immer durch das Palatinum getrennt.

Orbitosphenoid durch Alisphenoid und Parietale vom Squamosum getrennt.

Orbitosphenoid durch Alisphenoid und Frontale vom Parietale getrennt.

Alisphenoid immer in Verbindung mit Parietale und Frontale.

Jugale niemals von der Bildung der Jochbogenunterkante

¹⁾ Möglicherweise ist der fragliche Knochen nicht das Orbitosphenoid, sondern das Alisphenoid; die Ähnlichkeit mit den Sirenen wäre dann eine größere. Über den Bau der Orbitotemporalregion bestehen noch die größten Unklarheiten. Ihre Beschaffenheit scheint mir aber eine grundsätzlich andere als bei den Sirenen zu sein.

unterkante ausgeschlossen und auf den dorsalen Teil des Jochbogens beschränkt; in diesem Falle ist die Unterkante ausschließlich von einem Fortsatz des Supramaxillare gebildet (vgl. S. 345, Punkt 4).

Ansatz des Jochbogens bis zum Hinterhaupt reichend.

Proc. posttympanicus gänzlich fehlend.

Die Pars mastoidea des Perioticum bildet, sich zwischen Exoccipitale und Squamosum schiebend, die gesamte untere Hälfte der occipito-temporalen Grenzkannte.

Knochen des Gehörapparats in feste Verbindung mit den Knochen der Schädelbasis (Basioccipitale, Squamosum) tretend.

Proc. zygomaticus des Squamosum von einer Öffnung durchbohrt. (Porus acusticus externus? Mündung eines Sinus epitympanicus? Posttemporaler Kanal?) (Vgl. S. 345, Punkt 5.)

Vorhandensein einer Öffnung unter dem Proc. zygomaticus des Squamosum. (Porus acusticus externus? For. stylomastoideum?) (Vgl. S. 346, Punkt 6.)

Ein geschlossener Meatus auditorius externus vorhanden. (Vgl. S. 346, Punkt 6.)

ausgeschlossen, auf jeden Fall von anderer Form als bei *Desmostylus*; Supramaxillare niemals am Aufbau des Jochbogens beteiligt.

Ansatz des Jochbogens niemals bis zum Hinterhaupt reichend.

Ein mehr oder weniger ausgebildeter squamosaler Proc. posttympanicus immer vorhanden.

Pars mastoidea des Perioticum niemals mit Exoccipitale und Squamosum verwachsen, nur im Bereich des Fenticulus mastoideus an die Außenseite der Grenzkannte tretend.

Knochen des Gehörapparats niemals mit den Knochen der Schädelbasis verwachsen oder in feste Verbindung tretend.

Proc. zygomaticus des Squamosum niemals durchbohrt.

Entsprechende Öffnung nicht vorhanden.

Ein geschlossener Meatus auditorius externus niemals vorhanden.

Bulla auditiva vorhanden.
(Beteiligung des Tympanicum fraglich, vgl. S. 346, Punkt 7.)

Möglicherweise Reste eines posttemporalen Kanals im Bereich der seitlichen Hinterhauptskante vorhanden. (Vgl. S. 346, Punkt 8.)

Im Bereich der geschlossenen Schädelbasis eine Anzahl kleinerer Foramina auftretend. (Vgl. S. 347, Punkt 9.)

I₃, C. inf. und möglicherweise C. sup. zu Stoßzähnen vergrößert. (Vgl. S. 344, Punkt 1.)

Backenzähne im Ober- und Unterkiefer durchgehends zweiwurzellig.

Obere rückwärtige Backenzähne nur mit zwei Höckern (Pfeilern) in jeder transversalen, dem Vorder- und Nachjoch vergleichbaren Hauptreihe.

Reichliche Zementbildung im Bereich der Zahnkrone.

Diese Gegenüberstellung der unterscheidenden Merkmale, wobei durchaus noch nicht alle angeführt sind, spricht wohl für sich. Auf der anderen Seite fällt es außerordentlich schwer, morphologische Züge oder zumindest Merkmals-Kombinationen aufzufinden, die nur *Desmostylus* und den Sirenen allein zukommen. Das Vorhandensein von solchen, die irgendwie ins Gewicht fallen wür-

Bulla auditiva durchwegs fehlend.

Reste eines posttemporalen Kanals unter keinen Umständen vorhanden.

Schädelbasis infolge des Auftretens eines großen, basalen Fensters nicht geschlossen, außer dieser Öffnung nur ein For. condyloideum auftretend, nur bei *Eotherium aegyptiacum* außerdem ein For. ovale.

Wenn vergrößerte Zähne (Stoßzähne) vorhanden, dann ausschließlich die I¹.

Sämtliche P einwurzellig, die letzten Milchmolaren und alle bleibenden Molaren des Oberkiefers immer dreiwurzellig, nur die d und M des Unterkiefers zweiwurzellig.

Der letzte Milchmolar und die bleibenden Molaren immer mit drei Haupthöckern, zumindest in der vorderen Transversalreihe (Vorderjoch), ebenso im Nachjoch, von einigen Ausnahmen abgesehen.

Zementbildung im Bereich der Zahnkrone fehlend.

den, festzustellen, gelang weder mir noch den anderen Autoren. Dagegen kann mit bestem Willen nicht gezeugnet werden, daß die oben angeführten Unterschiede so schwerwiegender Natur sind, daß sie nicht übergangen werden können und auch hinsichtlich ihrer Bedeutung keiner ausführlichen Begründung bedürfen.

Wenn das Vorhandensein eines derartig verschiedenen Bauplanes bei *Desmostylus* auf der einen, den Sirenen auf der andern Seite bei der Beurteilung der Blutsverwandtschaft nicht entsprechend in Rechnung gesetzt würde, hätte der Aufbau einer Systematik auf Grund von morphologischen Gegebenheiten überhaupt seinen Sinn verloren. Daher ist die Zugehörigkeit von *Desmostylus* zu den Sirenen, oder auch nur die Annahme, es könnten irgendwelche näheren verwandtschaftlichen Beziehungen vorhanden sein, mit aller Entschiedenheit abzulehnen.

Diesen kleinen Beitrag dem Jubilar, Herrn Univ.-Prof. O. ABEL, meinem hochverehrten Lehrer und Führer durch meine wissenschaftliche Jugendzeit als bescheidene Gabe im Rahmen dieses Festbandes zu widmen, entspringt dem Gefühl tiefempfundener und herzlicher Dankbarkeit.

Nachtrag.

In der bedeutenden Zeitspanne zwischen Niederschrift und Veröffentlichung ist eine Reihe von Arbeiten über *Desmostylus* erschienen; zu den wichtigsten zählt die Studie von V. L. VANDERHOOF: "A study of the miocene Sirenian *Desmostylus*" (Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol. Sci., 24, Nr. 8, 1937)²⁾. Da VANDERHOOF verschiedentlich neue Gesichtspunkte für unser Problem erbringt, muß auf seine Feststellungen und Ansichten soweit eingegangen werden, als sich Beziehungen zu unserer Fragestellung ergeben oder eine Richtigstellung notwendig wird.

Anzahl der Arten und geologisches Alter: Die bisherigen Arten der Gattung *Desmostylus* werden in eine einzige, nämlich *D. hesperus*, zusammengezogen, die auch die japanische Form einschließt. Dagegen wird mit überzeugenden Gründen die Selbständigkeit des Genus *Cornwallius* mit der Art *C. sookensis* dar-

²⁾ Japanische Arbeiten bringen nur vorläufige Mitteilungen über neue, recht wichtige Funde. Eine Auswertung muß aber bis zum Erscheinen ausführlicherer Mitteilungen unterbleiben.

gelegt. Im Gegensatz zu *Desmostylus* besitzt *Cornwallius* ein oligozänes Alter.

Schädel und Unterkiefer: Manche der bisher strittigen, oft sehr wichtigen Punkte werden durch die Neuuntersuchung einer Klärung näher gebracht, in mancher Beziehung wird aber auch, was endgültig geklärt schien, wieder in Frage gestellt, so daß über die strukturelle Beschaffenheit des *Desmostylus*-Schädels noch immer nicht das letzte Wort gesprochen ist. Der Autor selbst fühlt diesen unbefriedigenden Stand der Dinge: "The foregoing discussion will suffice to show that the cranial morphology of *Desmostylus* must remain a subject for some disagreement until better and supplementary material is found" (S. 179).

1. Das J u g a l e soll entgegen ABEL etwa die Hälfte der Jochbogenunterkante bilden (s. S. 345, P. 4).

2. Das L a c r y m a l e ist nicht am Proc. supraorbitalis beteiligt, es soll vielmehr im Boden der Orbita liegen. Aber auch dann sind Lage und Form eine völlig andere als bei den Sirenen.

3. Das O r b i t o s p h e n o i d (?) hat in dorsaler Richtung nicht die von ABEL angegebene große Ausdehnung. Trotzdem reicht es noch immer viel zu weit nach oben, um einen Vergleich mit dem Orbitosphenoid der Sirenen zu gestatten.

4. S i n u s e p i t y m p a n i c u s und Jochbogendurchbohrung. Meine Vermutung, daß die Jochbogenwurzel durchbohrt ist, erfährt eine Bestätigung. Die äußere Öffnung dieses Kanals ist aber nicht das bald als Porus acusticus externus, bald als Mündung eines Sinus epitympanicus angesprochene Foramen, sondern sie liegt unmittelbar vor diesem in der gleichen Grube, in der auch das genannte Foramen sich befindet. VANDERHOOF nennt diese Jochbogendurchbohrung Foramen postzygomaticum, während er in der rückwärtigen Öffnung, die in das Schädelinnere führt, ebenso wie ABEL, VAN KAMPEN und VAN DER KLAAUW die Mündung eines Sinus epitympanicus erblickt. Ich trage nun meinerseits auch keine Bedenken, mich auf Grund dieses Befundes dieser Meinung anzuschließen. Die Sirenen besitzen aber weder einen Sinus epitympanicus noch eine durchbohrte Jochbogenwurzel (s. S. 345, P. 5).

5. G e h ö r r e g i o n. Die von HAY und ursprünglich auch von ABEL als For. stylomastoideum angesehene Öffnung wird mit Recht für die Gehörgangsmündung gehalten (s. S. 346, P. 6). Neu ist aber die Ansicht, eine größere Lücke im Bereich der Schädelbasis, von

ABEL als For. jugulare bezeichnet, würde einem post mortem durch die Fossilisation in Verlust geratenen Petrosum entsprechen. Genau wie bei den Sirenen wäre die Verbindung mit den benachbarten Schädelteilen nur eine lose gewesen. Bei den Sirenen liegen die Verhältnisse tatsächlich so, aber der Sirenengehörapparat besteht aus dem einheitlichen Perioticum, das mit dem Tympanicum verschmolzen ist. An einer Stelle spricht der Autor demgemäß auch von dem in Verlust gegangenen Perioticum von *Desmostylus*, übersieht aber dabei, daß er sich damit in einen Widerspruch begibt, da er das Vorhandensein eines an der Bildung der Schädelhinterkante beteiligten Mastoid angibt, was auch der Wirklichkeit entspricht. Wäre also wirklich ein Teil der Gehörpartie verlorengegangen, so könnte es sich nur um die Pars petrosa handeln, die dann bei *Desmostylus* ein selbständiger Knochen gewesen wäre. Das ist aber mit der Annahme einer Sirenen-Verwandtschaft unvereinbar. Über Lage und Beschaffenheit des Tympanicum liegen keine Angaben vor. Die Tatsache, daß die Gehörapparate von *Desmostylus* und den Sirenen von grundverschiedener Beschaffenheit sind, bleibt also weiter bestehen, im Gegenteil, würden die Vermutungen VANDERHOOF's zu Recht bestehen — was ich im übrigen nicht anzunehmen geneigt bin — würde die Kluft eher eine noch größere werden.

6. Der von ABEL als „unbestimmter Knochen“ bezeichnete Komplex in der Choanenregion wird als ein Gebilde angesehen, das aus dem Vomer und den Pterygoidea besteht. Das Pterygoid der Sirenia ist aber ein rudimentärer Knochen an der Innenseite des Proc. pterygoideus. Wie auch die Zusammensetzung dieses merkwürdigen Knochenpfilers gewesen sein mag, den Sirenen fehlt ein derartiges Gebilde überhaupt.

7. Durchbrüche und Foramina der Schädelbasis. Die neue Interpretation der verschiedenen Öffnungen weicht von den alten Auffassungen wesentlich ab. Es sollen vorhanden sein ein For. lacerum medius, ein For. lacerum posterius, For. stylo-mastoideum, For. condyloideum, For. ovale + Öffnung des Alisphenoidkanals. An der Außenseite der Pterygoidfortsatzwurzel liegt ein weiteres, bisher der Aufmerksamkeit entgangenes Foramen, das einem For. rotundum entsprechen soll. Meinen Bemerkungen auf S. 347, P 9, habe ich nichts hinzuzufügen; wie immer auch die einzelnen Deutungsversuche lauten mögen, die Beschaffenheit der Schädelbasis ist bei den Sirenen grundsätzlich anders. Ist

wirklich ein For. rotundum da, wird der Abstand nur noch größer, denn bei diesen ist eine selbständige Durchtrittsstelle für den 2. Trigeminiast niemals vorhanden.

8. **U n t e r k i e f e r.** Der Horizontalast ist im Querschnitt halbzylindrisch, die eine Seite verdickt und kompakt, die andere dünnwandiger und mehr spongiös. VANDERHOOF betont die Ähnlichkeit mit dem Sirenen- und Elephantenkiefer, bemerkt aber selbst, daß bei diesen der buccale, bei *Desmostylus* aber der linguale verdickt ist. Dies spricht meines Erachtens sogar gegen eine verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit. Das For. mentale liegt, wenn die Beobachtungen richtig sind, in Form einer großen Öffnung gerade in der Mitte der Symphysenventralfläche. Bei den Sirenen ist die Unterfläche der Symphyse niemals durchbrochen und die Lage der Mentalforamina eine ganz normale.

9. **B e z a h n u n g.** Ein vergrößertes oberes Eckzahnpaar, auch zwei Stoßzahnpaare im Unterkiefer (s. S. 344, P 1) scheinen nun sichergestellt. Obwohl der Zahnwechsel sich der unmittelbaren Beobachtung entzieht, scheinen genügend Anhaltspunkte für einen Wechsel in horizontaler Richtung gegeben; der Autor hält auch eine vermehrte Produktion von Molaren ähnlich wie bei *Manatus* für möglich:

$$\left\{ \begin{array}{l} 0 \\ 1 \end{array} \frac{1}{1} \left(\begin{array}{l} 1 \\ 1 \end{array} P \begin{array}{l} ? 3 \\ ? 3 \end{array} M \begin{array}{l} ? 3 - 5 \\ ? 3 - 5 \end{array} \right) \right\}.$$

Sollte sich dies bestätigen, wäre damit eine bemerkenswerte Ähnlichkeit gegeben, auf die VANDERHOOF großes Gewicht legt. Diese mutmaßliche Übereinstimmung in der Art des Herausschubes der verbrauchten Zähne berechtigt aber meines Erachtens nicht, die anderen grundlegenden Unterschiede zu übersehen. Der weiteren Meinung des Autors, *Desmostylus* besäße echte Praemolaren, während das Milchgebiß rückgebildet sei (was aber kaum berechtigt scheint), sei nur entgegengehalten, daß sowohl bei den Proboscidiern wie bei den Sirenen gerade das Ersatzgebiß der Reduktion anheimgefallen ist. Eingehende Untersuchungen der Mikrostruktur der Zähne ergeben im Feinbau wesentliche Unterschiede zu echten Multituberculaten und eine beträchtliche Ähnlichkeit, wenn auch keineswegs Identität mit Sirenen. Ferner wird eine richtige Homologisierung der Molarenhöcker versucht; doch hat sich der Verfasser nicht den Sirenenmolaren zum Muster genommen, denn sonst hätte

er nicht den Innenhöcker der zweiten Reihe dem Protocon, deren Außenhöcker dem Paracon usw. gleichsetzen dürfen, da damit einer Vergleichsmöglichkeit überhaupt die Grundlage entzogen wird. Glaubt man an die Sirenennatur von *Desmostylus*, dann muß man die erste Höckerreihe mit dem Vorderjoch, die mittlere mit dem Nachjoch und die rückwärtigen drei Höcker mit dem Talon der Sirenenmolaren homologisieren.

Mein Einwand, daß die Querreihen der oberen Molaren statt aus drei Elementen, wie zu fordern, nur aus zwei Höckern bestehen, wird etwas eingeschränkt, aber nicht aufgehoben durch die Feststellung, daß die erste Reihe bei *Desmostylus* für gewöhnlich ebenfalls aus drei Höckern sich zusammensetzt, während bei dem primitiveren *Cornwallius* tatsächlich nur je zwei Kegel sich an der Querreihenbildung beteiligen.

10. Extremitätenreste. Mit ziemlicher Sicherheit können ein Humerus- und ein Radiusfragment auf *Desmostylus* bezogen werden, desgleichen abgebildete Bruchstücke von Metacarpalia (Mtc 3—5). Eine gewisse Ähnlichkeit mit Sirenen ist zweifellos vorhanden.

Auch für VANDERHOOF ist die Zugehörigkeit von *Desmostylus* zu den Sirenen eine ausgemachte Sache, allein, so sehr die Vorstellungen ABEL's bekämpft werden, eine ausführliche Begründung wird auch hier vorenthalten. Zwar wird auf einige Übereinstimmungen verwiesen und namentlich auf die Zahnwechselverhältnisse großes Gewicht gelegt, die Mehrzahl der vorhandenen Unterschiede aber nicht gebührend beachtet. Bei der Aufzählung jener Merkmale, die einerseits für die trichechiformen, andererseits für die desmostyliformen Sirenen kennzeichnend sein sollen, wird die Arbeit von SIMPSON als Vorbild genommen und auf die Einführung neuer Gesichtspunkte im wesentlichen verzichtet. Neuartig ist hingegen der Versuch, die nach der Meinung des Verfassers vorhandenen Unterschiede hinsichtlich ihrer Bedeutung in zwei Gruppen aufzugliedern; die eine umfaßt alle jene Eigenschaften, die ursprüngliche sein sollen (gutentwickelte Nasenbeine, geringe Abwärtsbiegung des Rostrums, Vorderlage der äußeren Nasenöffnung, Anwesenheit der unteren und oberen Eckzähne) und in gleicher Weise *Prorastomus* und allen übrigen eozänen Sirenen zukämen. Die anderen Merkmale sind Zeichen besonderer Spezialisierung (große Schädellänge, große seitliche Ausdehnung der Praemaxillen, extreme

Prognathie des Unterkiefers, Hypertrophie der oberen Eckzähne). Gemäß der behaupteten, ausgezeichneten Übereinstimmung mit den Eozänsirenen, besonders aber mit *Prorastomus*, wird *Prorastomus* als der gemeinsame Stammvater sowohl der Trichechiformes wie der Desmostyliformes in Anspruch genommen. Diese phylogenetischen Annahmen müßte ich auch dann als unhaltbar ablehnen, wenn ich die Zugehörigkeit zu den Sirenen befürworten könnte. Die Ergebnisse VANDERHOOF's veranlassen jedoch keine Änderung meines Standpunktes zum Problem der verwandtschaftlichen Stellung von *Desmostylus*, da so gut wie keiner meiner Einwände gegen die Sirenenverwandtschaft entkräftet wurde oder gar hinfällig geworden ist.

Literaturverzeichnis.

- ABEL, O., 1922: *Desmostylus*: ein mariner Multituberculata aus dem Miozän der nordpazifischen Küstenregion. Acta Zoolog., 3, 1922, S. 361—394. (Hier auch vollständiges Verzeichnis der bis 1922 erschienenen Literatur.)
- 1925: Neue Untersuchungen über *Desmostylus*, einen Monotremen aus dem Tertiär der pazifischen Küstenregion. Verhandl. d. Zool. Bot. Gesellsch. Wien, 75, 1925, S. 134—138.
- 1933: Säugetiere (Palaeontologie), Handwörterbuch d. Naturwiss., 2. Aufl., 8, 1933, S. 875 f.
- ANDREWS, W. C., 1924: On some similarities in the evolution of the dentition in the Sirenia and Proboscidea. Ann. Mag. Nat. Hist., (9), 13, 1924, S. 304—309.
- HAY, O. P., 1915: A contribution to the knowledge of the extinct Sirenian *Desmostylus hesperus* Marsh. Proc. U. S. A. Nat. Mus., 49, 1915, S. 381—397.
- 1923: Characteristics of sundry fossil vertebrates. Pan-Amer. Geol., 39, 1923, S. 101—120.
- 1924: Notes on the osteology and dentition of the genera *Desmostylus* and *Cornwallius*. Proc. U. S. A. Nat. Mus., 65, 1924, S. 1—8.
- 1930: Second Bibliographie and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America. Carnegie Inst. Washington, Publ. No. 390.
- KELLOGG, R., 1931: Pelagic Mammals from the Temblor Formation of the Kern River Region (California). Proc. Calif. Acad. Sci., 19, 1931, S. 217—397.
- MARSH, O. CH., 1888: Notice of a New Fossil Sirenian from California. Amer. Journ. Sci., (3), 35, 1888, S. 94—96.
- MATSUMOTO, H., 1918: A contribution to the morphology, palaeobiology and systematic of *Desmostylus*. Sci. Dep. Tohoku Imp. Univ., Ser. 2, 3, 1918, S. 61—74.
- MERRIAM, I. C., 1911: Notes on the Genus *Desmostylus* of Marsh. Univ. Calif. Public. Bull. Dept. Geol., 6, 1911, S. 403—412.
- SIMPSON, G. G., 1932: Fossil Sirenia of Florida and the evolution of Sirenia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 59, 1932, S. 419—503.
- YOSHIWARA, S., und IWASAKI, J., 1902: Notes on a new fossil mammal. Journ. Coll. Sci. Tokyo, 15, 1902, S. 1—13.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Sickenberg Otto

Artikel/Article: [Ist Desmostylus eine Sirene? 340-357](#)