

(Aus dem Forschungsinstitut für Lebensgeschichte in Salzburg.)

Studien über vergrößerte Einzelzähne des Vordergebisses der Wirbeltiere und deren Funktion.

Von

Othenio Abel.

(Mit 40 Abbildungen.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorbemerkungen	1
I. Vergrößerte Vorderzähne bei Reptilien und Säugetieren und deren Funktion	4
1. <i>Crotalus</i>	4
2. <i>Euchambersia</i>	5
3. <i>Dicynodon</i>	7
4. <i>Diprotodon</i>	12
5. <i>Thylacoleo</i>	16
6. <i>Plagiaulax</i>	26
7. <i>Stehlinella</i>	35
8. <i>Chiromys</i> .	37
9. <i>Pyrotherium</i>	41
10. <i>Phiomia</i>	43
11. <i>Elephas</i>	53
12. <i>Dinotherium</i>	57
13. <i>Odoboenus</i>	61
14. <i>Rhytiodus</i>	65
15. <i>Monodon</i>	67
16. <i>Desmostylus</i>	71
17. <i>Astrapotherium</i>	72
18. <i>Baluchitherium</i>	74
19. <i>Uimatherium</i>	76
20. <i>Smilodon</i>	79
21. <i>Thylacosmilus</i>	86
II. Übersicht der verschiedenen Funktionen von vergrößerten Zähnen des Vordergebisses	92
III. Form und Funktion.	97

Vorbemerkungen.

Wie die primitivsten bis jetzt bekannten zahntragenden Wirbeltiere zeigen, sind ursprünglich sämtliche in den Kiefern zur Ausbildung gelang-

ten Zähne gleich groß gewesen. Aber schon frühzeitig sind bei den Kieferzähnen in Form und Größe Veränderungen aufgetreten, die erkennen lassen, daß sie mit der Art des Ergreifens der Nahrung und mit deren Zerkleinerung in kausalem Zusammenhang standen. Sehr frühzeitig in der Geschichte der Wirbeltiere erscheinen Kieferformen, die durch ihre Gestalt zeigen, daß sie als Brechscherenapparate gedient haben müssen, wie es bei altpaläozoischen Arthrodiren (z. B. *Coccosteus*, *Dinichthys*, *Titanichthys*) der Fall war. Später ist es auch zur Entstehung von ausgesprochenen Reib- und Mahlgebissen zur Zerkleinerung harter Nahrung gekommen.

Bei diesen Spezialisierungen handelte es sich vielfach nicht um Zahnbildungen selbst, sondern um die Kieferknochen, die mitunter ganz die Gestalt von Zähnen besaßen. Solche Gebilde sind auch noch viel später in der Lebensgeschichte aufgetreten; Kieferknochen, welche die Funktion von Zähnen besaßen, finden wir bei manchen vorzeitlichen Fischen, bei der triadischen Rhynchocephaliergattung *Hyperodapedon*, bei den permotriadischen Dicynodontiern, bei den Schildkröten und den Vögeln und in den meisten dieser Fälle sind die Kieferknochen von Hornschnäbeln umkleidet gewesen, wofür die Gattungen *Iguanodon*, *Trachodon* und *Triceratops* unter den Dinosauriern als Beispiele genannt sein mögen.

Solche Kieferspezialisierungen sollen uns in der vorliegenden Studie nur vergleichsweise beschäftigen. Unsere Aufgabe besteht darin, die Differenzierung und Vergrößerung von Einzelzahnpaaren des Vordergebisses nach Form und Funktion zu untersuchen. Daß bei den lebenden Wirbeltiertypen mit derart spezialisierten und vergrößerten Einzelzähnen besondere Funktionen dieser Gebißteile vorliegen, steht außer Zweifel und wir sind zu Analogieschlüssen für die gleichsinnig gestalteten Zähne vorzeitlicher Wirbeltiere voll berechtigt. Wo es sich um Analogiefälle handelt, bei denen die Übereinstimmung in Größe und Form eine mehr oder weniger vollkommene ist, dort ist ja die einstige Funktion solcher Bildungen unschwer zu ermitteln; indessen treten uns bei manchen vorzeitlichen Wirbeltieren so sonderbare Eigentümlichkeiten einzelner Vorderzähne oder des ganzen Vordergebisses entgegen, daß es oft nicht leicht fällt, ein Urteil über die einstige Funktion dieser Vordergebisse und ihrer Einzelkomponenten zu gewinnen. Hier ist es nur möglich, auf dem Wege sorgfältiger paläobiologischer Analyse zu einer Antwort auf die Frage nach der einstigen Funktion dieser Vordergebisse zu gelangen.

Echte Zahnbildungen treten zuerst bei den *Chondrichthyes* auf, aber wenn auch z. B. bei gewissen Haifischen aus dem Paläozoikum, wie bei *Cladodus* aus dem Oberdevon und Karbon, die Zähne in verschiedenen Stellen der Kiefer verschiedene Gestalt aufweisen, so ist es doch bei

diesen altertümlichen Haien¹ noch nicht zu einer ausgesprochenen Heterodontie gekommen, bei der sich ein Vordergebiß in Form und Funktion von einem Hintergebiß unterscheiden lassen würde. Erst bei den *Heterodonti* (z. B. *Heterodontus* oder *Cestracion*), die zuerst in der Trias erscheinen und seit dem Jura nahezu unverändert bis heute fortleben, kam es zu einer stark in die Augen fallenden Heterodontie. Die vordersten Zähne des muschelfressenden Haies *Heterodontus* sind als ausgesprochene Greifzähne, die in den hinteren Teilen der Kiefer stehenden Zähne als Reib- und Mahlzähne ausgebildet. Zu einer besonderen Vergrößerung einzelner oder mehrerer Zähne des Vordergebisses ist es aber bei den Cestracioniden niemals gekommen.

Bei der Lamnidengattung *Odontaspis* sind zwar die vordersten Zähne des Fanggebisses um ein Vielfaches größer als die hintersten, aber eine Differenzierung in der Zahnform, wie z. B. bei *Heterodontus*, ist weder bei *Odontaspis* noch bei *Lamna* usw. zu beobachten, so daß wir uns mit dieser Gruppe von Fischen nicht weiter zu beschäftigen brauchen.

Bei den ältesten echten Knochenfischen begegnen wir Gattungen, wie *Eusthenopteron* aus dem Oberdevon Nordamerikas, dessen Zähne sehr verschiedene Größe aufweisen.² Das Obergebiß besteht bei *Eusthenopteron* aus randständigen kleinen, gleichgroßen Zähnen, denen sich nach innen zu eine zweite Randreihe von ungefähr gleichgroßen Zähnen anschließt; dann folgt, noch weiter nach innen, eine dritte Reihe von Zähnen, die ungefähr dreimal so groß sind wie die Zähne der äußeren Randreihe. Auch die Pterygoide sind mit einer großen Zahl von kleinen, in unregelmäßigen Haufen stehenden Zähnen besetzt. Es liegt also hier ein Gebißtypus vor, bei dem die Zähne in verschiedenen Reihen oder Gruppen je nach ihrer verschiedenen Größe angeordnet sind, aber von einer Heterodontie kann man auch hier nicht sprechen.

Ebensowenig können wir Gebißtypen, wie die von *Nematoptychius* und *Megalichthys*³, als „heterodont“ bezeichnen. Hier stehen in ungefähr gleichen Abständen größere spitze Zähne in den Kiefern, zwischen denen eine ungefähr gleichbleibende Anzahl von kleinen, gleichgeformten und unter sich gleich großen Zähnen steht. Auch das wird man nicht als einen Fall von „Heterodontie“ ansprechen dürfen, denn der Gegensatz zwischen einem Vordergebiß und Hintergebiß ist hier nicht einmal angedeutet.

Erst bei den Stegocephalen tritt uns in der Familie der *Labyrinthodontidae* ein Fall von Heterodontie entgegen, der in ungefähr gleichem Ausmaße bei verschiedenen Gattungen, z. B. bei *Orthosaurus*, ausgebildet gewesen ist. Es handelt sich hier um das Auftreten von „Fangzähnen“, wie man die einzelnen vergrößerten Zähne bezeichnet hat, die zwischen anderen, kleineren stehen, die eine geschlossene Randreihe von Kieferzähnen bilden; wie dies schon bei einigen früher genannten Knochen-

fischen (z. B. *Nematoptychius*, *Megalichthys*) der Fall war. Diese Übereinstimmung kann uns nicht verwundern, da wir heute wissen, daß zwischen den Crossopterygiern und den embolomeren Amphibien engste stammesgeschichtliche Beziehungen bestehen.

Noch immer liegt aber auch bei diesen Stegocephalen das Gebiß, wenn wir es von der Seite, also im Profil, betrachten, in einer Ebene. Erst bei dem oberdevonischen Stegocephalen *Ichthyostega*⁴ ändert sich dieses Bild, indem die Vorderenden der Prämaxillaria in sehr merkwürdiger Weise nach unten hinabgeschlagen und die oberen Zähne dieses Vorderabschnittes der Schnauze nicht nur nach unten, sondern auch nach hinten gerichtet sind. Damit ist ein Gebißtypus in Erscheinung getreten, den wir in verstärktem Maße bei mehreren permischen Cotylosauriern, so z. B. bei *Labidosaurus*⁵ aus dem unteren Perm von Texas oder bei dem nahe verwandten *Captorhinus* aus dem Perm von Texas und Oklahoma wiederfinden.

Eine Verstärkung und Heraushebung einzelner Zahnpaare im vorderen Gebißabschnitt finden wir bei den Pelycosauriern *Dimetrodon* und *Sphenacodon* aus dem unteren Perm Nordamerikas, aber auch hier ist es noch immer nicht zu einer scharfen Scheidung zwischen einem durchaus anders gestalteten Vordergebiß und dem Hintergebiß gekommen, wie sie uns zuerst bei den Therocephaliern entgegentritt. Erst hier scheidet ein stark entwickelter Eckzahn das vordere und das hintere Gebiß, das dadurch nunmehr in ein vorderes Greifgebiß und ein hinteres Mahl- oder Scherengebiß zerteilt wird. Wir wollen aus der Fülle der Gebißtypen, bei denen es zur Vergrößerung und Spezialisierung von Vorderzähnen gekommen ist, die im folgenden zu besprechenden wenigen Beispiele herausgreifen und versuchen, eine physiologische Analyse durchzuführen.

I. Vergrößerte Vorderzähne bei Reptilien und deren Funktion.

1. Crotalus.

Unter den lebenden Reptilien sind es nur die Schlangen, bei denen ein einziges Zahnpaar eine besondere Verstärkung und Vergrößerung aufweist.

Bei den Vipern oder Ottern ist der Giftzahn der Länge nach von einer Höhlung durchzogen, die sich an der Außenseite des Zahnes in einem Schlitz öffnet, durch den das Gift in die vom Giftzahn geschlagene Wunde des Beutetieres oder Gegners ausfließen kann. Auch bei der Gruppe der *Proteroglypha* der Familie *Colubridae* ist der Giftzahn der Länge nach entweder von einem Kanal durchzogen oder, was der Vorstufe dieses Zustandes entspricht, an seiner Vorderseite von einer Längsfurche begleitet, wie dies für die Gruppe der *Opisthoglypha* der *Colubridae* Regel ist. Nur die Glattnattern oder *Aglypha* haben vollkommen glatte, un-

gefurchte und undurchbohrte Zähne und werden daher auch als „Glattzähler“ unterschieden.

Obleich, wie aus den vergleichenden Beobachtungen an verschiedenen Schlangen hervorgeht, die Art des Beißens bei den Schlangen sehr verschieden ist, so sind doch die verlängerten und vergrößerten Zähne, auch wenn es sich nicht um Giftzähne handelt, ausgesprochene Fangzähne.⁶ Dabei ist aber zu beachten, daß die Gefahr des Abbrechens eines solchen Zahnes um so größer wird, je länger er geworden ist, wenngleich die erhebliche Raschheit des Bisses und die große Beweglichkeit des den Zahn tragenden Knochens die Gefahr des Abbrechens vermindert. Da jedoch bei den Reptilien der Zahnersatz sehr leicht und rasch erfolgt, so wird im Falle des Abbrechens eines Fangzahnes dieser Verlust rasch ausgeglichen. Die Form eines Schlangenfangzahnes ist immer die einer nach hinten gebogenen mehr oder weniger sichelförmig gekrümmten Haue mit ovalem Querschnitt und stets sehr scharfer Spitze. Seine Funktion ist ein Stechbiß.

Beachtenswert ist das ausgesprochene Zurücktreten der übrigen Zähne des Oberkiefers und der Gaumenpartien bei den Giftschlangen.

Beim Verschlingen der Beute spielen die großen Fangzähne keine Rolle. Eine merkwürdige Lage haben die quer nach innen gerichteten Giftzähne von *Psammophis sibilans*, wie P. K. HAGER berichtet hat. Dies hängt mit der Bißrichtung dieses opisthogyphen Colubriden zusammen.⁷

2. Euchambersia.

Unter den so zahlreichen und so sehr verschiedenen therapsiden Reptilien der Karrooformation Südafrikas und der anderen Gebiete, aus denen Vertreter dieser Raubreptilien bekannt geworden sind, fallen einige durch eine besonders starke Entwicklung eines oder zweier Fangzahnpaare im Oberkiefer auf. Bei den meisten Formen dieser Gruppe ist ein Vordergebiß vom Hintergebiß durch einen oder zwei Fangzähne, die man den Reißzähnen der Säugetiere gleichstellen darf, deutlich und scharf geschieden und es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß die Funktion dieser Gebißabschnitte des Therapsidenschädels jener der fleischfressenden Säugetiere, sowohl der marsupialen als auch der plazentalen, gleichzustellen ist.

Einzelne Therapsiden haben aber gewisse Spezialisierungen ihrer Gebisse erfahren, die eine besondere Aufmerksamkeit verdienen.

Schon die starke Krümmung der sichelförmig geschwungenen Fangzähne, die nach hinten gerichtet sind, läßt bei vielen Therapsiden die Vermutung auftauchen, daß die Art des Bisses nicht etwa wie bei einem Beutelwolf oder bei einem normalen Fissipedier erfolgt sein kann, sondern daß es sich beim Zubeißen in jenen Fällen, in denen die Fangzähne so

stark nach hinten gerichtet erscheinen, um ein Einschlagen der Zähne in das Beutetier etwa nach Art der Schlangen gehandelt haben muß.

Betrachtet man beispielsweise die Profilansicht des Schädels und Obergebisses des permischen Therocephaliers *Ictidorhinus martinsi* BROOM (aus dem oberen Abschnitt der Cistecephaluszone der Karrooformation von Wilgebosch in der Kapprovinz Südafrikas), so wird man so sehr an das Schädelprofil einer Schlange erinnert, daß es schwer ist, nicht zu dem Schlusse geführt zu werden, daß *Ictidorhinus martinsi* und ebenso die anderen analog gestalteten und gebauten Therapsiden ebenso wie die Schlangen zugebissen und gefangen haben.⁸

Damit stimmt nun überein, daß sich bei einem Therocephalier der Karrooformation, der von R. BROOM 1932 beschrieben und als *Euchambersia* unterschieden worden ist,⁹ an der Außenseite des großen Eckzahnes ein scharfer Kiel vorfindet, der an sich allein noch nicht eine Parallele zu den Giftschlangen mit gefurchten Zähnen darstellen würde, wenn nicht auch eine tiefe und breite Grube an der Außenseite des Supra-maxillare und Lacrymale das Vorhandensein einer großen Drüse beweisen würde. Diese Aushöhlung öffnet sich mit einer breiten Furche an der Gaumenfläche des Schädels hinter dem Eckzahn.

Schon R. BROOM hat erkannt, daß diese Höhlung im Oberkiefer von *Euchambersia* zur Aufnahme einer Drüse bestimmt gewesen sein muß, aber er hat übersehen, daß diese Höhlung in Zusammenhang mit der eigenartigen Struktur des Eckzahnes gestanden haben dürfte. Erst FRANZ BARON NOPCSA hat 1933 wahrscheinlich gemacht, daß diese Drüse in der Kiefergrube kaum eine andere Funktion als die einer Giftdrüse gehabt haben kann, und daß die beiden Furchen an den beiden Seiten des Längskieles an der Außenseite (Labialseite) des Eckzahnes wahrscheinlich dieselbe Aufgabe besessen haben wie die Längsfurche an den Giftzähnen der Giftschlangen mit Furchenzähnen.¹⁰

NOPCSA hat darauf hingewiesen, daß der Besitz einer solchen Giftdrüse bei *Euchambersia* aus dem Grunde nicht außerhalb des Bereiches der Möglichkeit gelegen sei, weil beim Schnabeltier eine Giftdrüse, die hier allerdings in Verbindung mit dem Fersensporn steht, vorhanden ist. Nun ist freilich diese bei den Monotremen (bei den Schnabeligeln und beim Schnabeltier) auftretende Schenkeldrüse (*glandula cruralis* s. *femoralis*) eine Drüse, die zu gewissen Zeiten ein Sekret abscheidet, das zwar auf Kaninchen giftig wirkt, aber wahrscheinlich nur im Geschlechtsleben der Monotremen eine Rolle spielt. Diese Drüse ist nur bei den Männchen vorhanden und liegt bei *Ornithorhynchus* dorsal vom Acetabulum neben der Wirbelsäule, bei *Echidna* in der Kniekehle neben dem Panniculus carnosus. Die Tubuli dieser Drüsen nehmen zeitweise einen acinösen Charakter an und der Ausführungsgang des von der Drüse ausgeschiedenen Sekrets mündet durch den durchbohrten

Sporn, der auf dem tibialen Sesambein, dem Tibiale, aufsitzt und einen Knochenkegel darstellt, der beim Schnabeltier den größten Knochen des Tarsus bildet.¹¹ Das ist also etwas ganz anderes als die Giftdrüse der Schlangen und läßt sich daher nicht gut in Vergleich mit der vermuteten Giftdrüse des Therocephaliers *Euchambersia* bringen.

Allerdings ist zu beachten, worauf auch bereits NOPCSA hingewiesen hat, daß die Giftdrüsen der Schlangen nicht immer dieselben sind, sondern daß die primitiven *Ilysiidæ* zwei Giftdrüsen besitzen, die *Glandula parotica* und die *glandula temporalis anterior*, während bei den anderen Schlangen nur die eine der beiden Drüsen vorhanden ist;¹² ferner ist bei *Heloderma*, der einzigen giftigen Eidechse, im Unterkiefer eine giftabsondernde Drüse vorhanden. Dies spricht in der Tat dafür, daß Bildungen wie Giftdrüsen an verschiedenen Stellen entstanden sind, und daß die Kieferhöhlung von *Euchambersia* doch sehr wahrscheinlich zur Aufnahme einer Giftdrüse bestimmt war, zumal sie hinter dem Eckzahn mit den beiden Furchen an seiner Außenseite liegt.

Daraus darf der Schluß gezogen werden, daß *Euchambersia* ein Raubtier war, das lebende Tiere jagte und nicht von Aas lebte. Damit steht in Einklang, daß bis jetzt noch kein einziger Fall bekannt geworden ist, in dem wir Bißspuren an Knochen bei permischen Reptilien der Karrooformation beobachten können.¹³ Ich habe seit Jahren bei meinem Besuche der südafrikanischen Museen und der übrigen großen Sammlungen, in denen Reste südafrikanischer Reptilien der Permzeit aufbewahrt werden, vergeblich nach Bißspuren auf solchen Knochen gesucht, die doch vorhanden sein müßten, wenn die in den Mudstones der Karroo begrabenen Skelette und Skeletteile von Aasfressern abgenagt oder angebissen worden wären. Ich habe daher schon 1927 der Vermutung Ausdruck gegeben, daß die räuberischen Therocephalier nur lebende Tiere gejagt und verzehrt haben. Damit steht die Weite der Mundspalte, wie sie beispielsweise *Ictidorhinus* aufweist, ebensogut in Einklang wie die Differenzierung des Gebisses in ein vorderes Fanggebiß und ein hinteres Kaugebiß, die Richtung der Zähne in den Kiefern und schließlich auch die Ausbildung einer Giftdrüse, wie wir sie für *Euchambersia* annehmen dürfen.

3. Dicynodon.

Im mittleren Perm Südafrikas treten zum erstenmal Angehörige einer Reptiliengruppe auf, die sich bis in die Triasformation erhalten hat und dann ohne Nachfahren verschwunden ist. Sie gehören mit einer Reihe anderer Unterordnungen (*Anningiamorpha*, *Dromasauria*, *Dinocephalia*, *Theriodontia*, *Ictidosauria*, *Protodonta*) als die Unterordnung der *Dicynodontia* zu der Ordnung der *Therapsida*, die den Säugetieren so außerordentlich nahesteht, daß die Grenzen oft sehr schwer zu ziehen sind. Indessen sind die Dicynodontier Vertreter eines Stammes, der keine

näheren Verwandtschaftsbeziehungen zu den Säugetieren besitzt, sondern einen Seitenzweig darstellt.

Zu den wesentlichen Merkmalen der Dicynodontier gehört das Vorhandensein scharfrandiger, aller Wahrscheinlichkeit mit einem Horn-

schnabel bewehrter Kiefer, die bis auf ein einziges Vorderzahnpaar im Oberkiefer, das also einem Säugetiereckzahnpaar seiner Lage nach entsprechen würde, gänzlich zahnlos gewesen sind (Abb. 1).

Diese Zahnlosigkeit in Verbindung mit der Ausbildung scharfrandiger, mit einem Hornschnabel bewehrt gewesener Kiefer, erinnert sehr an gleichartige Verhältnisse, wie wir sie bei den Schildkröten finden.

Aller Wahrscheinlichkeit nach sind auch die Schildkröten in dem gleichen Lebensraum wie die Dicynodontier entstanden und haben ihre Bezahlung auf demselben Wege verloren. Da es keinem Zweifel unterliegen kann, daß die Schildkröten ursprünglich Wüstentiere gewesen sind, die ihren Panzer in der-

selben Weise erworben haben wie die aus den Gürteltieren hervorgegangenen Glyptodonten Südamerikas, liegt es nahe, anzunehmen, daß auch die Dicynodonten ursprünglich eine Lebensweise wie die ältesten Schildkröten gehabt haben.

Der Verlust des Gebisses hängt wahrscheinlich ebenso wie bei den Schildkröten mit dem Übergang zu einer weichen Pflanzennahrung zusammen. In Wüsten herrschen Sukkulenten neben den stacheligen, holzigen Xerophyten vor; wenn wir auch von diesem Teile der paläo-

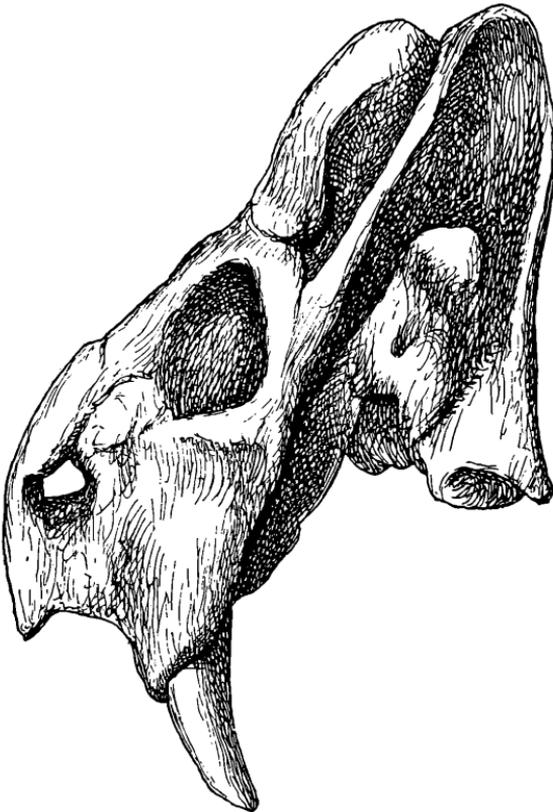


Abb. 1. *Dicynodon leoniceps* OWEN. Cistecephalus-Schichten (untere Beaufort-Schichten der Karrooformation), Permformation, von Sannahs Post am Modder River bei Bloemfontein, Südafrika. Schädelänge (Schnauzenspitze bis Hinterende des Schädels) 43 cm (nach F. v. HUENE).

zoischen Pflanzenwelt noch nichts kennen, so ist es doch durchaus möglich, daß in der Zeit, in der die Schildkröten und die Dicynodontier entstanden sind, sukkulente Pflanzen in der damaligen Karroowüste gelebt haben.

Die Schildkröten sind, wie wir seit langem wissen, schon in der Triasformation zum Wasserleben übergegangen, haben von Landsümpfen und Landseen die Flüsse und von diesen aus die Ästuarien erobert und sind so allmählich zu Bewohnern der Meeresküsten geworden. Später sind sie in die Hochsee hinausgegangen, von da wieder zur Küste zurückgekehrt und noch einmal von hier aus in die Hochsee ausgewandert. Die von LOUIS DOLLO in seiner klassisch gewordenen Studie über die Geschichte der Lederschildkröte dargelegte Phylogenie der Schildkröten hat bis heute keine grundlegende Änderung erfahren.

Wenn wir nun auch annehmen, daß die Dicynodonten ursprünglich Wüstenbewohner waren, so wäre es nach Analogie der Stammesgeschichte der Schildkröten auch durchaus möglich, daß sie später zur aquatischen Lebensweise übergegangen sind. Das würde in erster Linie für die Gattung *Lystrosaurus* aus der Triasformation Südafrikas zu gelten haben, von der D. M. S. WATSON schon vor vielen Jahren angenommen hat, daß sie eine aquatische Lebensweise, vielleicht ähnlich wie ein Flußpferd, geführt hat.¹⁴

Ich habe schon vor einer Reihe von Jahren die Zahnlosigkeit der Dicynodontier, die ja, abgesehen von dem später zu besprechenden, stark vergrößerten, aber auf die Männchen beschränkten Eckzahnpaar keine Zähne in den scharfrandigen Kiefern besaßen und ihre Nahrung nur mit dem Hornschnabel analog wie die Schildkröten aufgenommen und zerkleinert haben müssen, in Verbindung mit einer Wüstenvegetation aus sukkulenten Pflanzen zu bringen versucht und möchte auch heute noch an dieser Auffassung festhalten, da bisher keine Gründe geltend gemacht worden sind, die dagegen sprechen würden.

Nun hat in der Zeit des mittleren Perms, in der in der sogenannten Tapinocephaluszone der Karrooschichten Südafrikas die ersten echten Dicynodontier erscheinen, in diesem Gebiete ein ausgesprochenes Wüstenklima geherrscht. Die olivgrünen und olivbraunen „Mudstones“, die die Gesteine aus dieser Zeit bilden, sind, wie durch die Analyse von D. M. S. WATSON bewiesen worden ist,¹⁵ als Ablagerungen anzusprechen, die bis zu einem hohen Grade dem eiszeitlichen Löß oder dem Pampaslehm Südamerikas zu vergleichen sind. Wir betrachten heute den Löß als den von Winden verblasenen Hochwasserschlamm der Vereisungsperioden der letzten eurasiatischen Eiszeit und werden für die permischen Mudstones der Karrooformation eine ähnliche Entstehung annehmen dürfen.

Man könnte vielleicht meinen, daß man sich einen Hochwasserschlamm nicht gut in einer Wüste vorstellen und überhaupt das Vorhandensein von Wasserläufen und größeren Seen nicht mit einer Wüste in Ver-

bindung bringen kann. Das ist aber, wie die Reisen von SVEN HEDIN und seinen Mitarbeitern in Zentralasien gezeigt haben, durchaus vereinbar. Ja, auch heute sieht man dasselbe in der Großen Karroo selbst: so läuft durch den westlichen Teil der Großen Karroo der Löwenfluß oder der Gamka, und trotz der oft reichen Wassermengen, die dieser Fluß führt, stößt die Wüste unmittelbar an seine Ufer, so gut wie das auch bei vielen anderen Wüstenflüssen der Fall ist.

So ist die Möglichkeit gegeben, daß Wüstentiere unmittelbar zur aquatischen Lebensweise übergehen können und daß sie das auch schon zur Permzeit tun konnten.

Damit verschwinden aber auch die Gegensätze in der Beurteilung der Lebensweise der Dicynodontier. Und die Annahme, daß die Dicynodontier, wie ich dies schon 1922 darzulegen versucht habe,¹⁶ in der Wüste entstanden sind, steht nicht mehr in so starkem Widerspruch zu der Auffassung, die schon vor langer Zeit von D. M. S. WATSON geäußert worden ist, daß *Lystrosaurus*, einer der letzten Vertreter der Dicynodontier aus den triadischen Schichten der Lystrosauruszone der Karrooformation, ein aquatisches Reptil gewesen ist.

Die braunen und grünen Mudstones oder Schlammsteine, richtiger Staubsteine, der Tapinocephalusschichten der Großen Karroo sind also Ablagerungen, die einen ausgesprochenen Wüsten- oder Halbwüstencharakter aufweisen. Aber schon in der darauffolgenden oberpermischen Endothiodonzeit stellen sich neben den braunen und graugrünen Ablagerungen immer häufiger feinkörnige, gut geschichtete rote Sandsteine mit Ripplemarks (Wellenfurchen) ein, was auf häufigere Überflutungen des Landes und stärkere Niederschläge hinweist. Es werden sich in dieser Zeit wohl schon häufiger Landseen gebildet haben und so kann man sich vorstellen, daß die ursprünglich ausgesprochenen Wüstentiere wie die ältesten Vertreter der Dicynodonten sich allmählich an das Leben in den Sümpfen, Uferdickichten und offenen Seenflächen gewöhnten. FRIEDRICH VON HUENE hat die Vermutung ausgesprochen, daß die in den oberpermischen Endothiodonschichten bereits sehr häufig gewordenen Dicynodontier in ungezählten Herden zu trockenen Zeiten in das Inundationsgebiet hinabgestiegen sind, „um dort irgend welcher Pflanzen- oder sonstigen Nahrung nachzugehen“ „Die heimatliche Aufenthalts- gegend der Dicynodonten muß aber doch das höhere südliche Land gewesen sein.“¹⁷

In der folgenden Cistecephaluszeit hat sich nicht viel in klimatologischem Sinne geändert, aber die Dicynodontier scheinen in eine Periode reicher und reichster Formenentwicklung eingetreten zu sein. Zwischen Formen von der Größe eines Maulwurfes und solchen von der eines Flußpferdes, kennen wir eine bunte Fülle der verschiedensten Gattungen und Arten, die sich aber alle dadurch kennzeichnen lassen, daß der schon

im Mittelperm erworbene Schildkrötencharakter der mit Hornschnäbeln bewehrten Kiefer sowie das Vorhandensein eines einzigen oberen Eckzahnpaares bei den männlichen Individuen unverändert weiterbestand. Dieser Typus hielt auch noch in der bereits der Triasformation angehörenden Lystrosauruszone der Karrooformation an. Das Auftreten von immer zahlreicher werdenden Fischen und Stegocephalen zeigt an, daß sich in dieser Gegend Afrikas weite Strecken mit Wasserflächen bedeckt haben mußten, die allerdings wieder in den Trockenperioden verlandeten. So erklären sich die an vielen Stellen auffallend gehäuften Vorkommen von Fischen und Stegocephalen, deren Häufung auf engem Raume ein untrüglicher Beweis für die Vorgänge ist, die sich hier abgespielt haben. Es müssen sich Überflutungen und Austrocknungen in gewissen Zeiträumen immer wiederholt haben, ganz ebenso wie sich solche Wechsel in den Wüsten Zentralasiens abspielen.

Nun verstehen wir auch, warum die von WATSON für aquatisch gehaltenen Lystrosaurier an vielen Fundplätzen in den Stormbergsschichten in so großer Zahl und oft auf engem Raume begraben liegen. Das sind Leichen von Tieren, die beim Austrocknen der von ihnen bewohnten Wasserflächen zugrunde gingen. Sie sind vielleicht nach Art der Seekühe Bewohner von Wasserflächen mit reichlichem Pflanzenwuchs gewesen, also von Sumpfdickichten, wie sie sich in gewaltiger Ausdehnung an den seichten Ufern des riesigen Wüstensees Lopnor im Tarimbecken finden.

HUENE hat (1931) die Ansicht vertreten, die er auch durch ein Rekonstruktionsbild wiederzugeben versucht hat,¹⁸ daß *Dicynodon kolbei* aus den Cistecephalussschichten Südafrikas zwar ein Wassertier gewesen sei, aber mit seinen kräftigen Gliedmaßen imstande war, sich ähnlich wie die heute lebenden südamerikanischen Wasserschweine (*Hydrochoerus capybara*) Wohnröhren zu graben, die sich am Ufer entlang ziehen und vom Wasser aus angelegt werden.

In diesem Zusammenhang gewinnt die Ausbildung des oberen einzigen Zahnpaares bei den Männchen der Dicynodonten insofern an Interesse, weil wir ja dieselbe Erscheinung bei der lebenden Sirengattung *Halicore*, dem Dugong, beobachten können.¹⁹ Beim Männchen des Dugong ragt die Stoßzahnspitze allerdings höchstens 32 mm aus dem Zahnfleisch vor und es muß daher nach den später zu besprechenden Untersuchungen von DEXLER angenommen werden, daß sie als Waffe kaum eine Rolle spielen kann.

Die größten Hauzähne im Rahmen der verschiedenen Arten der Gattung *Dicynodon* sind bei *D. leoniceps* OWEN zu beachten. Der Artname ist vielleicht nicht sehr glücklich gewählt, denn es ist schwer einzusehen, worin die Ähnlichkeit zwischen dem Schädel dieses Reptils und einem Löwen bestehen soll, wenn man von dem Vorhandensein des oberen Eckzahnpaares absieht.

Die Stellung der Hautzähne von *Dicynodon* ist auch innerhalb der verschiedenen Arten kleinen Abweichungen unterworfen.

F. VON HUENE hat einen Schädelrest von *Dicynodon leoniceps* aus den Cistecephalusschichten der Gegend von Bloemfontein beschrieben, bei dem die beiden, leicht gegeneinander konvergierenden Hautzähne schwach gekrümmt sind und an der Innenseite (Medialseite) der Länge nach durch das beständige Schleifen am Hornschnabel des Unterkiefers glatt abgewetzt sind, so daß sie geradezu poliert erscheinen.²⁰

4. Diprotodon.

Das größte Beuteltier, von dem wir Kenntnis besitzen, war der im Pliozän Australiens schon vor langer Zeit entdeckte und zuerst von Sir RICHARD OWEN eingehender beschriebene²¹ *Diprotodon australis*. Der Schädel dieses mächtigen pflanzenfressenden Marsupialiers hat fast 1 m Länge erreicht und die Gesamtlänge des Tieres muß bei einer Schulterhöhe von über 2 m (6 ft. 2 $\frac{1}{2}$ ins.) etwa 4 m (12 ft.) betragen haben, wie aus den Ausmaßen des von E. C. STIRLING²² im Salzsumpfe des Lake Callabonna in Südaustralien ausgegrabenen Skelettes hervorgeht, das (ergänzt durch mehrere abgeessene Skeletteile) im Britischen Museum in London im Juni 1907 aufgestellt wurde.²³*

Seit der Zeit der ersten Entdeckung der Diprotodonreste in den Wellingtonhöhlen durch Sir THOMAS MITCHELL im Jahre 1830 sind Reste dieses gigantischen Beuteltieres vom Golf von Carpentaria bis Victoria und von den Darling Downs bis zum Becken des Lake Eyre aufgefunden worden. Die Funde im Salzboden des Lake Callabonna, die nach E. C. STIRLING²⁴ pliozänes Alter haben sollen (sonst wird allgemein pliozänes Alter angenommen), haben einwandfrei ergeben, daß die Nahrung dieses Herbivoren, wie die Untersuchungen durch Professor RADLKOFER in München²⁵ erwiesen haben, aus Stammstückchen und Zweigen von Salzpflanzen bestand, besonders von Salsolaceen, aber auch von Amarantaceen oder Nyctagineen, die noch heute zu den Elementen der Buschvegetation dieser Salzwüsten gehören.

* Aus der Abbildung des rekonstruierten Skelettes ergibt sich die bedeutende relative Schädelgröße im Verhältnis zum übrigen Skelett, wie auch die auffallende Überbauung der Vorderpartie des Körpers im Vergleich zu der Hinterpartie. Dadurch bekommt das Tier in der Rekonstruktion eine weitgehende Habitusähnlichkeit mit dem Höhlenbären. Es erscheint mir bemerkenswert, daß in beiden Fällen die Unterschenkelknochen im Verhältnis zu den Oberschenkelknochen und noch mehr die Unterarmknochen im Verhältnis zu den Oberarmknochen sekundär verkürzt erscheinen. Über die Verhältnisse der Gliedmaßenabschnitte beim Höhlenbären vgl. KURT EHRENBURG: Berichte über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge, II. Teil. Paläobiologica 7, H. 5/6, S. 592ff. (1942).

Die Stellung und gegenseitige Beziehung der oberen und unteren stark vergrößerten Zähne des Vordergebisses ist auch bei *Diprotodon* (Abb. 3) kaum wesentlich von dem Gebißtypus verschieden, wie ihn

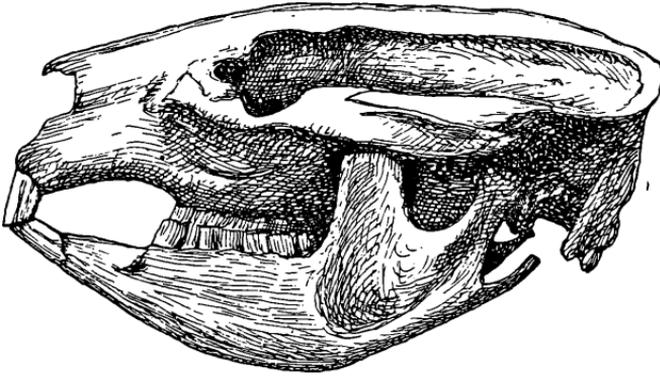


Abb. 2. *Phascolomys ursinus* CUV. — Tasmanien (nach SERGE FRECHKOP).

z. B. der Wombat (*Phascolomys*) (Abb. 2) aufweist, in dessen Verwandtschaft *Diprotodon* gehört. Das wesentliche Kennzeichen des Vordergebisses ist die fast horizontal nach vorne gerichtete Stellung der unteren Schneidezähne, während das am meisten vergrößerte obere Schneidezahn-

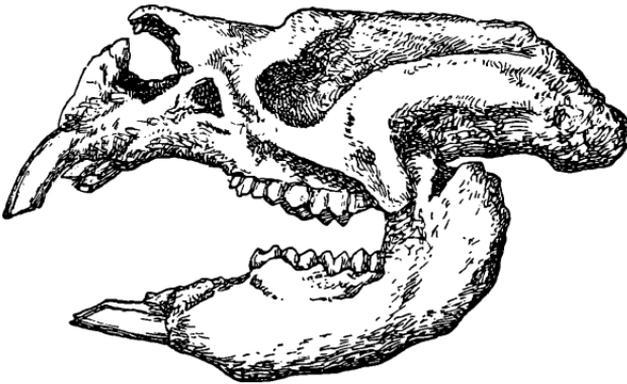


Abb. 3. *Diprotodon australis* OWEN. Plistozän Australiens. Schädelänge 1 m (nach R. OWEN).

paar eine sichelförmige Krümmung aufweist und sich nicht nach vorne aus den Kiefern streckt wie das untere Schneidezahnpaar, sondern nach unten und vorne herabsenkt. Dadurch erhält das Vordergebiß ein Profil, wie wir es im weiteren Verlaufe dieser Darlegungen noch mehrfach antreffen werden: das Profil des Vordergebisses, mit anderen Worten der Winkel, den die oberen und die unteren Vorderzähne miteinander einschließen, beträgt fast 90° und diese bei sehr zahlreichen, verschiedenen

Säugetierstämmen immer wiederkehrende Profilstellung, der wir bei *Diprotodon* und *Phascolomys* sowie überhaupt bei fast allen diprotodonten Marsupialiern begegnen, läßt auf eine gleichartige Funktion dieser Vordergebisse schließen.

Dazu kommt aber noch die sehr eigenartige Beziehung zwischen den oberen und unteren Schneidezähnen, die sich nicht nur bei *Diprotodon* allein, sondern überhaupt bei allen *Phalangeridae* findet, soweit sie ein

normales Vordergebiß besitzen. Als der Typus darf das Vordergebiß eines Känguruhs bezeichnet werden (Abb. 4). Die sehr eingehenden Untersuchungen von C. ANDERSON²⁶ haben gezeigt, daß im Ruhezustand des Gebisses eines *Macropus giganteus* die unteren Inzisiven nicht an die oberen stoßen, sondern auf der harten Gaumenplatte aufruhn, während die oberen Vorderzähne die horizontal nach vorne gerichteten unteren Schneidezähne — ein einziges aus großen Zähnen bestehendes Paar — wie ein Staketenzaun umgeben. Wenn jedoch das Vordergebiß in Funktion tritt, so werden die beiden unteren Schneidezähne voneinander entfernt, was durch die Kontraktion des hinter

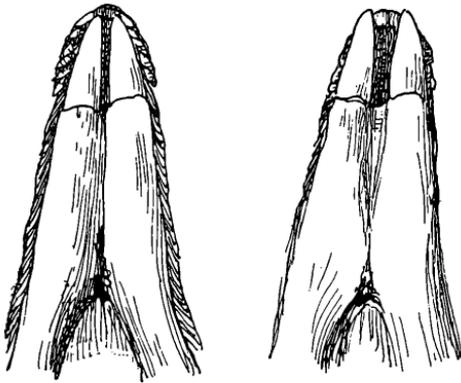


Abb. 4. Unterkiefersymphyse von *Macropus giganteus* ZIMM., von unten gesehen ($\frac{2}{3}$ nat. Größe), um die Zusammenarbeit der unteren und oberen Inzisiven zu zeigen. Links: die unteren Inzisiven außer Funktion; rechts: durch Kontraktion des querstehenden Muskels am Hinterende der Symphyse (*Musculus transversus mandibulae*) werden die Vorderenden der beiden Unterkieferhälften gespreizt und durch das gleichzeitige Vorstrecken des Unterkiefers kommen die Vorderenden der fast horizontal aus dem Unterkiefer vorstehenden Inzisiven in Kontakt mit den oberen Schneidezähnen, während sie im Ruhezustand von den oberen Inzisiven wie von gekrümmten Fingern umgriffen werden (nach C. ANDERSON).

laufenden, transversal stehenden Muskels (*Musculus transversalis mandibulae*) erfolgt, und die Spitzen der Zähne des unteren Schneidezahn-paares treten erst dann mit den Schneiden der oberen Vorderzähne in Berührung. C. ANDERSON bemerkt dazu:²⁷ "I formed the conclusion that the lower incisors when separated act, not like scissors or forceps, but like the prongs of a fork or the teeth of a rake, and help to gather the food into the mouth. Cutting action by the inner edges of the lower incisors is quite subordinate, if it happens at all..."

Diese Eigenbewegung der beiden nicht in einer Symphyse verwachsenen Unterkieferhälften der *Phalangeridae* findet auch bei den simplicidentaten Rodentiern statt, die ja eine wesentlich andere Bißbewegung ausführen als die duplicidentaten Rodentier. Bei den ersteren greifen die oberen

Inzisiven im Ruhezustand über die unteren, aber diese können wieder beim Nagen vor die oberen gebracht werden, was durch das Vorhandensein einer longitudinal gestellten Gelenkverbindung zwischen Unterkiefer und Squamosum ermöglicht wird; bei den duplicidentaten Nagern (z. B. bei den Hasen) stoßen die oberen und unteren Schneidezähne mit ihren Enden genau aufeinander. Im Falle der Hasen ist es also das Prinzip der scharfkantigen Beißzange, das uns in den Schneidezähnen entgegentritt, während das Vordergebiß der simplicidentaten Nager das Prinzip einer Scherenzange oder eines Scherenhobels darstellt.

Bei den simplicidentaten Nagern ist auch, wie bei den Phalangeriden, eine Eigenbewegung der nicht miteinander in einer Symphyse verwachsenen Unterkieferhälften möglich, und wie bei den Phalangeriden findet sich bei den meisten simplicidentaten Nagern ein starker *Musculus orbicularis oris*, der die vorderen Unterkieferhälften ringförmig umgibt und die durch die Kontraktion des *Musculus transversus mandibulae* vorne gespreizten Unterkieferhälften wieder in die Normalstellung zurückführt (vgl. MAX WEBER: Säugetiere, 2. Aufl., 2, 52, 245, 251). Übrigens ist auch bei den *Soricidae* eine Eigenbewegung der beiden Unterkieferhälften möglich.

Da bei den primitiven Insektenfressern die vorderen Zähne sehr schräge aus dem Unterkiefer vorstehen, so darf angenommen werden, daß diese auch bei den diprotodonten Marsupialiern noch beibehaltene Stellung der unteren Schneidezähne ein Erbstück aus der Zeit der insektivoren Vorfahren darstellt. Es ist mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die herbivoren Beuteltiere von insektivoren abzuleiten sind, und wenn wir typische insektivore Gebisse analysieren, so zeigt sich, daß die unteren Inzisiven sehr schräg, meist in der Richtung der Unterkieferachse, aus dem Kiefer nach vorne vorstehen, während die Zähne des oberen Vordergebisses in demselben Sinne wie bei den Känguruhs, den Känguruhratten und den anderen ebenso adaptierten Diprotodontiern die Vorderenden der unteren Schneidezähne kappenartig abschließen, wie wir das beispielsweise auch bei dem permischen *Cotylosaurier Labidosaurus* beobachten können, bei dem allerdings die vordersten Zähne des Unterkiefers senkrecht nach oben und nicht nach vorne gerichtet waren.

Sehr deutlich ist dieses Verhalten der unteren zu den oberen Inzisiven, die einen fast rechten Winkel miteinander bilden, bei der Gattung *Crociodura* ausgeprägt, bei der ja auch wie beim Igel usw. die Inzisiven eine Hauptrolle spielen, während die Eckzähne dagegen stark zurücktreten.

Aus diesem Verhalten des Vordergebisses bei den insektivoren Vorfahrenstadien der diprotodonten Beuteltiere, das bei den plazentalen *Insectivora* gleichgestaltet ist, wird das sonst nicht leicht verständliche

Verhalten der Schneidezähne bei den diprotodonten Marsupialiern erklärlich. Wir werden auf diese Frage bei der Besprechung des Vordergebisses der Notoungulaten zurückkommen, das eine so auffallende Übereinstimmung mit dem diprotodonten Vordergebiß besitzt. Wir werden es aber auch noch bei anderen Gruppen von plazentalen Säugtieren wiederfinden.

5. Thylacoleo.

Da *Thylacosmilus* für ein Beuteltier mit löwenartigen Beißfunktionen gehalten worden ist, müssen wir uns mit der Frage beschäftigen, was es mit der Beißfunktion des gleichfalls für ein karnivores Tier gehaltenen diprotodonten Marsupialiers *Thylacoleo carnifex* für eine Bewandnis



Abb. 5. *Thylacoleo carnifex* OWEN. Pliozän Südostaustraliens. Rekonstr. im wesentlichen nach den Abbildungen von C. ANDERSON und einem im Jahre 1911 in London (Brit. Mus. Nat. Hist.) studierten Modell, mit einigen Abänderungen (Orbitalabschluß usw.). Körpergröße die eines Leopards.

hat und ob dieser Angehörige einer sonst ausgesprochen herbivoren Beutlergruppe, der aus dem Pliozän Australiens bekannt geworden ist, überhaupt ein Fleischfresser war.

Thylacoleo (Abb. 5) war ein ausgesprochener Diprotodonte, d. h. er gehört in die engste Verwandtschaft der Familie der *Phascolarctidae*, die zusammen mit der Familie der *Phalangeridae* die Unterordnung der *Diprotodontia* bildet, und schließt sich an die noch lebende Gattung *Phascolarctus*, den „Koala“ (Abb. 6) an. Man hat früher die immerhin ziemlich beträchtlichen Unterschiede des Vordergebisses von *Phascolarctus* und *Phascolomys* wenig beachtet, aber sie treten bei einem Verleiche der Schädelansichten dieser beiden Formen doch sehr stark in Erscheinung. Während *Diprotodon*, trotz der sehr weitgehenden Umgestaltungen seines Hand- und Fußskelettes, enge mit *Phascolomys* verbunden erscheint und von Vorfahren abstammt, die dem lebenden

Wombat sehr ähnlich gewesen sein müssen, geht *Thylacoleo* zweifellos auf Ahnen zurück, die nahezu so ausgesehen haben müssen wie der noch lebende Koala.

Ein Vergleich der hier wiedergegebenen Ansichten der Schädel von *Phascolomys* und *Diprotodon* einerseits und von *Phascolarctus* und *Thylacoleo* andererseits zeigt schon bei der ersten Betrachtung die Verschiedenheiten zwischen dem Diprotodontypus und dem Thylacoleotypus. Bei *Diprotodon* und *Phascolomys* schließen die Achsen der oberen und der unteren Schneidezähne, von der Seite betrachtet, einen ungefähr rechten Winkel miteinander ein, während bei *Phascolarctus* die oberen über die

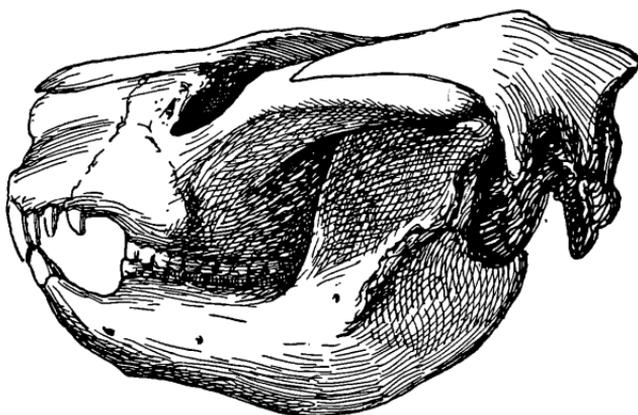


Abb. 6. *Phascolarctus cinereus* GOLDF. — Ostaustralien (nach SERGE FRECHKOP).

unteren Vorderzähne in einer Weise greifen, wie wir dies sonst nur von karnivoren Säugetieren kennen.²⁸

Trotz dieser Gegensätze werden gegenwärtig doch sowohl die Wombate und die verwandten Gattungen, die sich zu den *Phascolarctidae* zusammenschließen lassen, mit den *Phalangeridae* und den von ihnen getrennt gehaltenen, aber sehr nahestehenden *Thylacoleonidae*, die man eigentlich in der Familie ihrer Stammeltern belassen sollte, als die Überfamilie der *Phalangeroidea* in den Kreis der *Diprotodontia* eingereiht, wenn man nicht, wie GEORGE GAYLORD SIMPSON²⁹ vorgeschlagen hat, die Trennung der *Polyprotodontia* und der *Diprotodontia* überhaupt aufgibt und nur die einzelnen Familien und Überfamilien der Marsupialier aneinanderreicht, ohne die fleischfressenden Beutler (*Polyprotodontia*) von den pflanzenfressenden Beutlern (*Diprotodontia*) trennen zu wollen.

Für uns ist nur von Wichtigkeit, daß auch *Thylacoleo* nicht zu der Gruppe der fleischfressenden Beutler gehört, sondern der engeren Verwandtschaft der diprotodonten, pflanzenfressenden Marsupialier entstammt. So erklärt sich auch der Gesamtcharakter des Gebisses von *Thylacoleo*, das seit seiner Entdeckung und ersten Beschreibung immer

wieder, trotz verschiedener Einsprüche, für das eines Raubtieres gehalten worden ist.

Die Grundlage der Gattung ist ein schlecht erhaltener Schädel, der achtzig Meilen südwestlich von Melbourne im Plistozän des Gebietes des Lake Colungoolac im Jahre 1846 entdeckt und von RICHARD OWEN unter dem Namen *Thylacoleo carnifex* beschrieben wurde, in der Annahme, daß dieser plistozyäne Marsupialier ein löwenartiges Raubtier gewesen sei.³⁰

Dieselbe Ansicht hat auch R. BROOM³¹ vertreten, und es sind zahlreiche benagte und zerbissene Knochen als Mahlzeitreste von *Thylacoleo* angesprochen worden; die von C. W. DE VIS³², besonders eingehend von BALDWIN SPENCER und R. H. WALCOTT³³ beschriebenen und abgebildeten, angeblich von *Thylacoleo* zerbissenen Knochen haben unbestreitbare Ähnlichkeit mit zerbissenen Säugetierknochen aus europäischen Eiszeitablagerungen und verdienen eine eingehende Untersuchung, da sie mit den in letzter Zeit viel umstrittenen Objekten, wie aus dem Drachenschloß ob Vättis in der Schweiz, aus der Drachenhöhle von Mixnitz in Steiermark, aus der Höhle von Winden am Neusiedlersee und von anderen Fundorten, ausgesprochene Übereinstimmungen zeigen, aber es liegt einstweilen keinerlei Beweis dafür vor, daß *Thylacoleo* als Erzeuger dieser Bißspuren verantwortlich gemacht werden kann.

EDWARD DRINKER COPE³⁴ hat *Thylacoleo* für einen Eierfresser gehalten, während W. ANDERSON³⁵ wie die meisten anderen Paläontologen der Meinung von OWEN beipflichteten. Auch BENSLEY³⁶ und ich³⁷ waren der Meinung, daß *Thylacoleo* von herbivoren Marsupialiern abstammt und sekundär von der Lebensweise eines Pflanzenfressers zu der eines Raubtieres übergegangen ist.

Hingegen haben andere Forscher die Ansicht vertreten, daß *Thylacoleo carnifex* seinen Namen ganz zu Unrecht erhalten habe, weil er überhaupt kein Fleischfresser, sondern, wie seine Vorfahren, ein Pflanzenfresser gewesen und geblieben sei. Diese Ansicht haben namentlich GERARD KREFFT,³⁸ WILLIAM HENRY FLOWER,³⁹ R. LYDEKKER,⁴⁰ und zuletzt CHARLES ANDERSON⁴¹ verteidigt. Der Letztgenannte hat in einer eingehenden Studie den Nachweis zu erbringen gesucht, daß *Thylacoleo* ein ausgesprochener Pflanzenfresser gewesen sei. Allerdings weist auch C. ANDERSON als Einwand gegen diese Theorie darauf hin, daß weder Gras noch Wurzeln noch Laub als Futter des Tieres in Betracht kommen können, da keine Mahlzähne vorhanden sind, die ein Zermahlen oder Zerreiben einer solchen Pflanzennahrung hätten bewerkstelligen können. Die oberen und unteren Backenzähne, die sich jederseits zu dem scharfschneidenden, scherenartig wirkenden Apparat umgeformt erweisen, der eine etwa gleich große obere und untere Scherenhälfte besaß, können zwar Pflanzenreste zerschnitten, aber niemals zerrieben oder zer-

mahlen haben. Diese bis zu einem gewissen Grad an ein scharfes Schneidscherengebiß erinnernden Backenzähne waren ja auch der Grund, weshalb man immer wieder daran gedacht hat, in *Thylacoleo* einen Fleischfresser zu sehen.

Daher hat CHARLES ANDERSON die Frage aufgeworfen, ob nicht irgendwelche Pflanzen als Futterpflanzen in Betracht gezogen werden müssen, die eine dicke, harte Rinde als Umhüllung eines weichen Kernes besitzen, so daß die scharfe Schneide der Backenzähne als Werkzeug zum Zerschneiden der Rinde dienen konnte, während das weiche Innere den Besitz von Mahlzähnen überflüssig machte.

Eine Anfrage bei dem Botaniker EDWIN CHEEL, an welche Pflanzen als Futterpflanzen für *Thylacoleo* zu denken sei, die den gedachten Anforderungen an das Gebiß entsprechen würden, mußte zuerst die Entscheidung einer anderen Frage bringen, ob im Pliozän ungefähr dasselbe Vegetationsbild wie heute in Australien bestanden habe. Diese erste Feststellung ergab, daß mit einem sehr hohen Grade von Wahrscheinlichkeit der Gesamtcharakter der australischen Vegetation seit dem Pliozän unverändert geblieben sei. Unter den in Betracht kommenden Nahrungspflanzen stehen an erster Stelle die in Australien weitverbreiteten Cucurbitaceen. In dieser Familie gibt es australische Vertreter, die Früchte von beträchtlichen Dimensionen besitzen; diese Früchte liegen nach der Mitteilung von EDWIN CHEEL monatelang auf dem Erdboden, ohne zu faulen, und können somit einen großen Teil des Jahres als Futter gedient haben. Daneben haben aber nach der Ansicht von CHEEL und ANDERSON auch die Triebe von gewissen Cycadeen, wie *Zamia* und *Macrozamia*, als Futterpflanzen gedient, da diese Triebe von den großen scharfschneidenden Zähnen in kleine Stücke zerbissen und ohne weitere Zerkleinerung verschluckt werden konnten.

Es scheint, daß diese von CHARLES ANDERSON begründete Theorie eine sehr große Wahrscheinlichkeit für sich hat und bis jetzt die befriedigendste Erklärung für die Funktion des Gebisses von *Thylacoleo* darstellt. Als unmittelbare Vorstufe des Gebißtyps von *Thylacoleo* dürften Beutler in Betracht zu ziehen sein, die ein Gebiß besessen haben, wie es die lebende Kängururatte *Bettongia lesueuri* besitzt. Dieser Beutler hat ein Vordergebiß, das durchaus den Anforderungen entsprechen würde, das wir an eine Vorstufe des Vordergebisses von *Thylacoleo* zu

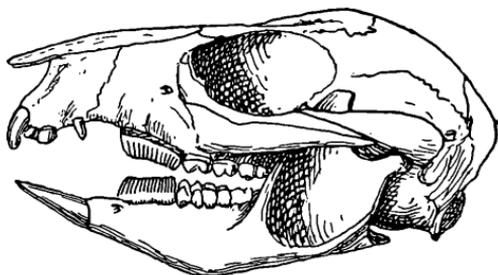


Abb. 7. *Bettongia lesueuri* QUOY et GAIM. Südwestaustralien (nach W. H. FLOWER).

stellen haben. Bei *Bettongia* haben wir einen einzigen sehr großen, scharfschneidenden, querverrieften Backenzahn in jeder Kieferhälfte, hinter dem vier kleine Backenzähne in jeder Kieferhälfte stehen (Abb. 7).

Der große, mit scharfer Schneide versehene und an den Seitenwänden geriefte obere Scherenzahn von *Thylacoleo* hat aber im Unterkiefer nicht einen einzigen entsprechend großen Scherenzahn als Antagonisten, sondern zwei. An die Hinterwand des dritten Prämolaren des Unterkiefers schließt sich bei *Thylacoleo* ganz dicht ein weiterer Zahn, der vierte untere Prämolare, an, der zusammen mit dem vor ihm stehenden Zahn als Gegenhälfte der Schere arbeitet. Solche Fälle werden uns auch bei typischen anderen Vertretern des *Plagiaulax*typus begegnen. Sie sind aus verschiedenen Gründen sehr bemerkenswert, weil sie uns nicht nur einen Einblick in gewisse Gesetzmäßigkeiten des Zahnwechsels und der Reihenfolge der Zahndurchbrüche geben, sondern auch ein Licht auf den Kausalnexus zwischen Form und Funktion werfen, worauf ich an anderer Stelle zurückkommen werde.

Auf jeden Fall erscheint der durch *Bettongia* vertretene und bei *Thylacoleo* in anderer Form und in höherer Spezialisierung ausgebildete Gebißtypus als ein solcher, daß er begrifflich von dem Gebißtypus jener Säugetiere, die keinen derartigen Scherenapparat am Vorderende des Backenzahnabschnittes besitzen, unterschieden zu werden verdient. Das Kriterium ist für uns zunächst die Lage eines solchen Scherenapparats an dieser Stelle der Kiefer, die entschieden weiter vorne liegt als die dem Hebelwinkel so weit als möglich genäherte Lage des Schneidscherenapparats oder des Brechscherenapparats der plazentalen Raubtiere. Das spricht dafür, daß es sich in dem Apparat von *Bettongia* und *Thylacoleo* um etwas anderes gehandelt haben muß als um einen dem Brechscherenapparat einer Hyäne oder der Fleischschere eines Löwen vergleichbaren Apparat.

Es gibt jedoch eine ziemliche Zahl von Abarten jener Apparate, die zum Zerschneiden von Objekten dienen, die in den vorderen Teilen der Kiefer und nicht wie bei den Raubtieren im hinteren Kieferwinkel zerschnitten werden.

Diese ausgesprochene Schere von *Thylacoleo* ist aber wieder etwas ganz anderes als der Sägeapparat von *Plagiaulax*. Wir werden bei *Plagiaulax*, *Ctenacodon*, *Ptilodus* usw. sehen, daß bei diesen Gattungen aus der Multituberkulatenengruppe der *Plagiaulacoidea*, die sämtlich erloschen sind, Sägeapparate ausgebildet waren, die nicht wie bei *Bettongia* und *Thylacoleo* als Scherenapparate funktionierten, sondern als einseitige Sägeapparate, bei denen ein oder mehrere vergrößerte, an den Seitenwänden geriefte, mit scharfer Sägeschneide versehene Zähne des Unterkiefers als Werkzeuge arbeiteten, die an der Innenseite eines oder mehrerer oberer Backenzähne entlangschliffen, ohne aber einen ausgesprochenen

Gegenzahn oder Gegenzähne zu besitzen wie es bei *Thylacoleo* und *Bettongia* usw. der Fall ist.

Solche Gebißtypen, wie sie durch die erwähnten fossilen Säugetiere gekennzeichnet sind, sind nicht nur im Kreise der Multituberculaten wie bei verschiedenen Stämmen der Marsupialier anzutreffen, von denen sie ganz unabhängig voneinander erworben sind, sondern sie sind auch im Kreise der Primaten aufzufinden, wo sie in der ausgestorbenen Gruppe der *Tetoniidae* in der Unterordnung der *Tarsiioidea* durch die Gattung *Carpolestes* aus dem oberen Paleozän Nordamerikas repräsentiert werden.

Der in der Gegenwart durch die Paviane (Abb. 8) und in der Vorzeit durch die Chiromyidengattung *Stehlinella* (Abb. 16) aus dem Oberozän Nordamerikas vertretene eigenartige Gebißtypus schließt sich zwar an die durch *Plagiaulax* (Abb. 9) vertretene Gruppe von Gebißtypen an, stellt aber doch wieder etwas anderes dar. Darum habe ich 1931 nur den von *Plagiaulax* usw. vertretenen Gebißtypus unter dem Begriffe des „*Plagiaulax*typus“ zusammengefaßt,⁴² den Paviantypus aber davon ausgeschlossen.

Was die mit dem *Plagiaulax*typus in Verbindung stehende Stellung der Schneidezähne anbetrifft, die im Profil einen Winkel von etwa 90° miteinander einschließen, wobei die unteren Inzisiven fast horizontal aus dem Unterkiefer vorstehen, während die oberen Schneidezähne stark nach unten geneigt sind, so ist dies eine Gebißform, wie sie auch bei gewissen Halbaffen, z. B. bei *Propithecus* aus der Familie der *Lemuridae* (Unterfamilie der *Indrisinae*) oder bei einzelnen Fledermäusen, z. B. bei *Scotophilus temmincki*, zu beobachten ist. Ich habe deshalb diesen Typus des Schneidezahnabschnittes des Gebisses als „*Fledermaustypus*“

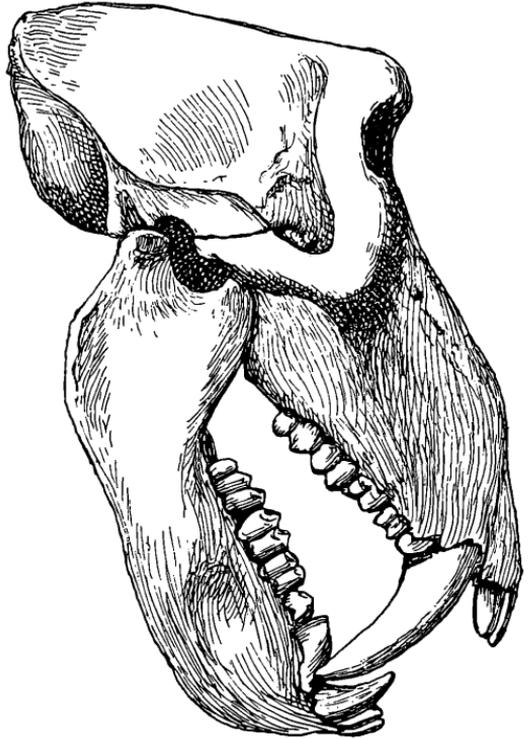


Abb. 8. Schädel des Bärenpavian oder Tschakma (*Papio porcarius* BODD.) aus Transvaal. (Originalzeichnung.) Der obere Eckzahn schleift auf dem unteren dritten Prämolaren ($\frac{3}{4}$ d. natürl. Größe).

unterschieden⁴³, doch möchte ich ihn heute lieber als „Scotophilus-typus“ unterschieden wissen.

Diese Stellung der Schneidezähne hängt mit der insektivoren Nahrungsweise zusammen, wie dies schon von CHARLES ANDERSON (l. c., 1927, S. 108) hervorgehoben worden ist. Dieser insektivore Typus ist der ursprüngliche Vorläufer des Plagiaulaxtypus wie des Thylacoleotypus.

Bei den Känguruhratten und den anderen analog angepaßten Formen hat der Schneidezahnabschnitt keine Schabfunktion oder Hobelfunktion

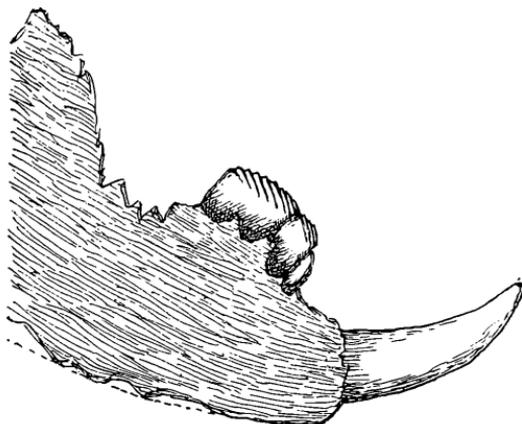


Abb. 9. Unterkieferfragment von *Plagiaulax beeklesii* FALCONER, aus dem mittleren Purbeck (oberer Jura) von Swannage, Dorsetshire. Original im Brit. Mus. Nat. Hist. London. Nach einem von G. G. SIMPSON veröffentlichten Lichtbild in Vergrößerung 4:1 umgezeichnet. — Die Säge besteht hauptsächlich aus dem stark vergrößerten P_4 und dem halb so großen P_3 sowie aus dem als vordere Stütze des Apparats fungierenden P_2 .

im Sinne wie bei den simplizidentaten Nagetieren und kann sie auch nicht haben, weil ja das Kriterium für den letzteren darin besteht, daß die unteren Schneidezähne bei der Nagearbeit teils vor, teils hinter die Vorderenden der oberen Schneidezähne greifen, wodurch die typische Lage der Abnutzungsflächen an der Hinterseite sowohl der oberen als auch der unteren Inzisiven zustande kommt. Diese Bewegungsmöglichkeit hängt mit dem Vorhandensein einer longitudinal gestellten Gelenkrolle bei den simplizidentaten Nagern zusammen.

Wenn es sich also auch bei den Känguruhratten um kein Nagergebiß in diesem Sinne handelt und auch nicht um ein Beißzangengebiß wie bei den duplizidentaten Nagetieren, z. B. bei den Hasen, so ist doch die Lebensweise der Känguruhratten jener der meisten erdbewohnenden Nager sehr ähnlich. Vielleicht ist es deswegen, weil es den diprotodonten Marsupialiern und den anderen Säugetierstämmen mit dem gleichen Typus des Vordergebisses nicht möglich war, so zu nagen wie die Mehrzahl der Rodentier, bei den Säugetieren vom Plagiaulaxtypus zu der Ausbildung eines am Vorderende des Backenzahnabschnittes gelegenen Sägeapparats gekommen, den wir noch genauer zu besprechen haben werden. Die Nahrung der Känguruhratten ist ungefähr dieselbe wie die ursprüngliche typische Nagernahrung: Gräser und Wurzeln, die zum Teil mit Hilfe der scharfen Krallen ausgegraben werden.

Freilich besitzen diese diprotodonten Beuteltiere hinter dem zum Zerschneiden der Wurzeln und Gräser bestimmten, besonders ver-

größerten Backenzahnpaar im Oberkiefer und Unterkiefer, auch noch in jeder Kieferhälfte vier kleinere Backenzähne, die jedoch bei weitem nicht in dem Maße zum Zerreiben und Zermahlen einer harten Pflanzennahrung geeignet sind wie die Backenzähne der Rodentier, die meist hypsodont und durch komplizierte Einfaltungen des Schmelzes sehr widerstandsfähig geworden sind. Es geht daraus wohl hervor, daß das Hauptgewicht in dem zum Zerkleinern der Pflanzennahrung bestimmten Gebiß der Känguruhratten in dem mit scharfer Sägeschneide versehenen oberen und unteren Backenzahnpaar gelegen ist.

Wir werden hierbei nicht übersehen dürfen, daß das Profil dieses oberen und unteren Scherenzahnes sich als ein gegen den Gegenzahn hin konkaves erweist. Der Ausschnitt des Unterrandes des oberen und des Oberrandes des unteren Sägezahnes einer Känguruhratte ist zwar nur sehr seicht, aber immerhin kann keine Rede davon sein, daß die Kante dieser Zähne ein konvexes Profil besitzt. Ein solches ist dagegen geradezu bezeichnend für alle Angehörigen des Plagiaulaxtypus, wie wir noch im einzelnen besprechen werden. Daher unterscheidet sich der Typus des zum Zerschneiden von Pflanzen bestimmten oberen und unteren Zahnpaares im Backenzahnabschnitt von *Thylacoleo* durchgreifend von jenem, den ich als „Plagiaulaxtypus“ bezeichnet habe.

Dieser „Plagiaulaxtypus“, z. B. bei *Plagiaulax*, *Ctenacodon*, *Ptilodus* usw., ist vor allem dadurch gekennzeichnet, daß der zur großen, gerieften Säge ausgebaute Zahn des Unterkiefers ein ausgesprochen konvexes Profil besitzt; das gleiche einheitliche Profil erscheint auch dann ausgebildet, wenn der Sägeapparat nicht nur aus einem, sondern aus mehreren zusammengeschlossenen und gemeinsam funktionierenden Backenzähnen besteht.

Weil dieser Typus also grundverschieden von dem des *Thylacoleo* oder von *Bettongia* ist, erscheint es notwendig, eine scharfe Scheidung dieser beiden Gebißtypen durchzuführen und die letztere deutlich vom Plagiaulaxtypus als „Thylacoleotypus“ zu trennen.

Daß der schon bei *Bettongia* vorhandene, bei *Thylacoleo* jedoch bis zum Extrem gesteigerte Scherenzahntypus eine Anpassung an das Zerschneiden und Zersägen von Pflanzenteilen darstellt, dürfte kaum bestritten werden, da wir ja über die Nahrungsweise und die Art der Nahrungsaufnahme bei den Känguruhratten gut unterrichtet sind. Nach A. H. S. LUCAS und W. H. D. LE SOUËF fressen die Bettongien Gräser und Wurzeln, was auch R. SEMON berichtet, der u. a. auch Pflanzenknollen als Nahrung der Känguruhratten anführt. WOOD JONES gibt an, daß die Nahrung dieser Beutler dieselbe ist wie die der nach Australien eingeführten Kaninchen und daß sie zum Teil aus den sukkulenten Pflanzen der Sanddünenlandschaft besteht.

Wir nähern uns damit der Auffassung von CHARLES ANDERSON über

die vermutliche Nahrung von *Thylacoleo*; die von ihm durchgeführte paläobiologische Analyse hat ergeben, daß *Thylacoleo* keine Möglichkeit mehr besessen hat, mit seinen Backenzähnen Pflanzenstoffe zu zerreiben oder zu zermahlen, sondern nur solche Substanzen zu zerschneiden.

Freilich werden wir es immer für möglich halten müssen, daß aus irgendwelchen Gründen, als die in erster Linie Nahrungsmangel oder verlockende Gelegenheiten zu einem Nahrungswechsel in Betracht kommen, Tiere mit spezialisierten Gebißtypen zu einer ganz anderen Nahrungsweise übergehen, als sie durch lange Generationen für die betreffenden Tiere festgelegt war. Da ist beispielsweise an den merkwürdigen Fall des Bärenpavians (*Papio porcarius*) zu erinnern (Abb. 8). Dieser Cynocephalide, der zwar neben gelegentlicher Kerbtiernahrung, die er sich unter den Steinen hervorsucht, vor allem und am liebsten die Zwiebeln von Monocotyledonen der afrikanischen Steppe (Liliaceen, Iridaceen, Orchidaceen) verzehrt und unter diesen wieder die der „Pavianlilie“ *Babiana*, oder, wie sie die Buren benennen, „Baviaantje“ bevorzugt,^{44*} ist, sehr zum Leidwesen der südafrikanischen Schafzüchter, zu einem leidenschaftlichen Fleischfresser geworden.

Dem Afrikaforscher ALFRED WEIDHOLZ verdanke ich eine mir am 3. Februar 1943 gemachte Mitteilung davon, daß auch der westafrikanische Anubispavian (zur Gruppe des *Papio cynocephalus* gehörig, im Sinne von J. A. ALLEN, 1922) Fleischnahrung zu sich nimmt:

„Im November 1935 teilte mir ein französischer Administrator in Ngaundere am Hochlande von Adamaua (Nordkamerun) folgendes mit. Er behauptet anlässlich einer Streifung durch den Busch auf eine Horde Anubispaviane gestoßen zu sein, die eben damit beschäftigt war, eine Pferdeantilope in Stücke zu reißen und zu verzehren. Ob die Paviane das Tier selbst erjagt oder im sterbenden Zustande, vielleicht schon als frischen Kadaver aufgefunden hatten, konnte nicht angegeben werden.“

In früherer Zeit, als es noch wildlebende Strauße in Menge in Südafrika gab, suchten die Paviane die Gelege dieser Laufvögel auf und saugten sie aus; seitdem das Land kultiviert ist, machen sie sich jedoch

* Die etwa 32 Arten der Gattung *Babiana*, die unter den Iridaceen Südafrikas die bevorzugte Nahrung der Paviane bilden, sind mit Ausnahme einer auf Sokotra vorkommenden Art auf Südafrika beschränkt. H. M. L. BOLUS („A First Book of South African Flowers“, p. 123. Capetown 1923) sagt darüber:

“Children who had seen the baboons digging up the corms and feeding on the nourishing stored up in them, naturally called these plants the baviaantjes, or little baboons, and all the botanist had to do when he was thinking out a suitable name for the genus was to give this homely one a Latin sound by turning it into *Babiana*.”

I wonder if the baboons can recognise their favourites by the fan-folded or pleated leaves, even when they are not in flower, as we can.”

an die Schaf- und Ziegenherden der Ansiedler heran und beißen den säugenden Lämmern den Magen auf, um zu der Milch zu gelangen. Auf diese Weise sind sie auf den Geschmack von Blut und Fleisch gekommen und zu gefürchteten und gehaßten Schädlingen in Südafrika geworden, in ganz ähnlicher Weise wie der neuseeländische Gebirgspapagei oder Kea (*Nestor notabilis* GOULD) zu einem gefährlichen und erbittert verfolgten Schädling der Schaffarmen geworden ist, da auch er im Begriffe steht, von einer rein frugivoren Nahrung zu einer karnivoren überzugehen. Ursprünglich hat der Kea nur die Samen im Pelz der Schafe herausgesucht, ist aber dabei, weil er bei diesem Suchen oft die Haut verletzt hat, allmählich auf den Geschmack von Blut und Fleisch gekommen.

Beide Fälle, sowohl der des Bärenpavians als auch der des Kea, sind sehr lehrreich, weil sie zeigen, daß vorhandene Einrichtungen, wie z. B. gewisse Gebißtypen oder Schnabeltypen, die Möglichkeit darbieten, von einer Lebensweise zu einer anderen überzugehen, wobei die schon während der früheren Lebensweise vorhandenen Anpassungen beibehalten, aber im Laufe der Stammesgeschichte entsprechend der neuen Lebensweise umgestaltet und auf neuen Wegen spezialisiert und gesteigert werden.

Das sind keine außergewöhnlichen Erscheinungen, sondern das ist ja bei einem Wechsel der Lebensweise überhaupt die Regel, und die vielen bisher untersuchten Fälle dieser Art ermöglichten uns ja erst die Feststellung von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung, die so lange Zeit immer wieder mißverstanden worden ist.

Ich erinnere an einen weiteren analogen Fall, das ist der Übergang von der benthonischen Lebensweise der Vorfahren von *Dactylopterus*, die wir uns in Formen vom Typus der lebenden *Trigla* zu denken haben, oder von der pelagischen Lebensweise der Vorfahren von *Exocoetus* zur fliegenden Bewegungsart.⁴⁵ In beiden Fällen sind die Flossenvergrößerungen schon vorhanden gewesen, als der Übergang entweder von der benthonischen oder von der pelagischen Lebensweise her zur Bewegungsart und Lebensweise der Fallschirmfische erfolgte. In beiden Fällen sind eben die Flossenvergrößerungen schon vorhanden gewesen, als die Fische zum Fallschirmflug übergingen, aber sie sind dann später weiter gesteigert worden, bis in dem einen Falle der Typus von *Dactylopterus*, im anderen jener von *Exocoetus* erreicht war.

Solche Übergänge haben im Laufe der Stammesgeschichte nicht nur bei den Einrichtungen zur Nahrungsaufnahme und zur Nahrungsverkleinerung stattgefunden, sondern lassen sich auch bei den stammesgeschichtlich zu verfolgenden Umgestaltungen und Spezialisationssteigerungen anderer Organe oder Körperteile, wie Gliedmaßen usw., nachweisen.

Nun wäre es ja immerhin denkbar, daß bei *Thylacoleo* ein Fall wie beim

Bärenpavian oder beim Kea vorliegt, die von der Herbivorie zur Karnivorie übergegangen sind, und es wäre ja vielleicht nicht ganz ausgeschlossen, die zerbitzenen Knochen aus den australischen Höhlen auf *Thylacoleo* zu beziehen, aber dazu fehlen uns alle morphologischen Anhaltspunkte. Die paläobiologische Analyse des *Thylacoleo*gebisses spricht eindeutig für herbivore Nahrung und bei sorgfältiger Prüfung aller früher als Beweisstützen des Fleischfressens dieses eiszeitlichen Marsupialiers betrachteten Eigentümlichkeiten seines Gebisses bleibt keine übrig, die wir als Argument für die Karnivorie von *Thylacoleo* betrachten dürften.

6. *Plagiaulax*.

Die eigenartige Stellung der vergrößerten Zähne des Vordergebisses bei den bisher besprochenen Marsupialiern, die darin besteht, daß die unteren Inzisiven fast horizontal aus dem Kiefer vorragen, während die oberen über das Vorderende der unteren hinübergreifen und so geneigt sind, daß ihre Achsen mit denen der unteren einen nahezu rechten Winkel bilden, kehrt auch bei verschiedenen anderen Säugetieren wieder und tritt schon frühzeitig bei den primitivsten Säugetieren, von denen wir Kenntnis haben, in Erscheinung: bei den *Multituberculata*, und zwar bei den *Plagiaulacoidea*.

Plagiaulax becklesii FALCONER (Abb. 9), den wir nur aus dem oberen Jura (Purbeckschichten) Englands kennen,⁴⁶ ist allein durch Unterkieferreste bekannt geworden. Der etwas steiler als bei *Bettongia* (Abb. 7) vorstehende große Schneidezahn hat kein stemmeisenförmiges Vorderende, sondern endet spitz. Es ist aber doch wahrscheinlich, daß er mit dem oberen Schneidezahn in Wechselwirkung stand, wie das bei den Phalangeriden der Fall ist.

Von *Plagiaulax* kennen wir zwar nur das untere Gebiß, aber von verwandten Gattungen liegt auch das obere vor, so daß wir uns auch bei *Plagiaulax* eine Vorstellung vom Obergebiß zu machen imstande sind. Im Unterkiefer sind zwei kleine Molaren vorhanden, aber der Sägeapparat besteht nur aus Prämolaren, die man als solche zu bezeichnen wohl berechtigt ist, weil sie als Ersatzzähne von Zähnen einer vorausgegangenen Dentition anzusehen sind. Der wichtigste Zahn der die Säge bildenden Unterkieferzähne ist der vierte Prämolare; ihm schließt sich vorne der kleinere dritte und diesem der wieder kleinere zweite Prämolare an. Vierter und dritter Prämolare besitzen eine gesägte Schneide und die Außenwand beider Zähne weist die für alle Zähne des *Plagiaulax*-typus charakteristischen schrägstehenden Riefen auf. Der vorderste Prämolare (P_2) hat nur die Aufgabe, den ganzen Sägeapparat am Vorderende zu stützen. Er hat also die gleiche Funktion wie der sehr kleine dritte Prämolare bei *Ptilodus montanus* (= *Ptilodus gracilis*), der den Hauptdruck aufzufangen hat, der bei starker Beanspruchung der Säge

gegen das Vorderende und Unterende des großen vierten Prämolaren (Abb. 10) wirkt. Wichtig ist die Feststellung, daß bei sonst gleicher Aufgabe bei *Ptilodus* der dritte Prämolare als Vorderstütze der Säge wirkt, die bei *Plagiaulax* vom zweiten Prämolaren gebildet wird. Hier liegt also keine direkte stammesgeschichtliche Verknüpfung zwischen den beiden Gattungen vor, sondern ein ausgesprochener Fall von Konvergenz.

Wie GEORGE GAYLORD SIMPSON in einer Untersuchung (1933) gezeigt hat, die dem von mir (1931) unterschiedenen *Plagiaulax*typus gewidmet

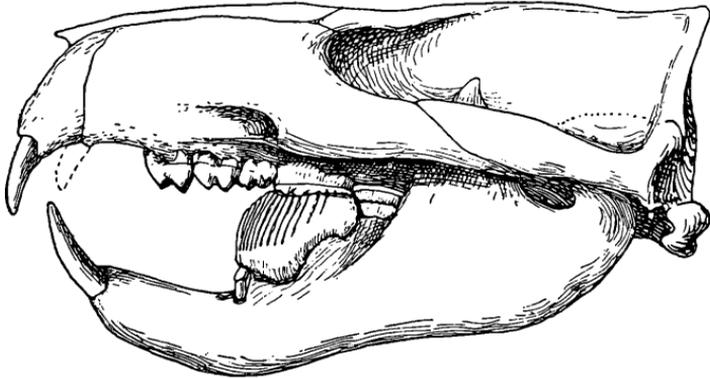


Abb. 10. Rekonstruktion des Schädels und Unterkiefers von *Ptilodus montanus* DOUGLASS, aus dem Paleozän (Fort Union Group) von Montana. Schädellänge ungefähr 4 cm (nach G. G. SIMPSON, 1937).

war,⁴⁷ arbeitet bei *Plagiaulax* die untere Scherenhälfte nicht wie bei *Bettongia* oder *Thylacoleo* zusammen mit der oberen Scherenhälfte des Backenzahnabschnittes, sondern der Sägeapparat des Unterkiefers besitzt weder bei *Plagiaulax* noch bei den übrigen Angehörigen des reinen *Plagiaulax*typus einen oberen Antagonisten; er arbeitet allein als eine Halbkreissäge und nicht wie die untere Hälfte einer Schere. R. LOHR⁴⁸ hatte seinerzeit daran gedacht, daß eine solche Gegenwirkung darin zu suchen sei, daß die untere Säge in einer Rinne laufen würde, die von zwei longitudinalen Höckerreihen eines oberen oder zweier oberer Prämolaren gebildet wird, aber G. G. SIMPSON hat festgestellt, daß die untere, entweder nur aus einem großen Zahn jederseits (wie bei der Gattung *Ptilodus*) oder aus zwei Zähnen (*Plagiaulax*, *Ctenacodon*) gebildete Säge in keiner Okklusion mit den oberen Backenzähnen stehen konnte.*

* Das ist nicht so zu verstehen, daß die Säge kein wie immer gestaltetes Widerlager im Oberkiefer hätte; es ist zwar kein Gegenzahn als andere Scherenhälfte vorhanden wie etwa bei *Bettongia* oder bei *Thylacoleo*, aber der

Es handelt sich also beim *Plagiaulax*typus in seiner reinsten Form nicht um eine Schere, sondern um eine Säge, nicht um einen Schneideapparat mit zwei Scherenhälften, sondern nur um ein allein auf den Unterkiefer beschränktes Werkzeug.

Während bei *Plagiaulax* der vor dem Sägeapparat gelegene Backenzahnabschnitt nur aus dem zweiten Prämolaren besteht, ist er bei der nahe verwandten Gattung *Ctenacodon* (Abb. 11) aus gleichalterigen Schichten Europas und aus den Morrison Beds von Wyoming viel primitiver, denn hier sind hinter dem großen unteren Sägezahn noch zwei Molaren vorhanden und die vordere Stütze des Sägeapparats wird nicht

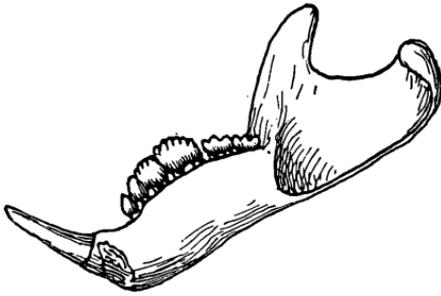


Abb. 11. Diagrammatische Innenansicht des rechten Unterkiefers von *Ctenacodon*, aus den Grenzschichten zwischen Jura und Kreide in Wyoming (Morrison Beds). — Vergrößerung 3:1 (nach G. G. SIMPSON).

nur von dem kleinen, zu einem Stift reduzierten Prämolaren (P_2) gebildet, sondern es steht vor diesem noch ein kleiner, wenngleich auch schon im Verschwinden begriffener, rudimentärer Prämolare (P_1). Der P_3 von *Ctenacodon scindens*, *Ct. minor* und *Ct. falconeri* weist die gleichen seitlichen Riefen auf und ist ebenso an seiner Schneide sägeartig gekerbt wie der letzte Prämolare (P_4) von *Plagiaulax* und *Ctenacodon*.

Wir haben im Laufe der Vertiefung unserer stammesgeschichtlichen Untersuchungen immer wieder die Erscheinung feststellen können, daß es in den verschiedensten Stämmen des Tier- und Pflanzenreiches zu der Ausbildung sog. Konvergenzen gekommen ist.

Die Zahl solcher Konvergenzerscheinungen ist durch die Unterscheidung des nach der Gattung *Plagiaulax* benannten Typus um einen Fall bereichert worden, der besonderes Interesse beanspruchen darf, weil seine unabhängige Entstehung in verschiedenen Stämmen sichersteht und trotzdem die Übereinstimmung der Form eine außerordentlich weitgehende ist.

Die Bildung eines solchen Sägeapparats, wie er im Kreise der *Multi-tuberculata* bei den *Plagiaulacidae*⁴⁹ (Oberer Jura von Europa und Nordamerika, Unterkreide Europas) und bei den *Ptilodontidae*⁵⁰ (Obere Kreide von Nordamerika und Ostasien; Paleozän von Nordamerika und Europa; Eozän von Nordamerika) ausgebildet erscheint, ist auch bei der den

untere große Prämolare schleift nur an der Innenseite des oberen Gegenzahns (SIMPSON, l. c. S. 99 [1933]). Die vorderen oberen Prämolaren z. B. von *Ptilodus*, haben keine unteren Gegenzähne, sondern wirken ausschließlich als Greifzähne.

Marsupialiern einzureihenden Familie der *Polydolopidae*⁵¹ aus der Superfamilie der *Caenolestoidea* (nahe verwandt mit der noch lebenden Familie *Caenolestidae* aus Südamerika; bisher nur aus dem Eozän [Notostylopense] Patagoniens bekannt) zur Ausbildung gelangt.

Der Weg, auf dem der Sägeapparat von *Polydolops*⁵² (Abb. 12) entstanden ist, wird durch das Backenzahngewiß von *Propolymastodon* aus dem Untereozän Patagoniens (Notostyloppsschichten) bezeichnet, obgleich es sich nicht um einen direkten Vorfahren handelt, weil *Polydolops* trotz

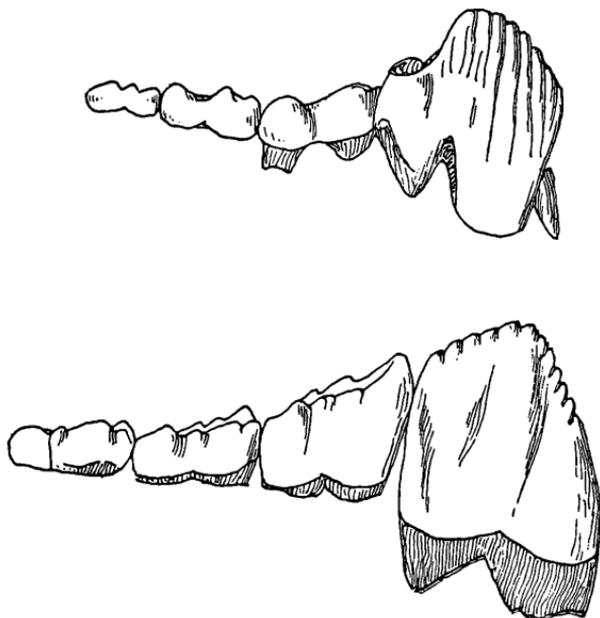


Abb. 12. Innenansicht der unteren Backenzähne zweier Marsupialier aus dem Tertiär Patagoniens, in (ungefähr) fünffacher Vergrößerung. — Oben: *Abderites* aus dem Miozän Patagoniens (Santa Cruz Beds), unten: *Polydolops* aus dem Eozän Patagoniens (Notostylopense). Beide Zeichnungen von G. G. SIMPSON (1928), zum Teil nach Originalen in der Paläontologischen Sammlung in München, zum Teil nach Zeichnungen von F. AMEGHINO.

höherer Spezialisierung des Sägeapparats im Besitze eines die Vorderwand des Hauptsägezahns stützenden kleinen Prämolaren primitiver ist als *Propolymastodon*, bei dem dieser Stiftzahn bereits verlorengegangen ist.

Bei *Propolymastodon* folgt hinter dem unteren, stark vergrößerten Schneidezahn ein größeres Diastem und dann beginnt die Reihe der Backenzähne, deren vorderster der größte, stärkste und höchste ist. Von seiner kegelförmigen, nicht komprimierten Spitze, die noch nicht zu einer komprimierten, als Säge wirkenden Krone umgeformt erscheint, senkt sich das Backenzahnprofil in gleichmäßig geschwungenem, nach oben konkavem Bogen bis zum letzten Backenzahn herab.

Bei dem bereits höher spezialisierten Backenzahngewiß von *Polydolops*

(Abb. 12) ist der große untere Sägezahn seitlich stark komprimiert; seine dreieckig profilierte Kronenspitze ist mit einer gesägten Schneide versehen und deren Hinterrand geht ohne scharfen Formunterschied in das Kronenprofil des anschließenden, bereits viel tiefer liegenden Backenzahns über. Auch hier verläuft das Kronenprofil der vier unteren Backenzähne in einer gleichmäßig geschwungenen, sanft nach oben ausgeschnittenen Linie. Im Obergebiß von *Polydolops* entsprechen den beiden vordersten Backenzähnen des Unterkiefers mit einer gesägten Schneide zwei obere, gleichfalls gesägte Backenzähne.

In der Familie der *Caenolestidae*, zu der jetzt auch die fossilen Gattungen, wie *Abderites*, *Parabderites* usw., gerechnet werden, die aus dem Miozän (Santa Cruz-Schichten) Patagoniens bekanntgeworden sind, begegnen wir wieder ähnlichen Backenzahnbildungen in Verbindung mit einem

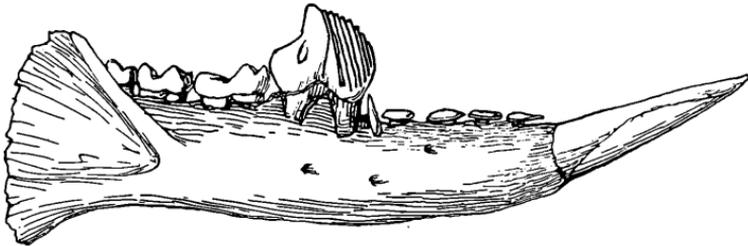


Abb. 13. Außenansicht des Unterkiefers von *Abderites meridionalis* AMEGH. Santa Cruz-Schichten (Miozän) Patagoniens. Vergrößerung 3:1 (nach F. AMEGHINO).

diprotodonten Vordergebiß wie bei den bisher besprochenen Formen aus anderen Stämmen. Bei *Abderites* ist nur ein vorderer Backenzahn der Unterkieferhälfte zu einem Sägezahn umgestaltet, wobei allein die Vorderhälfte gesägt und gerieft ist, während die hintere Zahnhälfte den Charakter der sich hinten anschließenden Backenzahnkronen beibehalten hat und eine glatte Kronenwand aufweist (Abb. 13).

Vor dem großen Sägezahn steht ein winziger Stützzahn (Abb. 12), der die Vorderwand stützen hilft, genau so, wie das bei den *Plagiulacoidea* zu beobachten ist. Die vorderen Zähnnchen zwischen dem Sägeapparat und dem großen, fast waagrecht aus dem Unterkiefer vorstehenden Schneidezahn sind kleine Gebilde mit spindelförmiger, stark reduzierter Krone, aber sie erfüllten allem Anschein nach noch eine funktionelle Aufgabe als Stützen und Halteapparate für die vom großen Sägezahn durchsägte Pflanzenwurzeln u. dgl.

Eine andere Konvergenzerscheinung verbindet *Parabderites* (Abb. 14) aus den untermiozänen Colpodonschichten Patagoniens mit den *Plagiulacoidea*: das ist die Zusammensetzung des Sägeapparats aus zwei Zähnen. Im Falle von *Parabderites* besteht die Säge nicht aus einem einzigen vergrößerten Backenzahn, sondern aus einem kleineren vorderen und dem größeren, hinter ihm stehenden Hauptzahn.⁵³

Bei *Abderites meridionalis* ist es nur ein einziger, sehr großer Sägezahn, der in jeder Unterkieferhälfte die Säge bildet. Dieser Zahn ist von G. G. SIMPSON als der erste Molar bezeichnet worden und ich bin ihm früher (1931) darin gefolgt.⁵⁴

Betrachtet man jedoch die von FL. AMEGHINO seinerzeit mitgeteilten Zeichnungen dieser kleinen Unterkiefer, so wird man zu der Überzeugung geführt, daß z. B. bei *Abderites* der große, an den Seitenwänden der Krone geriefte und mit einer Sägeschneide versehene, aus der Zahnreihe als funktioneller Einzelzahn förmlich herauspringende Zahn kein „Molar“ sein kann, d. h. nicht der bleibenden Serie der Backenzähne aus der ersten Dentition angehört, sondern daß es sich um einen Wechselzahn handelt, ebenso wie in dem großen Sägezahn einer rezenten Kängururatte. Unter „Molaren“ pflegen wir ja nur die Backenzähne der ersten

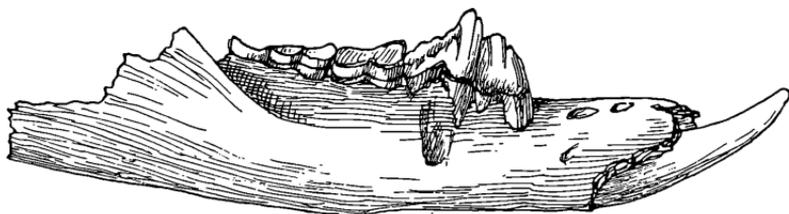


Abb. 14. *Paraberites bicrispatus* AMEGH. Untermiozän (Colpodonschichten) Patagoniens. Vergrößerung 3:1 (nach F. AMEGHINO).

Dentition zu verstehen, unter „Prämolaren“ die Ersatzzähne der unbrauchbar gewordenen vorderen Molaren der Milchdentition.

Wenn es sich also in dem großen Unterkieferzahn bei *Abderites* usw. um einen Backenzahn des Ersatzgebisses handelt, dann müssen wir ihn wohl als einen Prämolaren, aber nicht als den „ersten Molaren“ bezeichnen.

Freilich werden wir uns klar darüber sein müssen, daß diesem großen unteren Prämolaren im Unterkiefer der *Caenolestoidea* bzw. der *Abderitidae* ein Vorläufer vorausgegangen sein muß; da bei *Abderites*, *Paraberites* usw. hinter dem großen Prämolaren nach vollzogenem Zahnwechsel nur drei Molaren stehen, so ist wohl der erste Molar oder, wenn wir die AMEGHINOSCHE Zählung von sieben Backenzähnen annehmen, der vierte Backenzahn der ersten Dentition gewechselt und durch den großen Prämolaren ersetzt worden.

Bei dem rezenten *Caenolestes* wird nur ein Backenzahn in jeder Hälfte des Unterkiefers gewechselt, der dem Ersatzzahn der tertiären Polydolopiden entspricht. Er ist hier immer als ein „Prämolar“ angesprochen worden.

Allerdings wäre die Frage aufzuwerfen, ob es richtig ist, diesen Ersatzzahn als den vierten zu bezeichnen, da es ja bei den Marsupialiern nicht zu einem Wechsel der vorderen Molaren kommt.

Jedenfalls besteht nach dieser hier dargelegten Auffassung der Gebißkomponenten der *Caenolestoidea*, speziell bei den *Polydolopidae*, kein Grund, bei den *Caenolestoidea* einen in morphologischer Hinsicht grundverschiedenen Bau des Gebisses bei sonst gleichsinniger Funktion wie bei den zu den *Multituberculata* gehörenden *Plagiaulacoidea* anzunehmen.

Ein weiterer Konvergenzfall tritt uns auch noch im Rahmen der Primaten entgegen. In der im Alttertiär noch so bedeutsam entwickelten, in der Gegenwart aber nur mehr durch die Reliktengattung *Tarsius* repräsentierten Gruppe der *Tarsioidea* begegnen uns in den Gattungen *Carpodaptēs*⁵⁵ und *Carpolestes*⁵⁶ (*Tetoniidae*) aus dem oberen Paleozän Nordamerikas kleine Primaten, deren Unterkiefer einen besonders ver-



Abb. 15. Unterkieferfragment mit den Backenzähnen von *Carpolestes dubius* JEPSEN, aus dem oberen Paleozän von Wyoming (Big Sand Coulée Beds, Park County), von der Seite gesehen. Vergrößerung etwa 4,3:1 (nach G. L. JEPSEN, 1930).

größerten Prämolaren aufweist, der durchaus die gleiche Form besitzt und daher vermutlich seinerzeit auch die gleiche Funktion besaß wie die verschiedenen bisher besprochenen Vertreter des Sägezahngebißtypus, den ich nach der Gattung *Plagiaulax* als den „*Plagiaulax*typus“ bezeichnet habe^{57*} (Abb. 15).

Auch bei *Carpolestes* stehen vor dem großen unteren Sägezahn kleine, rudimentäre Prämolaren und hinter dem Sägezahn Molaren, die zum Zerkauen der Nahrung bestimmt waren, während der große Sägezahn des Unterkiefers, der keinen Antagonisten im Oberkiefer hatte, als Säge arbeitete, aber nicht als die untere Hälfte einer zweiteiligen Schere.

Somit können wir feststellen, daß der *Plagiaulax*typus in folgenden drei verschiedenen Säugetierstämmen zur Ausbildung gelangt ist, bei denen entweder nur ein einziger Zahn in jeder Unterkieferhälfte oder zwei zu einem Sägeapparat zusammengeschlossen sind:

* Eine adaptive, nicht phylogenetische Vorstufe von *Carpolestes* und *Carpodaptēs* stellt die Chiromyoidengattung *Phenacolemur* dar, die aus dem Paleozän und Untereozän Nordamerikas bekannt geworden und von W. D. MATTHEW beschrieben worden ist (A Revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. Part IV., Entelonychia, Primates, Insectivora (Part). — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 34, 479—482, Fig. 49 (1915). Die Profilinie der Kronenspitzen erinnert sehr an gewisse *Polydolopidae* Südamerikas. Ich habe (1931, l. c., S. 275) dazu bemerkt: „Dadurch entsteht ein Bild, wie wir es in extremer Form bei *Carpolestes* ausgebildet finden; merkwürdigerweise ist jedoch bis jetzt auf diese Ähnlichkeit, die sehr auffallend ist, noch niemals hingewiesen worden.“

Stämme	Beispiele	Vordere Stützen des Sägeapparats	Bestandteile des Sägeapparats
Multituberculata.			
<i>Plagiaulacoidea</i>			
<i>Plagiaulacidae</i>	<i>Plagiaulax</i> (Abb. 9)	P_2	$P_3 + P_4$
<i>Plagiaulacidae</i>	<i>Ctenacodon</i> (Abb. 11)	$P_1 + P_2$	$P_3 + P_4$
<i>Ptilodontidae</i>	<i>Ptilodus</i> (Abb. 10)	P_3	P_4
Marsupialia.			
<i>Caenolestoidea</i>			
<i>Polydolopidae</i>	<i>Polydolops</i> (Abb. 12)	P_3	P_4
<i>Caenolestidae</i>	<i>Parabderites</i> (Abb. 14)	—	$P_3 + P_4$
<i>Caenolestidae</i>	<i>Abderites</i> (Abb. 12, 13)	P_3	P_4
Primates.			
<i>Tarsioidea</i>			
<i>Tetoniidae</i>	<i>Carpolestes</i> (Abb. 15)	—	P_4

Dieser Sägeapparat stellt sich in seiner reinen, typischen Form als ein jederseits entweder von einem oder von zwei unteren Zähnen gebildetes Werkzeug dar, das sich schon durch das Vorhandensein einer sägeartig gezackten, halbkreisförmigen Schneide und gerieften Kronenwand bei konvexem Profil der Sägeschneide als eine Halbkreissäge erweist. Nur in jenen Fällen, in denen ein oder zwei obere Zähne als Gegenzähne mitarbeiten, wie bei *Polydolops*, fehlen die starken Riefen an der Innen- und Außenwand der Sägezähne, wie sie z. B. bei *Abderites* auftreten, und die Kronenwände sind glatt. Hier, bei *Polydolops*, wirken also die Zähne derart, daß es zu einer Kombination des Bettongiaprinzips mit dem Plagiaulaxprinzip gekommen ist. Trotzdem habe ich *Polydolops* noch mit Rücksicht auf das Vorhandensein einer gesägten Zahnschneide an den beiden vergrößerten Gegenzähnen des Ober- und Unterkiefers im Rahmen der Säugetiere des Plagiaulaxtypus belassen, weil die überwiegende Aufgabe dieser Scherensäge, wie man den Apparat von *Polydolops* nennen könnte, doch in der Sägefunktion gelegen war.

Die Aufgabe dieser Säge kann nur die gewesen sein, harte Pflanzenteile durchzusägen oder aufzubeißen. Das sind wahrscheinlich in den meisten Fällen Wurzeln gewesen, aber in vielen anderen Fällen dürfte es sich doch, wie schon GIDLEY bei der Erörterung der Frage nach der Funktion des Ptilodusgebisses vermutet hat, um Apparate zum Durchschneiden von harten Schalen fleischiger Früchte gehandelt haben.⁵⁸

Da aber bei *Plagiaulax* hinter den nur zu einer Schneidefunktion geeigneten, aber zum Zerreiben oder Zermahlen von Pflanzenteilen durchaus ungeeigneten Sägezähnen des Unterkiefers nur zwei sehr kleine Molaren standen, so werden wir auch hier wohl zu einer ähnlichen Schlußfolgerung gelangen müssen, wie wir sie im Falle von *Thylacoleo* ziehen

mußten und werden daher annehmen dürfen, daß dieses Gebiß von *Plagiaulax* nur dafür geeignet war, hartschalige Früchte mit weichem Innenfleisch zu zerschneiden, das ohne weitere Zerkleinerung verschluckt werden konnte.

G. G. SIMPSON hat in seiner Studie⁵⁹ darauf hingewiesen, daß MATTHEW und GRANGER in ihrer Abhandlung über die von ihnen zuerst beschriebene Gattung *Carpodactes* (l. c., 1921) diesen Namen mit Rücksicht auf die vermutliche Nahrungsweise dieses Primaten gewählt hatten. "This inference", sagt SIMPSON (l. c. 1933, S. 106), "seems quite justified, except that analogy would suggest that the shearing premolars were adapted for fruits with fibrous integuments and probably that bark and roots were other possible food sources."

SIMPSON hielt dafür, daß *Carpodactes* und *Carpolestes* ebenso wie die analog angepaßten Gattungen aus dem Kreise der *Plagiaulacoidea* eine andere Nahrungsweise wie die Känguruhratten hatten und daß ihre Nahrung vorwiegend aus Früchten bestand. SIMPSON wandte sich gegen meine Auffassung, daß *Carpodactes* und *Carpolestes* terrestrische Primaten gewesen sein dürften, ging aber auf den von mir durchgeführten Vergleich mit den terrestrischen Pavianen nicht weiter ein.

Soweit ich sehe, stimmen bis jetzt alle Forscher, die sich mit diesem Problem der Nahrungsweise der Tarsioidengattungen *Carpolestes* und *Carpodactes* beschäftigten, darin überein, daß die Nahrung dieser Primaten aus Früchten bestanden haben dürfte. Solche Früchte müssen nicht notwendigerweise Baumfrüchte gewesen sein, was z. B. die Nahrung der zu den Primaten gehörenden Gattungen *Carpodactes* und *Carpolestes* betrifft. Wir haben bei dem Bärenpavian (Abb. 8) ein Beispiel dafür, daß es zur Ausbildung eines sehr merkwürdigen Apparats im Vordergebiß gekommen ist, der im Unterkiefer aus dem eine obere scharfe Schneide tragenden, vergrößerten vorderen der beiden Prämolaren (dem dritten Prämolaren), aber nicht mehr aus dem unteren Eckzahn besteht, der sonst mit dem oberen Eckzahn zusammenarbeitet. Dieser südafrikanische Pavian (*Papio porcarius* BODD.) ist ein ausgesprochenes Erdtier, dessen Hauptnahrung in den Zwiebeln von Iridaceen, Orchidaceen und Liliaceen besteht. Wir werden daher auch daran denken dürfen, daß die beiden Gattungen *Carpolestes* und *Carpodactes* aus dem Kreise der *Tarsioides* ihre Nahrung nicht auf den Bäumen, sondern auf der Erde gesucht haben können und vielleicht weist uns eben die Nahrungsweise der Paviane in Verbindung mit der Spezialisierung ihres Vordergebisses den Weg zur Erklärung der Funktion des Sägeapparats bei den Vertretern des *Plagiaulax*-typus.

Jedenfalls werden wir, trotz der in den Anfangsstadien noch nicht so stark ausgesprochenen Differenzen zwischen den durch *Thylacoleo* einerseits und *Plagiaulax* andererseits vertretenen Gebißtypen, diese

beiden Typen getrennt halten müssen. Der *Thylacoleotypus* ist in seiner extremen Form ein Gebißtyp, der eine ausgesprochene Schere mit zwei funktionell gleichwertigen Scherenhälften bildet, während wir bei *Plagiaulax* einen Apparat vor uns haben, der in seiner extremen Form eine ausgesprochene Sägefunktion ausführt, bei der nur die Halbkreissäge des Unterkiefer arbeitet, die keinen ausgesprochenen Antagonisten im Oberkiefer besitzt. Die vorderen Backenzähne des Oberkiefers dienen beim *Plagiaulax*typus wahrscheinlich in erster Linie zum Festhalten der zu durchschneidenden Pflanzenteile, ebenso wie die in manchen Fällen noch vorhandenen kleinen, fast hinfälligen Zähne im Unterkiefer zwischen dem Sägeapparat und dem großen Schneidezahn bei mehreren südamerikanischen *Caenolestiden* der Miozänzeit.

Trotz der ausgesprochenen Verschiedenheiten in der extremen Ausbildungsform des *Plagiaulax*typus einerseits und des *Thylacoleotypus* andererseits möchte ich die Vertreter der südamerikanischen *Polydolopiden* mit der Gattung *Polydolops* selbst noch im Rahmen der Formen des *Plagiaulax*typus stehenlassen. Es gab zweifellos gewisse Verschiedenheiten in der Ausbildungsform des Sägeapparats, aber *Polydolops* nähert sich doch weit mehr dem *Plagiaulax*typus als dem durch die Känguruhatten und *Thylacoleo* repräsentierten Typus.

Da nunmehr die Känguruhatten aus dem Kreise der im *Plagiaulax*typus zusammengefaßten Formen entfernt und dem *Thylacoleotypus* angegliedert erscheinen, so haben wir keine rezenten Vertreter des *Plagiaulax*typus mehr. Bis zu einem gewissen Grade zeigen uns freilich die Känguruhatten den Weg, auf dem das *Plagiaulax*gebiß entstanden sein dürfte, wenn sich auch später die Spezialisationsrichtungen getrennt haben.

7. *Stehlinella*.

Im Jahre 1895 sammelte O. A. PETERSON in den ober-eozänen Uinta Beds von Utah einen Schieferblock, der zahlreiche Reste von kleinen Nagetieren und anderen kleinen Säugetieren sowie kleine Reptilienknochen enthielt. Erst 1921 machte W. D. MATTHEW einen in diesem Block aufgefundenen, stark zerbrochenen Schädel unter dem Namen *Stehlinius* (später in „*Stehlinella*“ umgeändert) *wintensis* bekannt.⁶⁰

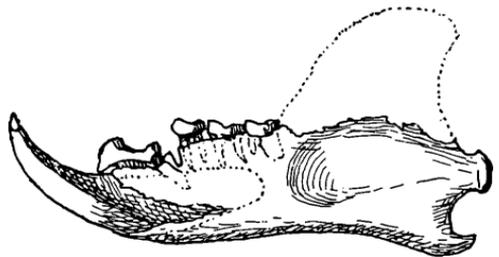


Abb. 16. Unterkiefer von *Stehlinella wintensis* MATTHEW aus dem Obereozän (Uinta) des Uinta Basin, Utah. Vergr. Nach neueren Untersuchungen des von O. A. PETERSON (1895) aufgefundenen Originals ist hinter dem vergrößerten P_3 noch die Alveole eines kleinen hinfälligen Zahnes vorhanden, die von MATTHEW übersehen worden war. Sie wird jetzt als die Alveole eines P_4 gedeutet (nach GLENN L. JEPSEN, 1934).

Im Jahre 1934 beschrieb GLENN L. JEPSEN aus den unteroligozänen Chadron Beds vom Big Corral Draw, unweit von Scenic, Süddakota, einen gut erhaltenen Schädel samt Unterkiefer eines kleinen Säugetiers, das sich mit *Stehlinella* als nahe verwandt erwies. Bei dieser Gelegenheit konnte JEPSEN auch verschiedene Ungenauigkeiten der ersten Beschreibung von *Stehlinella* richtigstellen⁶¹ (Abb. 16).

Die Reste aus den Chadron Beds nannte G. L. JEPSEN *Sinclairiella dakotensis* und stellte die Gattung zusammen mit *Stehlinella* in die von MATTHEW 1909 errichtete Familie der *Apatemyidae*, deren Zugehörigkeit noch immer nicht einwandfrei sichersteht. Während einige die *Apatemyidae* zu den Primaten stellen und diese Familie sogar mit den *Plesiadapidae* vereinigen, die gegenwärtig meist als eine Gruppe der *Chiromyioidea* angesehen werden, betrachten andere die *Apatemyidae*, wie dies MATTHEW vor langer Zeit getan hat, als eine Gruppe der Insektivoren, wohin ja so oft Formenkreise gestellt worden sind, mit denen man im System nichts Rechtes anzufangen wußte.

MATTHEW hatte in *Stehlinella* einen Parallellfall mit den *Plagiaulacidae* gesehen;⁶² in der Tat ist ja eine Parallele insofern gegeben, als in beiden Fällen eine ungewöhnliche Vergrößerung eines unteren Prämolaren vorliegt, der, wie ja auch aus der Form des unteren großen Inzisiven mit seinem auf die Vorderseite des Zahnes beschränkten Schmelzband und aus der Beschaffenheit der Backenzähne hervorgeht, irgendwie zur Zerkleinerung von Pflanzenteilen gedient haben muß. Wie bei *Plagiaulax* usw. scheint aber der Apparat des Unterkiefers, der aus dem eigenartig spezialisierten dritten Prämolaren besteht (MATTHEW hatte ihn für den vierten gehalten, da er die für die Wurzel des vierten Prämolaren bestimmte Alveole übersehen hatte, wie JEPSEN festgestellt hat), keinen eigentlichen Antagonisten im Oberkiefer gehabt zu haben, denn die Kronen der beiden vorderen Backenzähne sind kegelförmig und keinesfalls als die obere Hälfte einer Schere zu betrachten, deren untere von dem dritten Prämolaren gebildet würde. Dieser hat eine scharfe, kammartige Schneide, die einen tiefen Ausschnitt zeigt, der dazu gedient haben dürfte, eine quer über den Unterkiefer gelegte Pflanzenwurzel nicht nur festzuhalten, sondern auch mit einem ruckartigen Biß durchzureißen, so daß man seine Funktion als die einer Reißschere bezeichnen könnte.

Würde dieser Zahn ein nach oben konvexes Profil aufweisen, und wäre er überdies mit einer gesägten Schneide sowie mit seitlichen Riefen versehen wie die unteren Prämolaren des *Plagiaulax*typus, so müßte man *Stehlinella* und die ihr nahestehende Gattung *Sinclairiella* als Vertreter desselben betrachten; so aber handelt es sich eher um einen Apparat, der mit dem der Paviane größere Ähnlichkeit besitzt als mit jenem von *Plagiaulax* und den übrigen gleichsinnig gestalteten Vertretern des *Plagiaulax*typus.

Wenn wir uns die Frage vorlegen, wie wir uns die Vorstufe des durch die Gattungen *Stehlinella* und *Sinclairiella* vertretenen Gebißtypus vorzustellen haben, so finden wir sie bei einem anderen Chiromyoiden aus dem Untereozän von Wyoming, der von JEPSEN⁶³ als *Teilhardella chardini* beschrieben worden ist. Obzwar der vorliegende Unterkieferrest sehr mangelhaft erhalten ist, zeigt er doch neben der für die *Plesiadapidae* kennzeichnenden sehr schrägen Stellung des großen Inzisiven vor allem die bemerkenswerte Schrägstellung der Achse des dritten Prämolaren, der allem Anschein nach der Oberseite des Schneidezahnes, ähnlich wie bei *Stehlinella* (nach der Darstellung von W. D. MATTHEW), aufruchte, worauf ich schon früher⁶⁴ aufmerksam gemacht habe.

8. Chiromys.

Auf den ersten Blick scheint das Vordergebiß von *Chiromys*, dem madagassischen „Fingertier“, nach dem Typus des simplizidentaten Rodentiergebisses gebaut zu sein. Dafür würde auch die Tatsache

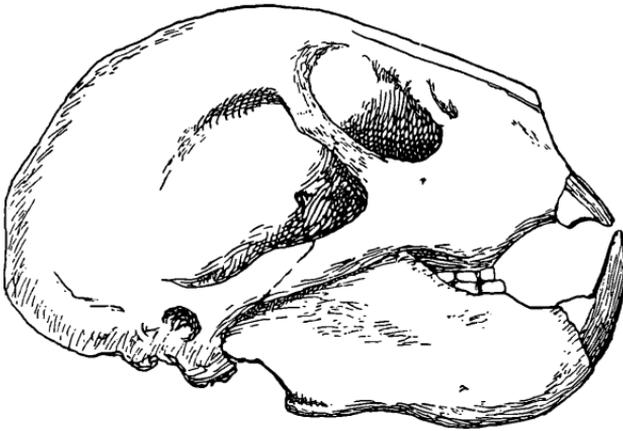


Abb. 17. *Chiromys madagascariensis* GMEL., Schädel von rechts gesehen. Nach einer von W. K. GREGORY veröffentlichten Photographie umgezeichnet.

sprechen, daß der Schmelzbelag der großen, bogenförmig gekrümmten Zähne des Vordergebisses nur auf die Vorderseite derselben beschränkt ist und daß diese Zähne ein permanentes Wachstum mit offener Pulpa aufweisen.

Indessen zeigt eine genauere Betrachtung der beiden großen Zahnpaare des Vordergebisses von *Chiromys*, daß es sich bei der Funktion der Vorderzähne nicht um ein Nagen, sondern nur um ein Beißen handeln kann. Der Gelenkkopf des Unterkiefers verläuft nicht in einer longitudinalen Rinne des Squamosums wie bei den simplizidentaten Nagern, bei denen der Unterkiefer bei der Nagefunktion eine antero-posteriore

(propalinal) Bewegung ausführt. Diese Bewegung beim Nagen, z. B. eines Eichhörnchens, hat zur Folge, daß der untere Nagezahn einmal vor, das andere Mal hinter dem oberen Schneidezahn angreift. Dadurch entstehen sowohl am unteren als auch am oberen Nagezahn die Abnutzungsflächen an den Hinterseiten der Zahnkronen, die frei von Email sind und daher rascher abgenutzt werden als die schmelzbelegten Vorderflächen der oberen und unteren Nagezähne.

Hingegen ist bei *Chiromys*, dessen Unterkiefergelenk keine antero-posteriore Bewegung ausführen kann, kein Zusammenschluß der oberen und unteren Vorderzähne in derselben Weise wie bei den simplizidentaten Rodentiern möglich; das führt dazu, daß die einander zugekehrten Abnutzungsflächen der oberen und unteren Vorderzähne eine ganz andere Lage und Form zeigen als bei den Nagetieren (Abb. 17).

Freilich liegen auch bei *Chiromys* die Abnutzungsflächen der miteinander arbeitenden Vorderzähne auf der Hinterseite derselben und der Schmelzbelag ist ebenso wie bei den simplizidentaten Nagetieren auf die Vorderseite der Schneidezähne beschränkt, aber bei genauerer Betrachtung sieht man, daß die zugeschärften Schneiden der Inzisiven von *Chiromys* genau aufeinander passen wie die Schneiden einer Beißzange: und das ist offenbar die Funktion dieser Zähne. Wir wissen, wie *Chiromys* die Rinde von Pflanzenstengeln oder von Ästen abbeißt, um entweder zu dem Mark der Stengel oder zu den in Stengeln und Ästen lebenden Insektenlarven zu gelangen. Bei einem Abzwicken oder Aufzwicken von Rindenstücken müssen dieselben allmählich auf der Hinterseite der Beißzangenhälften Abschleifungen hervorbringen, wie wir sie an den Vorderzähnen alter Individuen des madagassischen Fingertiers beobachten können.

Die Backenzähne von *Chiromys* sind stark zurückgebildet. Das hängt damit zusammen, daß dieser eigenartig spezialisierte Primate besonders das Mark des Zuckerrohrs verzehrt, ebenso das des Bambusrohrs, zu dem er gelangt, indem er die harte Rinde mit den scharfen Zähnen anbeißt und abschält. Ebenso beißt er die Rinde von Ästen durch, die von Insektenlarven bewohnt werden; diese holt er mit den enorm verlängerten, sehr dünn gewordenen dritten Fingern heraus, nachdem er mit diesen das Vorhandensein von Larven durch Auskultieren der Äste sichergestellt hat.

Die Form, Stellung und Krümmung der beiden Vorderzahnpaare von *Chiromys* ist so sehr verschieden von den Vorderzähnen einer *Bettongia*, von *Thylacoleo*, *Diprotodon* usw., aber auch von der Form und Stellung der Nagezähne bei den simplizidentaten Rodentiern, daß es klar sein muß, daß es sich hier um verschiedene Gebißfunktionen handelt.

Den Gebißtypus von *Chiromys* werden wir jedoch eher mit dem Vordergebiß der duplizidentaten Nager, also z. B. der Hasen, vergleichen

dürfen. Wir pflegen gewöhnlich von einem „Nagergebiss“ im allgemeinen zu reden, aber das ist aus dem Grunde unrichtig, weil das Hasengebiss (als Beispiel des Vordergebisses der duplizidentaten Rodentier) etwas durchaus anderes ist als das Bibergebiss (als Beispiel des Vordergebisses der simplizidentaten Rodentier).

Das Nagen geschieht bei den duplizidentaten Nagern in einer Weise, die in gewissen Beziehungen mit den Kieferbewegungen der *Phalangeridae* Ähnlichkeiten aufweist. In beiden Fällen besteht die Möglichkeit, die beiden in der Mittellinie nicht verwachsenden, also keine Symphyse bildenden Unterkieferhälften durch die Kontraktion des *Musculus transversus mandibulae* (Abb. 4) so zu spreizen, daß die Achsen der beiden Schneidezähne des Unterkiefers divergieren und die Spitzen der Inzisiven voneinander entfernt werden. In beiden Stämmen ist es auch zu der Entwicklung eines *Musculus orbicularis oris* gekommen.

Im Zusammenhang mit diesem Verhalten steht auch die sehr verschiedene Ausbildung des Gelenkkopfes des Unterkiefers bei den simplizidentaten Nagetieren einerseits und den duplizidentaten Nagetieren andererseits. Bei den ersteren ist der Unterkiefercondylus eine lange, halbzyllindrische Rolle, die eine antero-posteriore Bewegung ausführen kann, während bei den duplizidentaten Nagern der Gelenkkopf nur eine sehr beschränkte Gleitbewegung nach vorne auszuführen vermag. Im weiteren Zusammenhang damit steht übrigens auch die verschiedene Ausbildung des *Masseter* in beiden Gruppen.

Es wird sich daher doch einmal empfehlen, überhaupt nicht mehr von einem „Nagergebiss“ im allgemeinen zu sprechen, sondern entweder von einem „Hasengebissstypus“ (Funktion einer Beißzange) oder von einem „Bibergebissstypus“, wie ich ihn nennen möchte (Funktion eines Scherenhobels, wobei die obere Hälfte dieses Werkzeuges hauptsächlich das Widerlager für den die Hauptarbeit leistenden unteren Kehlhobel darstellt, mit dem der untere Nagezahn von THILO KRUMBACH verglichen worden ist).

Der Vorderabschnitt des *Chiromysgebisses* entspricht also am ehesten dem Hasentypus. Seine Funktion ist die einer Beißzange mit scharfen Rändern. Es ist etwas ganz anderes als das Meißelgebiss, von dem früher die Rede war.

Das Meißelgebiss bei den *Notoungulaten* ist aus einem nicht differenzierten Gebiss hervorgegangen, das dadurch gekennzeichnet war, daß das Vordergebiss ohne scharfen Gegensatz in das Hintergebiss überging, wie es im Rahmen der *Ungulaten* sonst in gleichem Maße nur bei den nordamerikanischen *Oreodontiden* und den südamerikanischen *Litopterna* zu beobachten ist. Wahrscheinlich ist die Nahrung in allen Fällen eine ähnliche gewesen.⁶⁵ Wir wissen, daß der Lebensraum der oligozänen *Oreodontiden*⁶⁶ von den weiten Inundationsebenen von Flüssen gebildet

wurde, die durch eine Landschaft zogen, wie sie heute etwa durch die Flußgebiete des Rio Grande oder des Rio Colorado in den südwestlichen Staaten der nordamerikanischen Union gekennzeichnet wird. Die Halbwüstenvegetation hat sich in diesen Gebieten mit ihren charakteristischen Buschpflanzen und Kräutern seit der Tertiärzeit zwar da und dort verschoben, aber nicht mehr durchgreifend verändert, so daß wir uns eine halbwegs befriedigende Vorstellung von dem Weidegebiete der Oreodontiden zu machen imstande sind. Ebenso werden wir uns auch ein Bild von der Vegetation der Lebensräume machen dürfen, in denen die südamerikanischen Notoungulaten lebten. Es handelte sich auch hier kaum um dichte, geschlossene Wälder, sondern um weite Grasebenen und halbwüstenartige Landstriche. Die auffallend häufige Vergrößerung der Gehörregion bei sehr vielen, ja bei den meisten dieser südamerikanischen Notoungulaten sowie die Länge des Meatus auditorius externus, besonders aber die Entwicklung einer großen Bulla, beweisen neben dem Gesamtcharakter des Gebisses, daß die Herden der Notoungulaten in einer halbwüstenartigen Steppe gelebt haben.

So erklärt sich auch, daß im Laufe der Zeiträume, in denen sich die Geschichte der südamerikanischen Huftiere in der Tertiärzeit und Pliozänzeit abspielte, das Vordergebiß vieler Notoungulatenstämme eine große Ähnlichkeit mit dem Vordergebiß der diprotodonten Marsupialier erhielt, die sich ja auch größtenteils in Halbwüsten und Steppen entwickelt haben. Daraus erklären sich weiter die vielen, früher für Beweise einer engeren Verwandtschaft gehaltenen konvergenten Anpassungserscheinungen, die zwischen gewissen australischen Beuteltieren und den südamerikanischen Notoungulaten bestehen. Das Meißelgebiß der Notoungulaten, wie es in so vielen Stämmen derselben auftritt, ist nicht von einem schon bei den diprotodonten Marsupialiern vorhandenen unmittelbar abzuleiten, sondern ist, wie die primitiven Vertreter der Notoungulaten einwandfrei dartun, von einem vollzähligen, aber noch nicht differenzierten Gebiß abzuleiten, das erst sekundär im Bereiche des Vordergebisses auf konvergentem Wege den Charakter des diprotodonten Marsupialiergebisses erhalten hat. Daß diese Entwicklung ganz unabhängig erfolgt ist, geht ja aus einer großen Zahl anderer Merkmale hervor, ganz abgesehen von dem durchaus verschiedenen Charakter des Backenzahnabschnittes bei den diprotodonten Marsupialiern einerseits und den Notoungulaten andererseits.

In welchen Lebensräumen die Nager entstanden sind, wissen wir nicht, aber da sich die Hauptfülle aller rezenten Nager in trockenen Steppengebieten findet, so ist es wahrscheinlich, daß solche Räume die ursprünglichen Entstehungsgebiete der Nager gewesen sind. Freilich sind viele Nagerstämme sekundär zu anderen Lebensgewohnheiten übergegangen, aber diese treten doch gegenüber den von den Rodentiern

heute und wie es scheint seit jeher bevorzugten Lebensweisen weit zurück.

9. Pyrotherium.

Unter den vielen merkwürdigen Säugetieren, die im Tertiär und im Plistozän Südamerikas gelebt haben, gehört das elefantengroße *Pyrotherium* aus dem Oberoligozän Patagoniens (Deseadoformation) zu den eigenartigsten.^{67*} (Abb. 18).

Ich habe vor einigen Jahren folgendes über die systematische Stellung von *Pyrotherium* geschrieben:⁶⁸

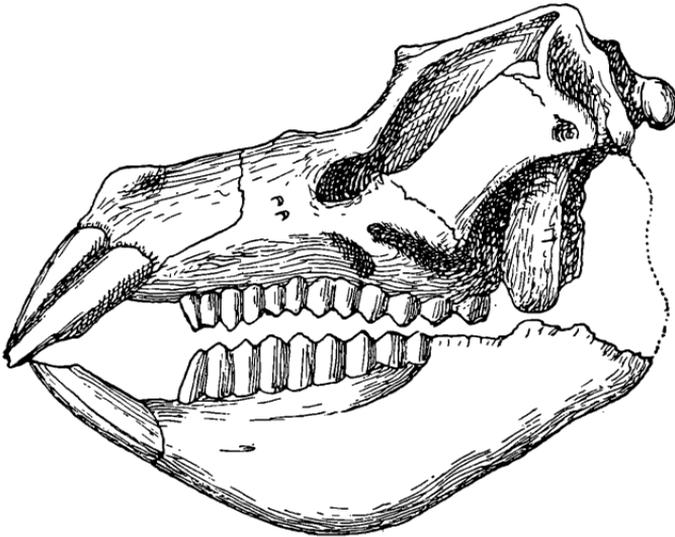


Abb. 18. *Pyrotherium sorondoi* AMEGHINO, aus dem Oberoligozän (Deseadoformation) von Chico del Chubut, West von Puerto Visser, Patagonien. — Schädellänge (vom I^1 bis zum Condylus gemessen) 72 cm (nach F. B. LOOMIS, 1914).

„F. B. LOOMIS hat vor vielen Jahren zwei Schädel, darunter einen nahezu vollständigen, in Patagonien ausgegraben und beschrieben, aber die von verschiedenen Forschern ausgesprochenen Urteile über die systematische Stellung im Rahmen der Säugetiere halte ich noch immer für nicht genügend begründet. Noch immer wird diese Gattung mit den übrigen in ihre engere Verwandtschaft gehörenden Gattungen, deren älteste aus dem Untereozän Patagoniens bekannt sind, als die Gruppe der *Pyrotheria* zwischen die Notoungulaten und die *Litopterna* in das System der Säugetiere eingereiht; aber ich bin keineswegs davon überzeugt, daß diese Stellung den wirklichen Verwandtschaftsverhältnissen auch nur annähernd entspricht.

* Ich hatte Gelegenheit, die Originale in der Sammlung der Universität Amherst, Mass., 1925 zu studieren.

Pyrotherium hatte Backenzähne von demselben Typus wie das australische Beuteltier *Diprotodon* oder das europäische vorzeitliche Rüsseltier *Dinotherium*. Daher hatte man auch bei den ersten Funden von Kieferresten mit Backenzähnen daran gedacht, in Südamerika einen Verwandten der Dinotherien entdeckt zu haben, und man ist auch später vielfach von der Vorstellung einer Verwandtschaft der Pyrotherien mit den Rüsseltieren nicht losgekommen, was aber durchaus unberechtigt ist. Der Bau des Schädels macht es freilich wahrscheinlich, daß *Pyrotherium* einen Rüssel besessen hat. Das reicht aber nicht aus, um die Annahme einer Verwandtschaft mit den Rüsseltieren zu begründen. Viel wahrscheinlicher ist es, daß LYDEKKER im Recht war, der schon vor langer Zeit die Pyrotherien aus dem Verbands der höheren (plazentalen) Säugetiere gänzlich losgelöst hat.“

Die unteren Schneidezähne — es ist beiderseits nur der untere I² vorhanden — stehen in einem fast rechten Winkel mit den oberen Schneidezähnen (I¹ und I²) derart in Wechselwirkung, daß sowohl die Hinterseite der oberen wie die der unteren Schneidezähne eine schräge Abnutzungsfäche aufweist. Die gleiche Art der Schneidezahnabnutzung ist bei dem mitteleozänen merkwürdigen *Tillotherium* aus den Bridger Beds Nordamerikas zu beobachten, einem bärengroßen Säugetier mit Nagezähnen, das aber zu den Insektenfressern gestellt zu werden pflegt.

Eine solche Abnutzung ist bei einer Zahnstellung verständlich, wie sie z. B. der Notoungulate *Toxodon* aus dem Pliozän Südamerikas aufweist, bei dem die Achsen der unteren und oberen Schneidezähne miteinander einen Winkel von fast 90° einschließen; sie ist auch verständlich bei einem anderen Notoungulaten aus der Unterordnung der *Typotheria*, *Hegetotherium* aus dem Miozän (Santa Cruz-Schichten) Patagoniens, aber sie kann mit der von LOOMIS gegebenen Rekonstruktion des Schädels und Unterkiefers nicht in Einklang gebracht werden, weil sonst der Gelenkkopf des Unterkiefers von *Pyrotherium* die Form einer längsgestellten Rolle haben müßte, was aber nicht der Fall ist. Diese Beziehungen zwischen oberer und unterer Hälfte des Vordergebisses von *Pyrotherium* erscheinen daher einstweilen ungeklärt.

LOOMIS hebt ausdrücklich die nagerartige Art der Abschleifung der Hinterseite der Schneidezähne von *Pyrotherium* hervor, die ohne Ausnahme (d. h. sowohl die oberen als auch die unteren) nur auf der Vorderseite eine Schmelzlage besitzen und deren Wachstum ein dauerndes war, da die Wurzelenden nicht geschlossen sind.

Soweit sich aus den bisher vorliegenden Resten von *Pyrotherium* ein Urteil gewinnen läßt, muß die Gebißfunktion von *Pyrotherium* ähnlich wie die des australischen *Diprotodon* gewesen sein. Allerdings besteht bei *Pyrotherium* im Obergebiß eine sonst überhaupt nicht beobachtete Eigentümlichkeit: die beiden Backenzahnreihen nähern sich

einander so sehr, daß zwischen den beiden Mahl Zahnreihen des Oberkiefers ein nach vorne sich immer mehr verschmälernder Raum des freien Gaumens übrigbleibt, der in seinem breitesten Teile am Hinterende der Zahnreihen nicht breiter ist als die halbe Breite des letzten oberen Molaren. Daraus ergibt sich, daß das obere Mahlgebiß eine nahezu einheitliche riesige Reibfläche darstellt, eine Spezialisierung, die sonst unbekannt ist und höchstens mit den Sirenen in funktioneller Hinsicht verglichen werden kann.

Aus welcher Art von Pflanzen die Nahrung dieses Tieres bestanden hat, ist einstweilen schwer zu sagen, aber sie dürfte aus verhältnismäßig harten Pflanzen und Pflanzenteilen, vielleicht aus Wurzelstücken bestanden haben, wenn nicht Gramineen als ein wesentlicher Bestandteil des Futters anzunehmen sind. Daß *Pyrotherium* einen wenn auch nicht sehr langen, dafür aber fleischigen, dicken Rüssel besessen haben muß, geht aus der Lage der Nasenöffnung mit Sicherheit hervor.

Ich halte es für wahrscheinlich, daß *Pyrotherium* in einem Lebensraum heimisch gewesen ist, der dem der südamerikanischen Notoungulaten oder dem der australischen Diprotodonten oder dem der nordamerikanischen Oreodontiden in den Grundzügen ähnlich war. Es wird sich um weite wüstenartige oder halbwüstenartige Gebiete gehandelt haben, die mit dürrtiger Buschvegetation und mit Kakteen bewachsen gewesen sind. Ich vermag aus der Analyse der verschiedenen uns bekannten Skeletteile und aus dem Gebißcharakter von *Pyrotherium* keine Anhaltspunkte dafür zu gewinnen, daß wir den Lebensraum dieser großen plumpen Tiere in Sümpfen oder Seen suchen müssen.

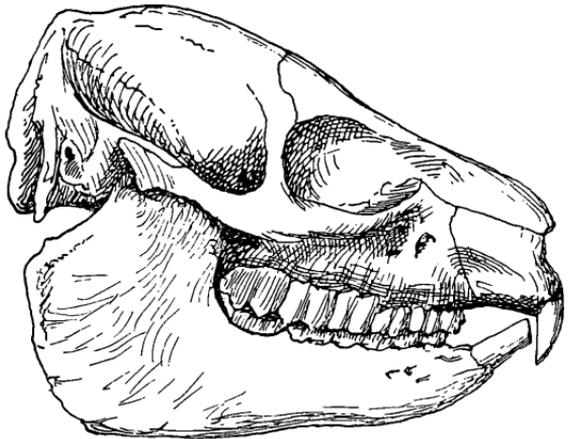


Abb. 19. *Procavia capensis* PALL. Südafrika.

10. Phiomia.

Unter den vielen verschiedenen Säugetierstämmen, deren Vordergebisse die mannigfaltigsten Spezialisierungen infolge sehr verschiedener Funktion erfahren haben, stehen an Vielgestaltigkeit die Proboscidier an weitaus erster Stelle.

Ursprünglich haben auch die Proboscidier kein so hoch differenziertes Gebiß besessen, wie es die extremen Endstadien der verschiedenen

divergent entwickelten Stammesreihen dieser Subungulatengruppe aufweisen. Aber schon frühzeitig, bei den uns einstweilen noch immer nicht bekannten unmittelbaren Vorfahren der Proboscidier, müssen sich Verhältnisse im Vordergebiß eingestellt haben, die in der Hauptsache mit den Zuständen des diprotodonten Marsupialiergebisses übereingestimmt haben dürften. Diese Zustände des Vordergebisses gehen aus dem Verhalten der Inzisiven bei *Procavia* (Abb. 19) aus der Gruppe der *Hyracoida* und bei *Moeritherium* (Abb. 20) und *Phiomia* (Abb. 21) aus dem Stamme der Proboscidier hervor. Die genannten Gattungen sind freilich hinsichtlich der Beschaffenheit des Vordergebisses nicht die primitivsten

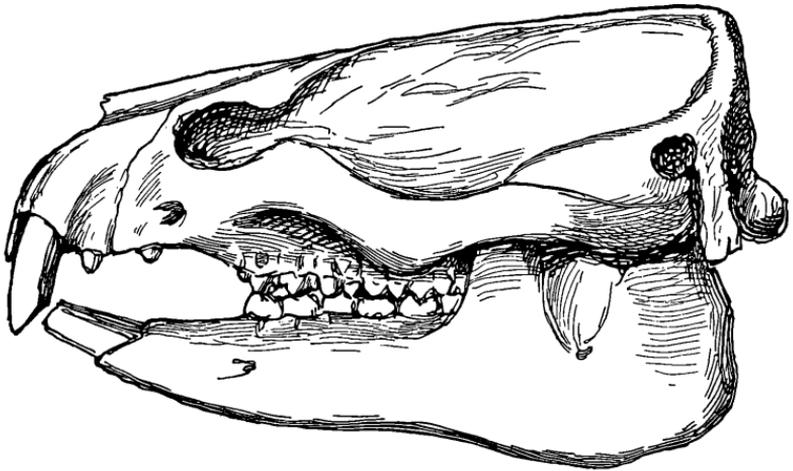


Abb. 20. Neuer Rekonstruktionsversuch von *Moeritherium trigonodon* ANDREWS, aus dem Unteroligozän (fluviomarine Schichten) des Fayum, Ägypten. Die Schädelänge (Vorderteil des der Rekonstruktion zugrunde liegenden Schädels nach anderen Stücken ergänzt) betrug ungefähr 30 cm.

Subungulaten. Die Saghatheriiden aus den unteroligozänen, fluviomارين Schichten des Fayum in Ägypten haben noch ein durchaus primitives, etwa an ein primitives Notoungulatengebiß erinnerndes Vordergebiß; hingegen ist bei der rezenten Gattung *Procavia* das Vordergebiß zwar eigenartig spezialisiert, ohne daß es jedoch hier zu besonderen Vergrößerungen der Vorderzähne gekommen wäre.

Im bleibenden Gebiß von *Procavia* (Abb. 19) ist nach MAX WEBER⁶⁹ im Zwischenkiefer nur ein großer, halbkreisförmig gebogener Schneidezahn mit offen bleibender Pulpa vorhanden, der eine so große Ähnlichkeit mit der Seitenansicht eines Rodentierzahnes hat, daß man daran gedacht hatte, die Klippschliefer den Nagetieren einzureihen. Indessen ist dieser Schneidezahn dadurch gekennzeichnet, daß er dreikantig ist; die beiden in einer scharfen Vorderkante zusammenstoßenden Vorderflächen tragen eine Emaillage, während die hintere Längsfläche schmelz-

los ist. Bei der Abnutzung erhält dieser Zahn eine scharfe Spitze, ist also durchaus anders gestaltet als der obere Schneidezahn eines Rodentiers. Beim Männchen ist er stärker ausgebildet als beim Weibchen und spielt daher zweifelsohne eine Rolle als sekundäres Geschlechtsmerkmal.

Übrigens wird der obere Schneidezahn gar nicht zum Nagen gebraucht, sondern wird zusammen mit den horizontal nach vorne gerichteten zwei Schneidezähnen des Unterkiefers zum Abschneiden von Kräutern und Gräsern verwendet. Es liegt also eine eigenartige Modifikation des

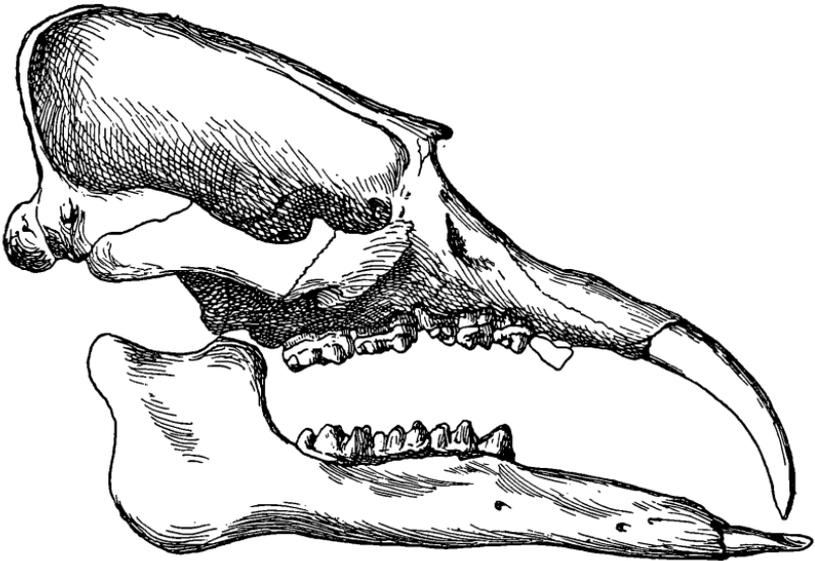


Abb. 21. Rekonstruktion von *Phiomia* aus dem Unteroligozän des Fayum, Ägypten. Kombiniert: Schädel von *Phiomia minor* (Am. Mus. Nat. Hist., Nr. 13448), oberer Stoßzahn derselben Art (ebenda, 13467) und der Unterkiefer von *Phiomia wintoni* (ebenda, 13470), alle aus dem Unteroligozän des Fayum, Ägypten, stark verkleinert (nach HENRY FAIRFIELD OSBORN).

Gebisses vom Diprotodontypus vor, nicht aber ein Nagergebiß. Die Herausbildung des permanenten Wachstums des oberen Schneidezahnes von *Procavia* im Gegensatz zu dem Vorhandensein geschlossener Wurzeln bei den beiden unteren Inzisiven beweist übrigens, daß im Vordergebiß die oberen Schneidezähne wichtiger sind und mehr zu leisten haben als die unteren Inzisiven. Die Funktion des Klippschliefergebisses ist leider bis jetzt noch nicht genau untersucht worden.

Bei der bereits aus dem Obereozän bekannten, im Unteroligozän Ägyptens häufigeren Gattung *Moeritherium*,⁷⁰ dem ältesten bis jetzt bekannten Proboscidiar, ist das Vordergebiß in ausgesprochen diprotodontem Typus spezialisiert, und obwohl es jetzt als feststehend zu betrachten ist, daß *Moeritherium* nicht als eine Ahnenform der übrigen Probosci-

dier anzusprechen ist, sondern den Vertreter eines blind endigenden Seitenzweiges der Proboscidier darstellt, so ist doch das Auftreten des diprotodonten Typus des Vordergebisses bei *Moeritherium* deswegen von Bedeutung, weil das Gebiß der echten *Mastodontoidea*, die mit den Gattungen *Phiomia* und *Palaeomastodon* gleichfalls schon im Unteroligozän des Fayum erscheinen, unverkennbar auf eine diprotodonte Vorstufe zurückzuführen ist.

Die vergleichende Untersuchung des oberen Schneidezahnes (I²) von *Moeritherium*, *Phiomia* und (?) *Palaeomastodon* zeigt, daß in diesen drei Fällen der obere Zahn ebenso wie bei *Procavia* keine geradegestreckte, sondern eine halbkreisförmig gebogene Wurzel besitzt. Der Weg zur Herausbildung des oberen „Stoßzahnes“ der Proboscidier scheint also in seinen Anfängen derselbe gewesen zu sein wie er uns noch heute in der Klippschliefergattung *Procavia* entgegentritt. Die ersten Abbildungen und Rekonstruktionen des Schädels von *Moeritherium* hatten zu der Vorstellung geführt, daß der größere der beiden oberen Schneidezähne kein halbkreisförmiges Profil besaß. Erst durch die von H. MATSUMOTO⁷¹ veröffentlichten Abbildungen mußte es klar werden, daß auch bei *Moeritherium* das Profil der beiden oberen Inzisiven dasselbe war wie bei der rezenten *Procavia*.

Sehr frühzeitig in der Geschichte der Proboscidier ist die Funktion des Vordergebisses von der noch bei *Procavia* vorhandenen abgeändert worden. Sowohl bei *Phiomia* als auch bei *Palaeomastodon* sind die unteren Schneidezähne bekannt, aber nur von *Phiomia* auch die oberen; aus dem gleichartigen Charakter der unteren Inzisiven bei den beiden Gattungen darf mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß das obere Vordergebiß von *Palaeomastodon* den gleichen Typus wie das der besser bekannten Gattung *Phiomia* besessen haben dürfte.

Danach läßt sich sagen, daß die oberen Inzisiven dieser ältesten bis jetzt bekannten Mastodonten derart mit den unteren zusammenarbeiteten, daß die oberen Schneidezähne mit ihren Innenflächen an den Außenflächen der unteren entlang glitten, wobei die unteren Schneidezähne aus dem Kiefer gerade nach vorne gerichtet und die oberen stark gekrümmt waren. Das ist die Art der Zusammenarbeit der oberen und unteren Stoßzähne, wie sie noch bei *Trilophodon angustidens* aus dem europäischen Miozän oder bei *Trilophodon fricki* aus dem nordamerikanischen Miozän (Abb. 22) statthatte, und erst dann eine Abänderung erfuhr, als die oberen Schneidezähne nicht mehr in Berührung mit den unteren traten, sondern zuerst gerade nach vorne gerichtet wurden, bis sie zuletzt beim Mammut und den übrigen extrem spezialisierten Endgliedern der verschiedenen Elefantenstämme die merkwürdige Drehung und spirale Einrollung erfuhren, wie sie beispielsweise das sibirische Mammut zeigt.

Die unteren Schneidezähne der Vorfahren der Proboscidier haben

wahrscheinlich eine vorne meißelartig zugeschärfte Krone besessen. Aber schon bei *Phiomia* und bei *Palaeomastodon* ist die Funktion dieser Zähne nicht mehr die wie bei einem rezenten Klippschliefer gewesen;

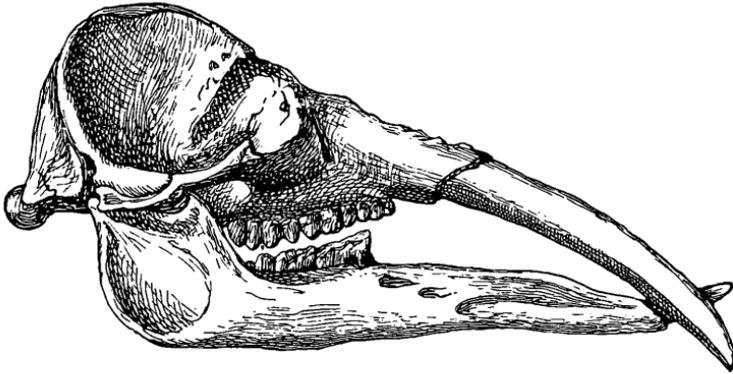


Abb. 22. *Trilophodon fricki* PETERSON, aus der Browns Park Formation (Mittelmiozän bis Obermiozän) des Douglas Mountain, Moffat Co., Colorado. Diese Art ist einer der ältesten Mastodonten, die auf dem Boden Nordamerikas nachgewiesen sind. Der Schädel ist ausgezeichnet erhalten und zeigt die nahe Verwandtschaft mit dem eurasiatischen *Trilophodon angustidens*.
 $\frac{1}{12}$ der nat. Größe (nach OLOF AUGUST PETERSON).

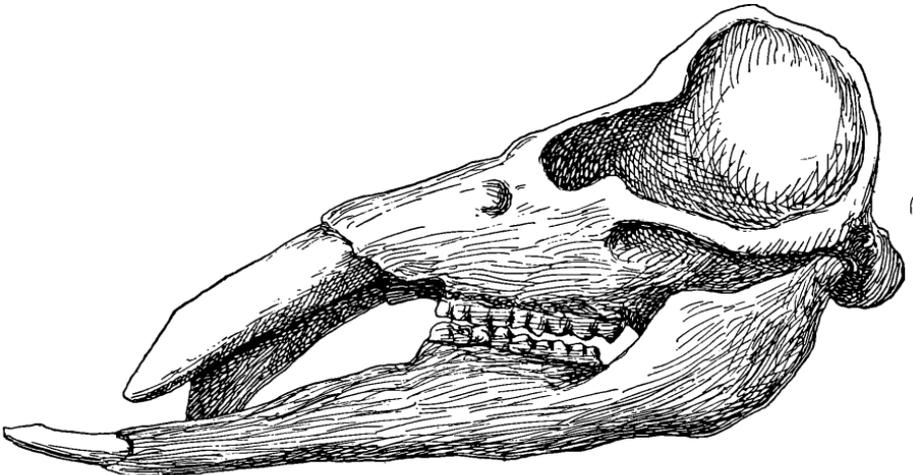


Abb. 23. *Trilophodon osborni* BARBOUR, aus den Bristow Beds (Unterplozän) von Bristow, Boyd Co., Nordnebraska. Im Vergleiche mit *Trilophodon fricki* ist der obere Stoßzahn viel stärker und der Unterkiefer samt dem unteren Stoßzahn ausgesprochen schwächer als bei der miozänen Art (nach ERWIN HINCKLEY BARBOUR).

von oben betrachtet, bilden schon bei diesen beiden ältesten Vertretern der *Mastodontoidea* die beiden Inzisiven des Unterkiefers zusammen einen Löffel und diese löffelartige Funktion der beiden unteren Schneide-

zähne ist in manchen Stammeslinien extrem gesteigert worden, wie bei dem merkwürdigen *Amebelodon* und bei dem noch merkwürdigeren *Platybelodon*. In anderen Stämmen, wie bei den echten Elefanten, ist dagegen im Gegensatze zu der enormen Entwicklung der oberen Inzisiven und deren Ausbildung zu Stoßzähnen, die zuletzt auch diese Funktion verloren haben wie beim Mammut, eine rasch sich steigernde Reduktion der Unterkieferinzisiven eingetreten, die bei den rezenten Elefanten zu einer vollständigen Obliterierung geführt hat. Nur in sehr seltenen Fällen

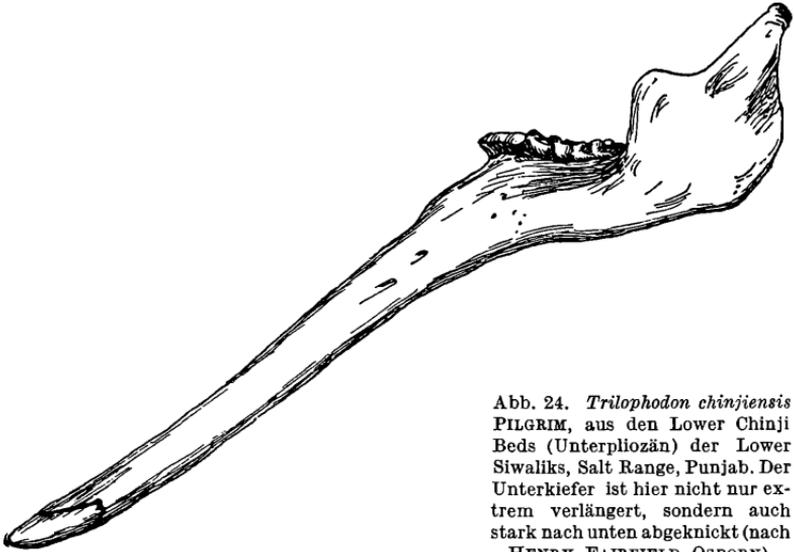


Abb. 24. *Trilophodon chinjiensis* PILGRIM, aus den Lower Chinji Beds (Unterpliozän) der Lower Siwaliks, Salt Range, Punjab. Der Unterkiefer ist hier nicht nur extrem verlängert, sondern auch stark nach unten abgeknickt (nach HENRY FAIRFIELD OSBORN).

sind dürrtige, gelegentlich auftretende Rudimente der unteren Schneidezähne bei den lebenden Elefantenarten beobachtet worden.

Die eigenartige Differenzierung des Vordergebisses bei den Proboscidiern, und zwar schon bei den ältesten uns bekannten Vertretern der *Mastodontoidea*, *Phiomia* und *Palaeomastodon*, steht in innigstem Zusammenhang mit der Verlängerung der Schnauze und der damit zusammenhängenden Ausbildung eines Rüssels. In dem Maße, als der Rüssel bei der Nahrungsaufnahme beteiligt wurde, drängte er die oberen Schneidezähne auseinander und drückte bei der Nahrungsaufnahme auf die zu einem Löffel werdenden unteren Schneidezähne. So entstand der Typus des teils vom Rüssel, teils von den Vorderzähnen gebildeten Apparats zur Nahrungsaufnahme, wie er uns bei dem miozänen *Trilophodon angustidens* und den vielen anderen verwandten Formen entgegentritt (Abb. 22, 23, 24).

In dem Maße, als der Rüssel eine immer größere Rolle bei der Nahrungsaufnahme der Proboscidier zu spielen begann, wurden die unteren Schneide-

zähne bedeutungslos und verfielen der Verkümmern, während nunmehr der schon bei den älteren Gattungen der Mastodonten sehr lange gewordene Rüssel buchstäblich zwischen den divergierenden oberen Inzisiven nach unten herabfiel, wie dies die rezenten Elefanten zeigen, bei denen der bei den ursprünglicheren Gattungen der *Mastodontoidea* stark verlängerte Unterkiefer sekundär verkürzt wurde. Nur in wenigen Ausnahmefällen wie bei den merkwürdigen *Amebelodon*-Arten sind in dem enorm verlängerten Unterkiefer die gleichfalls enorm verlängerten unteren Inzisiven noch als funktionelle Zähne bei der Nahrungsaufnahme beteiligt;

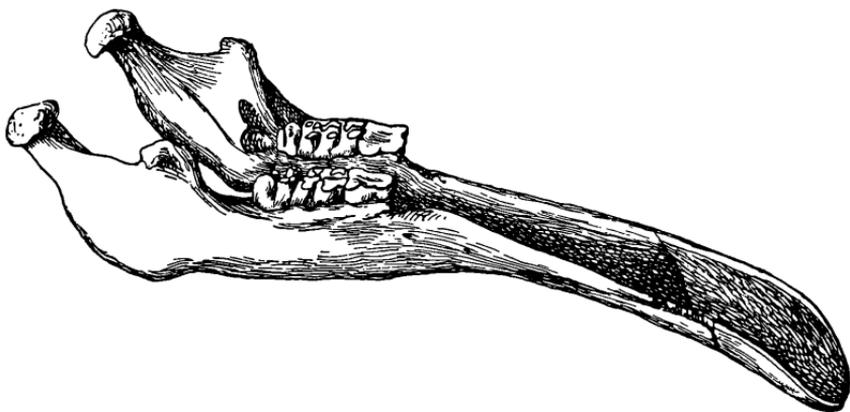


Abb. 25. *Gnathabelodon* (= *Amebelodon*, fem.) *thorpei*, BARBOUR et STERNBERG, aus dem mittleren (?) Pliozän von Ogallah, Trego Co., Westkansan. Der löffelförmige Unterkiefer ist an seinem Vorderende abgebrochen, es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß er keine Stoßzähne trug, da kein Raum für Alveolen vorhanden ist (nach BARBOUR und STERNBERG).

hingegen sind bei der extrem spezialisierten Gattung *Gnathabelodon*, die erst 1935 beschrieben worden ist, keine Unterkieferstoßzähne mehr vorhanden. Bei dieser Mastodontengattung ist nur der Unterkiefer ohne jedes Stoßzahnrudiment zu einem enorm verlängerten Löffel umgestaltet (Abb. 25), und obwohl bei dem einzigen bisher von ERWIN HINCKLEY BARBOUR und GEORGE F. STERNBERG beschriebenen Exemplar⁷² das vorderste Unterkieferende fehlt, so darf doch vermutet werden, daß dieses ungefähr so ausgesehen haben wird, wie bei *Trilophodon joraki* oder bei *Trilophodon lulli* oder bei *Trilophodon cruziensis* oder bei *Trilophodon phippisi*. In den letzten Jahren ist infolge der von OLIVER PERRY HAY und HENRY FAIRFIELD OSBORN durchgeführten Aufsplitterung der Mastodontiden in zahllose „Arten“ diese „pulvérisation des espèces“ so weit getrieben worden, daß schließlich jedes einzelne Individuum als Vertreter einer eigenen Art zu betrachten wäre, eine Methode, die ja in früherer Zeit bis in unsere Tage dann und wann immer wieder angewendet worden ist, aber schließlich immer wieder dazu geführt hat, daß diese zahllosen „Arten“ immer wieder eingezogen werden mußten. Ich möchte

es für wahrscheinlich halten, daß diese vielen eigens benannten „Arten“, mögen die Verschiedenheiten auch noch so bedeutend erscheinen, doch nichts anderes sind als Vertreter eines geschlossenen, allerdings ziemlich variablen Artkreises, ebenso wie das in so vielen anderen Fällen festgestellt werden konnte.

Die zahnlosen Unterkiefer gehören, wie dies schon von H. F. OSBORN wahrscheinlich gemacht worden ist, vermutlich zu den Weibchen, die bezahnten Unterkiefer zu den Männchen.

Die „shovel-tuskers“, wie sie von BARBOUR und STERNBERG genannt werden, also die „Schaufelzähler“, stellen in der Tat „the final product of the amebelodonts“ vor, was die Verlängerung des schon bei der unteroligozänen Gattung *Phiomia* in dieser Richtung spezialisierten Unterkiefers betrifft.

Während *Amebelodon* und *Gnathabelodon* extreme Endglieder einer Reihe sind, die mit der Herausbildung eines vorne abgerundeten Unterkieferlöffels endet, der entweder von den beiden Stoßzähnen des Unterkiefers oder



Abb. 26. *Platybelodon grangeri* OSBORN, aus den Tung Gur-Schichten (Obermiozän) des Tairum Nor-Beckens in der Mongolei. Unterkiefer von oben und von der Seite gesehen. Stark verkleinert ($\frac{1}{12}$ der nat. Größe) (nach H. F. OSBORN).

nur vom zahnlosen Unterkiefer selbst gebildet wird, wird das Endglied einer anderen, auch aus dem Ausgangstypus *Phiomia* hervorgegangenen Entwicklungsreihe von der Gattung *Platybelodon* dargestellt (Abb. 26).

Die Kenntnis dieser merkwürdigen, durch die Gattungen *Platybelodon*, *Amebelodon* (= *Gnathabelodon*) usw. repräsentierten Mastodontiden ist erst in den letzten Jahren, namentlich durch die Untersuchungen von E. H. BARBOUR über die von ihm und anderen nordamerikanischen Forschern durchgeführten Ausgrabungen von Mastodonten im Pliozän von Nebraska besonders gefördert worden, aber auch die Mitteilungen von A. A. BORISSIAK⁷³ über die Entdeckung des *Platybelodon danovi* im Obermiozän von Kuban im Nordkaukasus wie die von H. F. OSBORN über die Funde von *Platybelodon grangeri* im Obermiozän des Tairum

Nor-Beckens in der Mongolei⁷⁴ haben unsere Vorstellungen von dem Aussehen und der Lebensweise dieser sonderbaren Proboscidier wesentlich gefestigt und erweitert.

In der monumentalen Monographie der Proboscidier von H. F. OSBORN,⁷⁵ in der die vor dem Jahre 1936 erschienenen Abbildungen und Originalbeschreibungen fossiler *Mastodontoidea* gesammelt und abgedruckt erscheinen, ist nicht nur die Morphologie dieser merkwürdigen, sich einerseits um *Platybelodon*, anderseits um *Amebelodon* gruppierenden Mastodonten mit ihren merkwürdigen Unterkieferformen und Unterkieferzähnen besprochen, sondern auch in einem Anhang eine Abhandlung von E. D. MERRILL (briefliche Mitteilung an OSBORN vom 9. November 1934) mitgeteilt,⁷⁶ die sich auf die Frage der Art der Pflanzennahrung dieser ausgestorbenen Proboscidier bezieht. Ich habe in der meinem alten Freunde CARL WIMAN im Jahre 1937 gewidmeten Festschrift,⁷⁷ ohne die damals noch nicht in meine Hände gelangte Monographie OSBORNS zu kennen, eine Rekonstruktion von *Platybelodon* nebst einer Erörterung der wahrscheinlichen Nahrungsweise dieses Mastodonten veröffentlicht, in der ich zwar nicht die Art der Pflanzennahrung — wie dies MERRILL in eingehender Weise getan hat —, sondern in erster Linie die Art der Nahrungsaufnahme besprochen habe.

MERRILL kam zu dem Schlusse, daß als die wahrscheinlichste Nahrung der „Schaufelzähler“ (shovel-tuskers) Wasserpflanzen aus der Familie der *Nymphaeaceae*, und zwar Gattungen wie *Nymphaea*, *Nuphar* und *Nelumbium*, vielleicht auch *Victoria* (heute nur in Südamerika) und *Euryale* (heute nur in Asien) anzusehen seien. Die Rhizome von *Nuphar* und *Nymphaea* sind verhältnismäßig klein, aber die des *Lotus* (*Nelumbium*) sehr ausgedehnt und oft so dick als der Unterarm eines Mannes. Nach MERRILL kommen schwerlich andere Wasserpflanzen als Futterpflanzen der schaufelzähnigen Mastodonten in Betracht.

RALPH W. CHANEY hat sich 1935 über die Natur der Nahrungspflanzen dieser Proboscidier dahin geäußert,⁷⁸ daß er für *Amebelodon fricki*, *Platybelodon danovi*, *Platybelodon grangeri*, *Serbelodon burnhami* und *Torynobelodon barnumbrowni* in der Hauptsache Wasserpflanzen als einstige Futterpflanzen vermutet; als solche kämen in erster Linie die Gattung *Typha* (Rohrkolben, fast über die ganze Erde verbreitet) und Seerosen (*Nuphar*) in Betracht, deren Rhizome genügend stärkehaltig sind. Gelegentlich mögen die schaufelzähnigen Mastodonten, die als Wassertiere anzusprechen sind, auch an den am Ufer wachsenden Pflanzen geäst haben.

In meiner Studie habe ich mich besonders mit der Frage der Nahrungsaufnahme von *Platybelodon* beschäftigt, die zweifellos ganz anders war als die der löffelzähnigen Mastodonten (*Amebelodon* usw.). Die am Vorderrande wie das Vorderende einer Kohlschaufel geformten und

auf der Unterseite mit einer schrägen Abnutzungsfläche versehenen Unterkieferzähne von *Platybelodon* müssen, wie ich nachzuweisen versucht habe, zum Abschneiden der Futterpflanzen und deren Wurzeln gebraucht worden sein, da sonst die Lage der Abnutzungsfläche an der Unterseite der Zähne nicht verständlich wäre. Hierbei mußte aber die betreffende Pflanze festgehalten worden sein. Das kann nicht durch den Rüssel geschehen sein, denn der Rüssel dieser Tiere ist, nach übereinstimmender Ansicht aller Autoren, relativ kurz, breit und dick gewesen. Er kann daher keineswegs eine Funktion wie etwa bei den lebenden Elefanten gehabt haben.

Ich habe es daher wahrscheinlich zu machen versucht, daß die vorne abgestutzten und stark verbreiterten Unterkieferzähne von *Platybelodon* derart bei der Nahrungsaufnahme tätig gewesen sind, daß sie die von einer giraffenartigen Greifzunge festgehaltenen Wasserpflanzen abschnitten, wobei auf der Unterseite der Unterkieferstoßzähne die charakteristischen Abnutzungsflächen entstanden, die auf andere Weise kaum erklärbar sind.

Daß die Zunge von *Platybelodon* eine solche Greiffunktion besaß, geht aus dem Vorhandensein einer tiefen Grube auf der Oberseite des Unterkiefers von *Platybelodon* hervor. Ich habe diese Grube mit einer an derselben Stelle der Unterkiefersymphyse liegenden Grube bei *Iguanodon bernissartensis* in Vergleich gebracht; bei diesem Ornithopoden hat LOUIS DOLLO⁷⁹ schon vor einer Reihe von Jahren das Vorhandensein einer Greifzunge wahrscheinlich gemacht und darauf hingewiesen, daß es sich hier um das Erfassen von Zweigen in derselben Weise gehandelt haben dürfte, wie das bei der Giraffe zu beobachten ist. Diese Auffassung hat dann später G. HEILMANN in einer trefflichen Rekonstruktion darzustellen versucht.⁸⁰

Etwas ganz anderes, was die Art der Nahrungsaufnahme betrifft, liegt jedoch bei den „Löffelmastodonten“ vor. Man kann sie deswegen nicht gut als „Löffelzähler“ bezeichnen, weil sie nur im männlichen Geschlecht Unterkiefer-Stoßzähne besessen zu haben scheinen, denn es liegen neben bezahnten Unterkiefern auch mehrere andere, aber vollständig zahnlose Unterkiefersymphysen vor. Hier scheint die Funktion des bezahnten oder zahnlosen Vorderendes des Unterkiefers nur die eines Löffels gewesen zu sein, mit dem von der Wasseroberfläche die flottierenden Blätter von Pflanzen, wie etwa *Potamogeton*, aber auch die Blätter von Seerosen usw. aufgenommen worden sein dürften.

Die oberen Stoßzähne sind bei der Gruppe der *Platybelodonten* und bei jener der *Amebelodonten* noch vorhanden gewesen und haben wahrscheinlich auch noch bei der Nahrungsaufnahme, wenn auch nicht entscheidend, mitgewirkt. Sie waren verhältnismäßig kurz und haben bereits eine Rückbildung erfahren, wenn man ihre Ausbildung mit jener

der miozänen, auf *Phiomia* zurückgehenden Mastodonten vergleicht. Als miozäne Vorläufertypen kämen Arten wie z. B. „*Serridentinus*“ *productus* in Betracht. Bei diesen Miozänformen haben die unteren Stoßzähne und die verlängerte Unterkiefersymphyse allem Anschein nach bereits die Rolle gespielt, die, in extremer Steigerung, später einerseits zu dem Spezialisierungstypus von *Platybelodon*, andererseits zu dem von *Amebelodon* und *Gnathabelodon* (= Weibchen eines *Amebelodon*) geführt hat.

11. Elephas.

Der Ausgangspunkt für die verschiedenen Proboscidierstämme ist, wie man heute als gesichertes Erkenntnis betrachten darf, in einer den heutigen Klippschliefern (*Hyracoidea*) nahegestandenen Stammgruppe der *Subungulata* zu suchen, und zwar liegt der Entstehungsraum der Proboscidier wahrscheinlich in Afrika. Frühzeitig hat das Vordergebiss der Proboscidier eine Spezialisierung erfahren, wie sie uns heute etwa durch die Gattung *Procavia* dargestellt wird: der Vordergebiss-typus ist in der Hauptsache derselbe, wie wir ihn bei vielen anderen Stämmen angetroffen haben und der im wesentlichen dadurch gekennzeichnet ist, daß die unteren Schneidezähne fast horizontal aus dem Unterkiefer vorragen, so daß ihre Achse mit der des Unterkiefers ungefähr zusammenfällt, während die oberen Schneidezähne steil nach unten stehen, so daß sie mit den unteren in der Profilansicht ungefähr einen rechten Winkel einschließen. Dabei greifen die oberen Schneidezähne über die Spitzen der unteren hinaus.

Das ist der Gebiss-typus, wie er uns im Vordergebiss der ältesten uns bekannten Proboscidier, zunächst bei der schon aus dem Obereozän bekannten, aber im Unteroligozän Ägyptens häufigeren Gattung *Moeritherium* entgegentritt. Aber sowohl bei der Gattung *Phiomia*, deren Backenzähne nach dem sudanesischen Molarentypus gebaut sind, als auch bei der gleichalterigen Gattung *Palaeomastodon* aus dem Unteroligozän Ägyptens, sind die in beiden Fällen bereits höher spezialisierten Vorderzähne noch immer so gestellt, daß die Ableitung dieses Vordergebisses von einem *Procavia*-artigen sichersteht.

Bei *Phiomia* und bei *Palaeomastodon* kann der Unterkiefer mit den nach vorne stehenden starken Schneidezähnen nicht mehr die Aufgabe wie bei *Procavia* gehabt haben. Der Unterkiefer ist, verstärkt durch die in der Mittellinie aneinanderstoßenden beiden Schneidezähne, zu einem Apparat geworden, dessen Funktion aus seiner Gestalt unschwer zu erschließen ist: es handelt sich um die Gestaltung eines ausgesprochenen Löffels und bei der Nahrungsaufnahme fiel somit bei *Phiomia* wie bei *Palaeomastodon* die Hauptaufgabe nicht den oberen Schneidezähnen, sondern den unteren in Verbindung mit dem verlängerten und verstärkten Unterkiefer zu.

Im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte der Proboscidier haben sich jedoch im Bereiche des Vordergebisses Veränderungen vollzogen, die ohne Beispiel in der Entwicklungsgeschichte der übrigen Wirbeltiere sind.

Eine Entwicklungsreihe, die sich auf den Typus der unteroligozänen *Phiomia* zurückführen läßt, ist durch eine rasch zunehmende Verlängerung des Unterkiefers unter gleichbleibendem Verhalten der beiden Schneidezähne gekennzeichnet. Diese Entwicklungsrichtung erreicht mit den extrem spezialisierten Formen aus dem Pliozän von Nebraska, die unter den Gattungsnamen *Amebelodon* und *Gnathabelodon* beschrieben worden sind, den Endpunkt.

Eine andere Entwicklungsreihe hat den schon bei den unteroligozänen Gattungen *Phiomia* und *Palaeomastodon* vorhandenen Löffeltypus nicht in der Richtung der Löffelfunktion weiter gesteigert, sondern die Vorderzähne des Unterkiefers sind zu einem Apparat geworden, der bei der Gattung *Platybelodon* durchaus die Gestalt einer Kohlschaufel bekommen hat, mit der er in treffender Weise von H. F. OSBORN verglichen worden ist. Die oberen Schneidezähne wirkten nicht mehr mit den unteren zusammen; bei *Platybelodon* hat, wie ich zu zeigen versucht habe, die Zunge als Greiforgan bei der Nahrungsaufnahme mitgewirkt, indem sie die Wasserpflanzen, die wahrscheinliche Hauptnahrung von *Platybelodon*, festhielt, so daß die meißelförmig zugeschärften Vorderzähne des Unterkiefers die Futterpflanzen abschneiden konnten.

Während in diesen beiden Fällen der Unterkiefer eine besonders große Bedeutung erhielt, haben sich andere aus den unteroligozänen Mastodonten abzuleitende Mastodontenstämme in anderen Richtungen entwickelt.

Wie die Stammesgeschichte der süden Mastodonten zeigt, sowohl der eurasiatischen als auch der amerikanischen Stämme, ist in verschiedenen Stammesreihen mit der Verlängerung des Unterkiefers und der Verlängerung der seitlich nach vorne und unten geneigten oberen Stoßzähne auch eine Verlängerung des Rüssels eingetreten.

In dem Maße, als dies geschah, wurde der Rüssel zu einer wichtigen Hilfe bei der Nahrungsaufnahme. Und in dem Maße, als sich diese Funktionsübernahme vollzog, verlor der Unterkiefer bzw. dessen Verlängerung nach vorne und ebenso auch das Vordergebiß des Unterkiefers allmählich seine Bedeutung als Hauptapparat bei der Nahrungsaufnahme.⁸¹ Die Folge davon war, daß sich der Unterkiefer bei den Angehörigen dieser Stämme sekundär verkürzte, wobei diese Reduktion von der Rückbildung der unteren Schneidezähne begleitet wurde. Der schon bei den unteroligozänen Formen stark verlängerte und im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte lang gebliebene Rüssel fiel nun, wie ich dies schon vor dreißig Jahren in bildlicher Form darzustellen versucht habe, buch-

stäblich zwischen den beiden oberen Stoßzähnen nach unten herab und blieb in dieser Stellung und Ausbildung bis zu den lebenden Vertretern des Proboscidiertammes bestehen.

Dieser Prozeß der sekundären Verkürzung des Unterkiefers durch Reduktion der langen Unterkiefersymphyse und durch die diese Reduktion begleitende Verkümmernng der unteren Stoßzähne, die bis zu einem vollständigen Schwund derselben bei den lebenden Elefanten geführt hat (abgesehen von sehr seltenen Atavismen) ist in verschiedenen Stämmen der *Mastodontoidea* ganz unabhängig erfolgt. Der Stamm der nordamerikanischen Mastodonten, der durch tapiroide Backenzähne gekennzeichnet ist und der in der eiszeitlichen Gattung *Mastodon* gipfelt, die sich noch bis in die prähistorische Zeit gerettet hat, bis sie dann erlosch,⁸² weist genau denselben Umbildungsprozeß des Unterkiefers auf wie etwa die südamerikanischen Mastodonten der Andenregion, die sich durch einen suiden Backenzahnbau von der nordamerikanischen Mastodon-Reihe (sensu stricto) unterscheiden. Und genau denselben Reduktionsprozeß zeigen die am höchsten spezialisierten Endglieder einer anderen Reihe, die Gattung *Anancus* mit der aus dem Oberpliozän Südeuropas am besten bekannten Art *A. arvernensis*,⁸³ die zwar von OSBORN aus dem Verbande ihrer Stammesverwandten losgelöst und zusammen mit zwei anderen Gattungen zum Vertreter einer eigenen kurzkieferigen Mastodontengruppe gemacht wurde,⁸⁴ aber doch ebenso in die phylogenetische Reihe ihrer langschnauzigen Vorfahren hineingehört wie die übrigen sekundär kurzkieferig gewordenen Gattungen aus anderen Proboscidiertämmen. Und einer genau gleichsinnigen Reduktion des Unterkiefers und dessen Stoßzähnen begegnen wir bei den echten Elefanten, die ja auch auf langkieferige Vorfahren zurückzuverfolgen sind.

In verschiedenen Proboscidiertämmen ist, gleichfalls ganz unabhängig voneinander, im Laufe der Stammesgeschichte, eine Verstärkung der oberen Schneidezähne eingetreten, die buchstäblich zu „Stoßzähnen“ geworden sind. Freilich ist es, trotz vieler Bemühungen, diese Vorstellung zu berichtigen, ein noch immer weit verbreiteter falscher Glaube, daß die rezenten Elefanten ihre mitunter sehr starken und langen Vorderzähne hauptsächlich als Stoßwaffen gebrauchen, was ja gelegentlich sicher zutrifft; die Hauptaufgabe der Stoßzähne der rezenten Elefanten besteht jedoch in ihrer Funktion als Grabgerät oder als Stemmgerät beim Ablösen von Baumrinden.⁸⁵ Beim indischen Elefanten sind die Stoßzähne allem Anscheine nach in Rückbildung begriffen; die meisten indischen Weibchen haben überhaupt keine Stoßzähne, und wenn solche vorhanden sind, so bleiben sie klein und stummelhaft. Auch die Männchen der indischen Elefanten haben häufig keine Stoßzähne mehr; nach einem von CHARLES DARWIN⁸⁶ angeführten Bericht von Sir J. EMERSON TENNENT findet man unter den Elefanten Ceylons nicht einen unter hundert,

welcher mit Stoßzähnen versehen wäre, und die wenigen, die sie besitzen, sind ausschließlich Männchen.

Hingegen gebraucht der afrikanische Elefant, wie dies der sudanesischen Araberbevölkerung allgemein bekannt ist, seinen linken Zahn in bevorzugter Weise als Grabwerkzeug, und deshalb wird der durch das

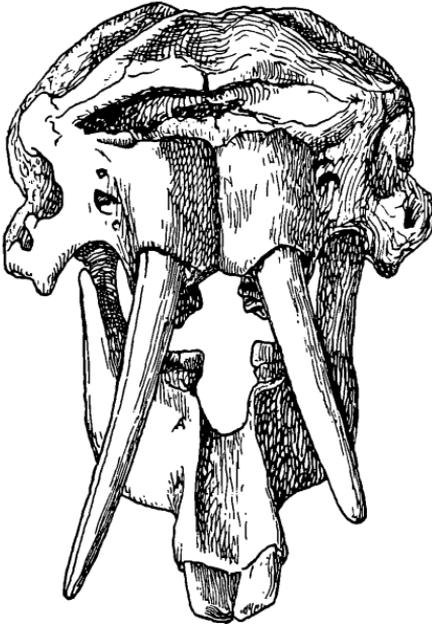


Abb. 27. *Trilophodon productus* COPE, aus den Clarendon Beds (Unterpliozän) von Texas (nach H. F. OSBORN). Genau ebenso wie beim afrikanischen Elefanten war bei diesem, einem ganz anderen und mit den Elefanten nicht näher verwandten Stamm der Proboscidiern angehörenden Mastodonten der linke obere Stoßzahn ein ausgesprochener Arbeitszahn oder „gumbiro“, wie er von den Eingeborenen Deutsch-Ostafrikas bezeichnet wird; dagegen wirkt der rechte obere Stoßzahn beim afrikanischen Elefanten als „Waffen-zahn“, und ganz das gleiche scheint auch bei *Trilophodon productus* der Fall gewesen zu sein.*

Suchen und Graben nach Wurzeln stark abgenutzte linke Zahn unter der Bezeichnung „Diener“ vom rechtsseitigen unterschieden. DARWIN führt weiter an, daß der afrikanische Elefant seinen Zahn — und zwar immer ein und denselben — dazu benutzt, den Boden zu prüfen, ob er sein Gewicht zu tragen imstande ist. Auch in Deutsch-Ostafrika wird von den Eingeborenen, wie LUDWIG HECK in BREHMS „Tierleben“ (S. 526) nach PAASCHE anführt, der linke Stoßzahn geradezu als das Arbeitsgerät („gumbiro“) bezeichnet, das durch den vielen Gebrauch fast immer kürzer und stumpfer ist als der rechte Zahn. Wenn wir Abnutzungsspuren an den Stoßzähnen fossiler Mastodonten — etwa bei dem schön erhaltenen Schädel des *Trilophodon osborni* (Abb. 23) aus dem Unterpliozän von Nebraska — beobachten, so werden wir daran denken dürfen, daß diese Rüsseltiere ihre oberen Stoßzähne in derselben oder doch in ähnlicher Weise benutzt haben wie die heute lebenden Elefanten.

Ein schlagender Beweis dafür, daß bei fossilen Proboscidiern die ungleiche Funktion der beiden oberen Stoßzähne wie bei dem afrikanischen Elefanten stattgehabt hat, ist durch die Art der Abscheuerung des linken oberen Stoß-

* Dieser Schädel (Am. Mus. Nr. 10582) befindet sich im American Museum of Natural History in New York und ist bei H. F. OSBORN (Proboscidea, l. c. S. 409, Fig. 370 [1936]) abgebildet. OSBORN beschreibt (l. c. S. 408) die Abscheuerung der Stoßzähne, doch ist ihm die überaus auffallende Parallele mit dem afrikanischen Elefanten entgangen.

zahn gegeben, die uns ein ausgezeichnet erhaltener Schädel des *Trilophodon productus* aus dem Unterpliozän von Texas darbietet (Abb. 27), bei dem der linke obere Stoßzahn sehr stark abgenutzt und daher viel kürzer ist als der rechte, der ebenso wie beim lebenden afrikanischen Elefanten schlanker und spitzer ist als der linke. Es kann kaum ein Zweifel daran bestehen, daß bei dieser übereinstimmenden Art der Abscheuerung bei dem fossilen Mastodontiden auch die Funktion der Stoßzähne dieselbe war wie sie es beim afrikanischen Elefanten noch heute ist. Aber bei *Trilophodon productus* müssen auch die unteren Stoßzähne noch funktionell gewesen sein, wie aus ihrer Abscheuerung am Vorderende hervorgeht. Auch sie werden wohl hauptsächlich als Grabwerkzeuge verwendet worden sein.

Beim Mammut, und zwar besonders beim sibirischen Mammut,⁸⁷ das wahrscheinlich in Nordostasien noch gelebt hat,⁸⁸ als es in Europa schon ausgestorben war, und das jedenfalls einen höheren Spezialisationsgrad als das europäische Mammut erreicht hatte, sind die Stoßzähne spiralig eingerollt und stark verkrümmt, so daß es kaum wahrscheinlich ist, daß diese Zähne in derselben Weise wie die des lebenden afrikanischen Elefanten als Arbeitswerkzeuge verwendet werden konnten. Auch als Stoßwaffen werden sie kaum mehr gebraucht worden sein, es sei denn, daß die Mammutbullen mit der Außenwölbung ihrer in so vielen Fällen enorm entwickelten Stoßzähne ihre Gegner oder Rivalen angegriffen oder abgewehrt haben.

Die starke Einrollung, Krümmung und Verbiegung der Stoßzähne des Mammut, besonders bei der sibirischen Art (*Elephas beresovkius* HAY) ist wiederholt mit der spiraligen Einrollung von außer Dienst gestellten Rodentierzähnen verglichen worden. In der Tat kann man eine mammutähnliche Einrollung, verbunden mit enormem Längenwachstum, bei Nagezähnen von Eichhörnchen oder Hasen beobachten, deren Vordergebiss z. B. durch eine Schußverletzung außer Betrieb gesetzt wurde.

Da bei den afrikanischen Elefanten die auch noch so stark verlängerten Stoßzähne immer noch als Arbeitswerkzeuge verwendet werden, würde sich daraus das Fehlen solcher Einrollungen erklären, wie sie Mammutstoßzähne aufweisen.

12. Dinotherium.

Als der erste Unterkiefer von *Dinotherium giganteum* in den unterpliozänen Sanden von Eppelsheim bei Mainz zum Vorschein kam, war er beim Ausgraben von den Arbeitern der Sandgrube zerbrochen worden. Bei der Rekonstruktion des Unterkiefers wurde von J. J. KAUP das abgebrochene Vorderende so an den hinteren Teil des Unterkiefers angesetzt, daß die beiden Stoßzähne des Unterkiefers nach oben gerichtet waren.⁸⁹

Später erkannte KAUP seinen Irrtum und setzte das Vorderende des Unterkiefers von *Dinotherium* richtig an.⁹⁰

Damit trat zum ersten Male seit dem Bekanntwerden der zahlreichen vorzeitlichen Proboscidier ein Vertreter derselben in Erscheinung, bei dem die oberen Schneidezähne wie auch die Eckzähne, also das ganze obere Vordergebiß, verkümmert waren und bei dem das Vordergebiß nur aus den beiden überaus starken unteren Schneidezähnen bestand.

Die Frage der Funktion dieser mächtigen Unterkieferzähne hat schon seit dem Bekanntwerden des Tieres die verschiedenen Bearbeiter gefesselt. Ursprünglich stand KAUP unter dem Eindruck der Ähnlichkeit von *Dinotherium* mit dem Walroß und vermutete daher auch eine gleichartige Funktion der nach unten gerichteten Schneidezähne von *Dinotherium*, obgleich ja beim Walroß die beiden mächtigen Hauer nicht dem Unterkiefer, sondern dem Oberkiefer angehören und die beiden vergrößerten Eckzähne eines hochspezialisierten Raubtiergebisses darstellen.

Seitdem man aber weiß, daß *Dinotherium* keine Körpergestalt wie das Walroß besaß, sondern eine Körpergestalt von ausgesprochenem Elefantentypus,* konnte die ursprüngliche Auffassung von der walroßartigen Funktion der Hauer bei *Dinotherium* nicht mehr aufrechterhalten werden.

Die Art der Vergesellschaftung der Dinotherien mit den zeitgenössischen Säugetieren mußte bei genauer Kenntnis dieser Faunen mehr und mehr zu der Überzeugung führen, daß die Dinotherien, wenigstens das am besten bekannte *Dinotherium giganteum*, ausgesprochene Trockenlandformen gewesen sein müssen. Wenn wir auch nicht wissen, wie die Tiere in allen Einzelheiten ausgesehen haben, so ist es doch bereits möglich, ein Lebensbild von ihnen zu rekonstruieren; ich habe dies in Form einer Zeichnung⁹² wie in einem vom akademischen Maler FRANZ ROUBAL mit bewährter Meisterschaft ausgeführten Modell⁹³ darzustellen versucht. Wir wissen nicht, wie lange der Rüssel dieser Proboscidier gewesen ist, aber daß sie einen gehabt haben, ist zweifellos; auf jeden Fall muß die Basis des Rüssels sehr breit gewesen sein. Sonst aber dürfte er wahrscheinlich in Form und Länge dem Rüssel der *Mastodontoidea* und der *Elephantoidea* sehr ähnlich gewesen sein.

Da die oberen Schneidezähne bei allen Dinotherien fehlen, und da die unteren Hauer stark nach unten geneigt, ja fast nach hinten gekrümmt sind, so kann ihre Funktion keinesfalls mit der bei den ältesten Probosci-

* Dies ergibt sich besonders deutlich aus dem leider unvollständigen, aber doch in den wichtigsten Teilen erhaltenen Skelett eines *Dinotherium bavaricum* aus dem Miozän von Franzensbad, das im Naturhistorischen Museum in Wien aufbewahrt wird. Zwei Ansichten desselben hat H. F. OSBORN abgebildet (The Proboscidea, Fig. 63 und 64, A. New York 1936). Bei dieser Gelegenheit kann ich übrigens einen OSBORN unterlaufenen Irrtum berichtigen: die Fig. 64, B ist nicht von Dr. GÜNTHER SCHLESINGER gezeichnet, sondern von mir, und bezieht sich auf meine an OSBORN gemachten und von ihm (l. c. S. 101/2) wiedergegebenen Mitteilungen.

diern verglichen werden, die, wie dies für *Phiomia* nachzuweisen ist, eine kombinierte Stoß- und Schöpf Funktion besessen haben müssen. Daher waren diese unteren Inzisiven bei *Phiomia* nach vorne und sogar ein wenig nach oben gewendet.

Schon bei den miozänen Mastodonten tritt jedoch eine in ihrem Auftreten schwankende und im Grade ihrer Ausbildung stark variierende Änderung der Richtung dieser unteren Stoßzähne in Erscheinung. Der Symphysenabschnitt des Unterkiefers senkt sich immer mehr herab, so daß die Achse des Backenzahnabschnittes mit der Symphyse, im Profil betrachtet, einen stumpfen Winkel bildet. Trotz dieser Abwärtsbiegung der Unterkiefersymphyse stehen aber die unteren Stoßzähne nicht genau in der Achse der Symphyse, sondern sie sind, von der Seite betrachtet, mehr oder weniger schwach nach oben gebogen und zeigen dadurch an, daß sie noch immer, wie bei den Ausgangsformen des Mastodontenstammes, als Schaufel gedient haben müssen, oder sagen wir, als ein Werkzeug, das die Aufgabe hatte, Pflanzenteile wie Wurzeln usw. aus dem Erdreich zu heben. Beispiele für diesen Gebißtypus sind *Trilophodon abeli*⁹⁴ und *Trilophodon osborni*.⁹⁵ Die Abwärtsknickung der Unterkiefersymphyse hat seinerzeit CH. W. ANDREWS dazu veranlaßt, einen Mastodontenunterkiefer aus dem Pliozän von Nordwestkanas unter dem Artnamen *dimotherioides* zu beschreiben.⁹⁶

Im Jahre 1904 habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß eine plötzlich auftretende Mutation im Verlaufe der Stammesgeschichte der Dinotherien gefestigt und weitervererbt worden ist.⁹⁷ Zu dieser Meinung wurde ich durch die persönliche Mitteilung von LOUIS DOLLO geführt, daß sich im Museum der Veterinärschule zu Brüssel ein monströser Pferdeschädel befinde, dessen Unterkiefer eine Abknickung wie jener der Dinotherien aufweist. DOLLO hielt diese Monstrosität, deren Lichtbild ich 1904 veröffentlicht habe (l. c.), aus dem Grunde für sehr wichtig, da sie nach seiner Auffassung ein Beispiel sei für eine «variation individuelle de grande amplitude, de nature à éclairer l'origine brusque du Dinotherium, illustrant donc ma Loi de la Discontinuité de l'évolution» (Brief vom 4. September 1902). Indessen kann ich dieser Meinung DOLLOS aus dem Grunde nicht mehr beipflichten, weil seither eine große Zahl von Mastodontenunterkiefern, namentlich aus dem Jungtertiär Nordamerikas, bekanntgeworden ist, die zeigen, daß die Abwärtsneigung des Unterkiefers, wie sie für die Dinotherien bezeichnend erscheint, auch im Stamme der *Mastodontoidea* in verschieden hohem Grade ausgebildet war (Abb. 24), so daß von einer brüsk auftretenden und als Mutation weiter vererbten monströsen Unterkieferknickung heute nicht mehr die Rede sein kann. Bei gewissen Arten, wie z. B. bei dem von CHILDS FRICK 1933 beschriebenen *Rhynchotherium edense* (Abb. 28) aus dem obersten Pliozän Kaliforniens⁹⁸ ist der Symphysenteil des

Unterkiefers beinahe so stark wie bei *Dinotherium* herabgebogen, so daß dieses Merkmal nicht mehr als ein auf die *Dinotherioidea* beschränktes betrachtet werden darf.

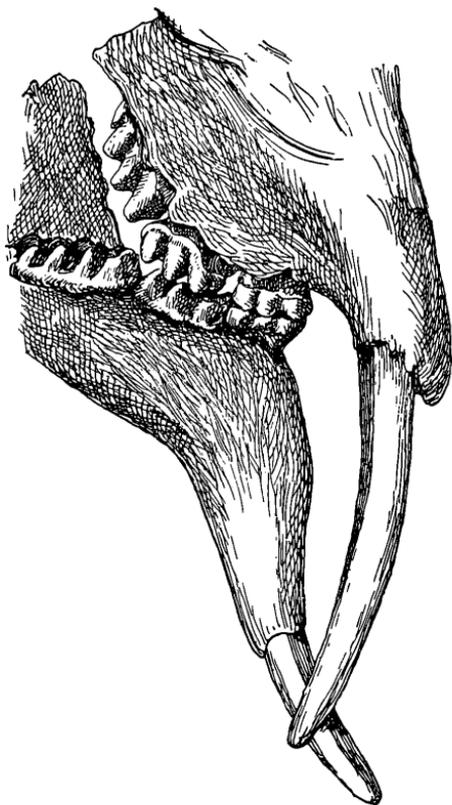


Abb. 28. Fragment des Vorderschädels und der Vorderpartie des Unterkiefers von *Rhynchotherium edense* FRICK aus dem obersten Pliozän von Mount Eden, Kalifornien. Das Individuum war sehr jung und stand im Zahnwechsel (der letzte Backenzahn des Oberkiefers wie der des Unterkiefers waren noch nicht in die Kaufläche eingerückt). Die Abwärtsknickung des Unterkiefers ist auffallend ähnlich der Abbiegung bei *Dinotherium* und zeigt den Weg, auf dem, ganz unabhängig, die Gestaltung des Unterkiefers in den beiden Probosciderstämmen vor sich gegangen sein dürfte (Rekonstruktionsskizze mit Benutzung und auf Grundlage der von CHILDS FRICK 1933 mitgeteilten Zeichnungen nach den Originalen).

zähne, denn schließlich kann auch *Phacochoerus* nur knieend von seinen Hauern beim Wühlen Gebrauch machen. Daß aber die

Bei *Rhynchotherium edense* ist aber noch immer die Krümmung der unteren Stoßzähne jener der Dinotherien entgegengesetzt. Bis jetzt ist auch überhaupt kein einziger Vertreter der *Mastodontoidea* bekannt, bei dem die Unterkieferstoßzähne nach unten und hinten gekrümmt wären.

Diese auf die Dinotherien beschränkte Krümmung der unteren Stoßzähne muß irgendwie mit der Funktion derselben in Einklang gestanden haben, zumal manche Stoßzähne von *Dinotherium* Abnutzungsspuren an der Vorderseite und an der Spitze dieser Zähne erkennen lassen. Es kann daher keinesfalls angenommen werden, daß diese starken, nach unten und hinten gekrümmten Stoßzähne irgendwie etwas mit dem Ausgraben von Wurzeln od. dgl. zu tun gehabt haben. Die Gliedmaßen der Dinotherien waren ausgesprochen elefantenartig* und die Tiere hätten sich niederknien müssen, um mit den Unterkieferzähnen den Erdboden erreichen zu können. Dies wäre ja nun an und für sich kein zwingender Einwand gegen die Annahme einer hauerartigen Grabfunktion dieser Stoß-

* Am besten kommt dieser Habitus von *Dinotherium giganteum* zum Ausdruck auf dem unter meiner Leitung von FRANZ ROUBAL 1939 ausgeführten

Dinotherien nicht in derselben Weise wie etwa *Phacochoerus* wühlen und graben konnten, ergibt sich aus der Form und Stellung der Stoßzähne.

Ich bin daher zu der Ansicht geführt worden, daß die Funktion der unteren Schneidezähne von *Dinotherium* darin bestand, daß sich die Tiere mit der Rundung des Unterkiefers und der Stoßzähne an Bäume anlehnten, um sie zum Falle zu bringen und sich dann am Laub äsen zu können.^{99*} Wir wissen, daß auch die Elefanten, und zwar besonders die afrikanischen, in den Waldbeständen große Verwüstungen anrichten, da sie nicht nur mit ihrem Rüssel große, bis armdicke Äste mit Leichtigkeit abbrechen vermögen, sondern auch durch das Andrücken des Kopfes an Baumstämme diese abbrechen verstehen, wobei der Rüssel nach den Beobachtungen von PAASCHE senkrecht an den Stamm angelegt wird.

Abnutzungsspuren an der Vorderseite mancher *Dinotherium*zähne scheinen mir diese Deutung der Funktion des Unterkiefers und seiner Stoßzähne als richtig zu beweisen, wie ich dies schon bei einer früheren Gelegenheit wahrscheinlich zu machen versucht habe. Diese Funktion des Vordergebisses von *Dinotherium* ist als ein Rammen zu bezeichnen, wodurch die laubtragenden Bäume umgelegt wurden, so daß sich das Tier an den belaubten Ästen äsen konnte.

13. *Odoabaenus*.

Die Vermutung KAUPS, des ersten Beschreibers des Vordergebisses von *Dinotherium*, daß dieses eine walroßartige Lebensweise geführt hätte, legt nahe, der Analyse des Vordergebisses von *Dinotherium* die des Vordergebisses von *Odoabaenus* anzuschließen.

Zunächst ist festzustellen, daß wir, wie man schon seit langem weiß, zwei getrennte Arten der Gattung *Odoabaenus* zu unterscheiden haben.

Ölbild, das auf dem Umschlag zu meinem im Deutschen Verlag in Berlin 1939 erschienenen Buch „Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum“ in farbiger Wiedergabe veröffentlicht worden ist.

* Auf dem von mir (1916) entworfenen Aquarell (in Schwarzdruck schon in der ersten Auflage meiner „Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit“, in Farbendruck in den „Tieren der Vorzeit in ihrem Lebensraum“ bei S. 72) habe ich meine damalige Auffassung von der Länge des Rüssels bei *Dinotherium* zum Ausdruck gebracht. Ich möchte heute noch weiter gehen und die Ansicht vertreten, daß die Geschichte des *Dinotherium*-Unterkiefers in ähnlicher Weise verlaufen ist wie die des Elefanten-Unterkiefers, daß also die relative Kürze des Unterkiefers von *Dinotherium* ebenso eine sekundäre ist wie die der Elefanten oder der verschiedenen, sekundär kurzkieferig gewordenen Mastodontenstämme. Wenn dies richtig ist, dann ist es aber höchst wahrscheinlich, daß der Rüssel der Dinotherien ebenso wie der aller Mastodonten und Elefanten noch aus der Ahnenzeit her, da deren Vorfahren lange Unterkiefer und lange Schnauzen besaßen, lang gewesen ist.

Die erste, die als *O. rosmarus* L. unterschieden wird, bewohnt das nördliche Polarmeer vom Jenissei nach Westen über Nowaja-Semlja, Spitzbergen und Grönland bis zur Hudsonbai; die zweite Art, *O. obesus* ILLIGER, lebt an den Küsten von Alaska und Kamtschatka bis in die Polarregion Nordostasiens und Nordamerikas (Abb. 29).

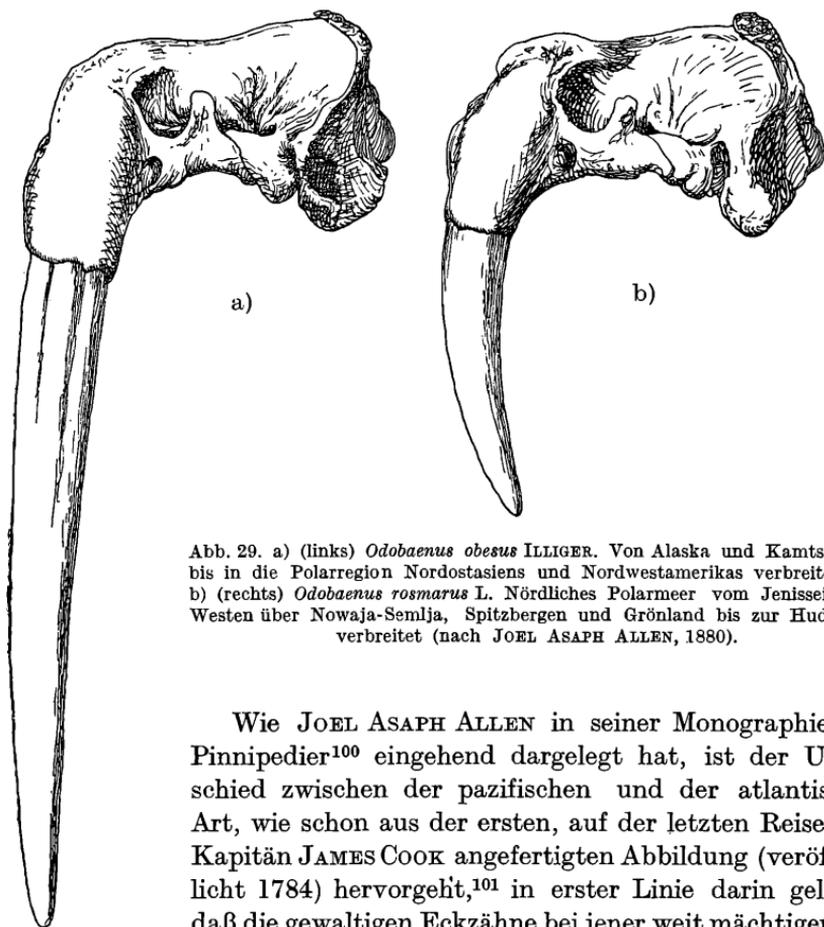


Abb. 29. a) (links) *Odobaenus obesus* ILLIGER. Von Alaska und Kamtschatka bis in die Polarregion Nordostasiens und Nordwestamerikas verbreitet. — b) (rechts) *Odobaenus rosmarus* L. Nördliches Polarmeer vom Jenissei nach Westen über Nowaja-Semlja, Spitzbergen und Grönland bis zur Hudsonbai verbreitet (nach JOEL ASAPH ALLEN, 1880).

Wie JOEL ASAPH ALLEN in seiner Monographie der Pinnipedier¹⁰⁰ eingehend dargelegt hat, ist der Unterschied zwischen der pazifischen und der atlantischen Art, wie schon aus der ersten, auf der letzten Reise von Kapitän JAMES COOK angefertigten Abbildung (veröffentlicht 1784) hervorgeht,¹⁰¹ in erster Linie darin gelegen, daß die gewaltigen Eckzähne bei jener weit mächtiger sind als dies je bei der atlantischen Species zu beobachten ist. Die von J. A. ALLEN mitgeteilten Abbildungen zeigen, daß die Eckzähne der pazifischen Art nicht nur viel länger sind als bei der atlantischen — bei einem Exemplar von *O. obesus* erreichten die Eckzähne (von der Spitze bis zur Ebene der Backenzähne gemessen) eine Länge von 0,80 m, bei einer Schädellänge von 0,386 m, also mehr als das Doppelte der Schädellänge —, sondern, wie ALLEN weiter hervorhob (l. c. S. 158), die Eckzähne von *O. obesus* sind auch deutlich gerade gestreckter und ihre Alveolen sind tiefer und deren Wände weit kräftiger als bei *O. ros-*

marus, wodurch der vordere, abgeflachte Schnauzenteil des Schädels wuchtiger erscheint. Im Profil ist die Schnauze beim atlantischen Walroß ziemlich schräge zur Schädelachse gestellt, während sie bei *Odoboenus obesus* nahezu vertikal steht. Bei *O. obesus* liegt das Vorderende der Nasalia knapp hinter dem Vorderrande der Eckzähne, bei *O. rosmarus* dagegen beinahe hinter dem Hinterrande derselben. Auch die Augenhöhlen liegen, wie ein Vergleich der hier nach J. A. ALLEN kopierten Abbildungen zeigt, bei *O. obesus* weiter vorne als bei *rosmarus*. Die Schnauze bei *O. rosmarus* ist viel kleiner und schwächtiger als bei *O. obesus*. Dagegen ist die Occipitalregion bei *O. rosmarus* stärker entwickelt als bei *O. obesus*.

Die Funktion der Eckzähne des Walrosses ist in der Hauptsache die eines Pfluges. Die Hauptnahrung des Walrosses besteht in Meeresmuscheln, und zwar berichtet A. J. MALMGREN,¹⁰² daß hierbei ausschließlich zwei Arten für *Odoboenus rosmarus* in Betracht kommen: *Mya truncata* und *Saxicava rugosa*. Beide Muschelarten leben in einer Tiefe von 10 bis 50 Faden und sind 7,5 bis 17,5 cm (3 bis 7 Zoll) tief eingegraben. Um an diese Muscheln heranzukommen, muß sie das Walroß aus dem Meeresboden auspflügen.

Hierbei leisten ihm allem Anscheine nach die sonderbaren, sehr starken Schnauzenborsten Dienste beim Aufstöbern der Muscheln, wenn das Walroß auf Nahrungssuche ist. Die Muschelschalen werden, wie die vorliegenden Berichte MALMGRENS ausdrücklich besagen, durch das Zusammenwirken der rudimentären Backenzähne und der Zunge aus den Schalen gelöst und diese wieder ausgespuckt, so daß man bei der Sektion frisch getöteter atlantischer Walrosse nur die Weichteile der Muscheln, niemals aber ihre Schalen in den Mägen findet. Die Muscheln werden nicht durch eine Bewegung der Lippen in das Maul befördert, sondern schlüpfend eingesogen.*

* MAX HILZHEIMER in BREHMS „Tierleben“, 4. Aufl., 11. Bd., S. 630 (1914):

„Zu beiden Seiten der Schnauze stehen in Querreihen von schwankender Anzahl runde, abgeflachte, hornige, von vorne nach rückwärts an Länge zunehmende Schnurrborsten, von denen die stärksten Rabenfederkieldicke und bis 10 cm Länge haben; ihre Zahl mag etliche hundert betragen. Sie bilden einen dichten, starken Schnurrbart, kreuzen und decken sich vielfach und stellen vor der Mundspalte eine Art Sieb dar, durch dessen enge Zwischenräume bei der Nahrungsaufnahme das Futter gleiten muß.“ Und weiter, Zitat nach MAX SCHMIDT (Zool. Garten, 1885): „Es nimmt sein Futter nicht in der Weise auf, daß es dasselbe mit den Lippen ergreift oder mit dem Maul aufsnappt, sondern dasselbe mit einem Luftstrom einzieht, wobei ein schlüpfender Ton entsteht“ (l. c. S. 635).

Sehr wichtig zur Beurteilung der Art der Nahrungsaufnahme ist die Beobachtung SCHMIDTS (ebenda, S. 635), daß das Walroß vor dem Aufnehmen der Nahrung durch Hin- und Herschieben der Schnauze den Bissen in die

Man hat in älteren Berichten wiederholt der Angabe begegnen können, daß sich das Walroß seiner mächtigen Eckzähne als Angriffs- und Verteidigungswaffen bedient sowie mit ihrer Hilfe auf den Eisschollen und Eisbergen sehr geschickt zu klettern vermag. Daß die Walrosse ihre Eckzähne gelegentlich als Waffen verwenden, ist durch viele Beobachtungen belegt; indessen ist die möglicherweise auch gelegentlich vorkommende Verwendung der großen Zähne als Hilfen beim Klettern sicher nur eine untergeordnete und die Hauptaufgabe besteht, wie MALMGREN ausdrücklich hervorhebt, in der Pflugfunktion ("digging") bei der Suche nach marinen Bodenmuscheln.

Neben den marinen Muscheln nimmt das atlantische Walroß angeblich auch Meerespflanzen zu sich, aber die vegetabilische Nahrung ist, wie ALLEN mit Recht hervorhebt, sicher nur eine gelegentliche und ganz untergeordnete im Vergleiche mit der Muschelnahrung.^{103*}

Soweit wir etwas Genaueres über die Nahrung der pazifischen Walroßart wissen, umfaßt auch sie in der Hauptsache Meeresmuscheln und obwohl ELLIOT nur davon spricht, daß sie "exclusively of shell-fish (principally clams)" besteht, so ist doch anzunehmen, daß es sich um ähnliche Meeresmuscheln handelt wie es jene sind, die das Futter der atlantischen Art bilden. ELLIOT gibt aber auch ausdrücklich an, daß daneben die dicken Wurzeln gewisser Meerespflanzen einen wichtigen Anteil der Nahrung des pazifischen Walrosses bilden. Merkwürdigerweise schluckt *Odobaeus obesus* die Muscheln mitsamt den Schalen, wie die Sektion des Mageninhaltes nach ELLIOT beweist. Die Muschelschalen finden sich nach DALL in den Exkrementen des Walrosses an seinen Ruheplätzen in großen Mengen.¹⁰⁴

Die großen Eckzähne der Walrosse sind also nichts anderes als Stöber- und Pflugapparate, aber sie werden beim Kampfe auch als Waffen verwendet, wie zahlreiche Berichte besagen.

richtige Lage zur Mundspalte zu bringen sucht und daß es dann die Nahrung mit einem schnalzenden Ton einschlürft.

Die ausgesprochene Abflachung der Schnauze in Verbindung mit den dicken, hornigen Borstenhaaren des Schnurrbartes beweist, daß das Tier bei normaler Nahrungssuche mit der Schnauze über dem Meeresboden gründelt und daß es dabei die Zähne zum Aufstöbern der in den Bodenschlamm eingegrabenen Muscheln verwendet. Das kann kaum in der Weise geschehen, daß das Tier wie mit einer Harke mit einer von oben nach unten gerichteten Bewegung die Muscheln aus dem Bodenschlamm herausbefördert, sondern das geschieht wahrscheinlich derart, daß das Tier die Schnauze auf den Boden preßt und dabei den Schädel nach links und rechts bewegt, wobei die Muscheln heraufgewühlt werden. Daher sind auch bei sehr alten Walrossen die Eckzähne an den Spitzen abgenutzt.

* In der letzten Zeit haben sich die Berichte darüber gemehrt, daß die atlantischen Walrosse während ihrer oft sehr weit ausgedehnten Wanderungen oder wenn sonst Mangel an ihrer gewohnten Nahrung eintritt, Fische, ja sogar auch Weißwale und Seehunde verzehren.

Die Wurzel der Walroßzähne bleibt lange Zeit offen und schließt sich erst im höheren Alter. Erwähnt mag noch werden, daß einzelne Fälle bekanntgeworden sind, in denen Walroßkühe abnorm lange und dabei sehr schlanke Eckzähne besitzen, wobei es auch zu starken Asymmetrien kommen kann.

14. Rhytidus.

Da in früherer Zeit *Dinotherium* nicht nur mit dem Walroß, sondern auch mit dem Dugong verglichen worden ist, so daß es sogar zu der Vorstellung kam, *Dinotherium* könnte am wahrscheinlichsten so ausgesehen haben wie ein Dugong, so soll demzufolge an die Besprechung des Walrosses auch die des Dugongs und der Sirenen überhaupt angeschlossen werden, soweit sie vergrößerte Vorderzähne besitzen oder besessen haben.

Von allen bisher bekannten Sirenen hat *Rhytidus capgrandi* LART. aus dem Oberoligozän (Aquitanien) von Bournic im Garonnebecken die stärksten Stoßzähne aufzuweisen, die von irgendeiner rezenten oder vorzeitlichen Sirene bekannt sind. Ich habe schon vor einer Reihe von Jahren die in Frankreich aufbewahrten Originale dieser Sirene studiert und später gelegentlich die Lichtbilder zweier Stoßzähne dieser oberoligozänen Sirene veröffentlicht.¹⁰⁵ Die beiden Zähne sind etwa 30 cm lang, bei einer berechneten Gesamtlänge des Tieres von ungefähr 5 m. Die beiden Zähne werden im Muséum d'histoire naturelle zu Paris aufbewahrt.

Da bei den lebenden Sirenen nur der Dugong und auch dieser nur im männlichen Geschlechte vergrößerte Schneidezähne, sog. „Stoßzähne“, besitzt, so ist es notwendig, sich darüber zu unterrichten, ob diese Zähne überhaupt als Werkzeuge oder Waffen in Betracht kommen.

H. DEXLER hat eingehende Beobachtungen über das Leben des Dugongs in den ostaustralischen Gewässern angestellt und wir verdanken ihm und L. FREUND¹⁰⁶ einen wertvollen Bericht über die Morphologie und die Lebensgewohnheiten des australischen Dugongs (*Halicore dugong* EXL.). Aus den von DEXLER mitgeteilten Lichtbildaufnahmen und seiner Beschreibung geht einwandfrei hervor, daß die Vorderzähne bei der Nahrungsaufnahme des Tieres nicht die geringste Rolle spielen und da sie bei 25 von DEXLER untersuchten Exemplaren höchstens 32 mm weit aus dem Zahnfleisch vorragten, so ist anzunehmen, daß sie auch als Waffen kaum Verwendung finden.

Freilich könnte man an eine solche Funktion denken, wenn man den knöchernen Schädel eines Dugongs betrachtet, in dem der Zwischenkiefer sehr verstärkt und nach unten abgelenkt ist, was ja eben zu einem Vergleiche mit der Unterkieferabknickung des *Dinotherium* geführt hat.

Diese Abknickung des vorderen, knöchernen Schnauzenteiles beim Dugong in Verbindung mit der eigenartigen Abschrägung des Unter-

kiefers war die Veranlassung, den nach unten abgeknickten Unterkiefer von *Dinotherium* in Vergleich zu ziehen und an gleichartige Funktionen der Schnauze und der Vorderzähne zu denken. Dies ist aber durchaus unberechtigt.*

Vor allem spielen die Vorderzähne des Dugongs bei der Nahrungsaufnahme der Meerespflanzen keine Rolle. Das wichtigste Organ bei der Nahrungsaufnahme ist beim Dugong ein mächtiger, sehr steifer und harter Fortsatz des harten Gaumens, der aus derbem, fibrösem Gewebe

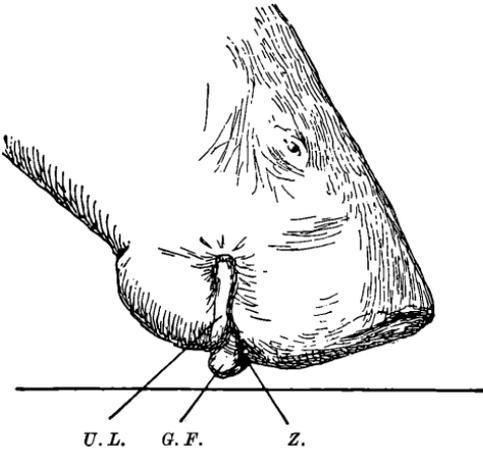


Abb. 30. Kopfstellung eines Dugongs (*Halicore dugong* ERXL.) bei der Nahrungsaufnahme. Zeichnung nach einem Lichtbild, das von H. DEXLER unweit der Mündung des Wallum Creek, Stradbroke Island, Ostaustralien (1901) aufgenommen wurde. Die Stellung des Kopfes ist der Beschreibung durch DEXLER entnommen. — Z = kleine, kaum sichtbare Spitze des Stoßzahns; G. F. = harter Gaumenfortsatz, mit dem das Tier die Seegraswiesen abweidet; U. L. = Unterkieferlippe.

besteht und auch bei geöffnetem Maule derart vorsteht, als ob sein Vorderende die Zungenspitze wäre. Das geht sowohl aus der Beschreibung als auch aus den Lichtbildaufnahmen DEXLERS hervor. Ich gebe hier eine von mir kopierte Zeichnung nach einem Lichtbilde DEXLERS (l. c., Taf. XI, Abb. 1) wieder (Abb. 30), die auch die Stellung zur Anschauung bringen soll, in der sich der Schädel bei der Nahrungsaufnahme befindet. Mit diesem Fortsatz des harten Gaumens, der wie ein Schaber wirkt, oder ähnlich wie die Radula einer Schnecke, weidet der australische Dugong die Seegraswiesen ab. Die in den Eingeweiden aufgefundene Pflanzenart sind eine Hydrocharidacee, *Halophila ovalis*, die zweite ist eine Zostera-Art, *Zostera capricorni*.^{107**} Wo der Dugong weidet, hinterläßt er auf dem seichten, von den Futterpflanzen bestandenen Boden breite Rinnen, deren Breite genau der Breite des erwähnten

* Ich möchte zwar annehmen, daß die Hautbekleidung der nach vorne gewendeten Fläche des Unterkiefers von *Dinotherium* sehr stark gewesen ist, aber ich glaube nicht, daß diese Fläche etwa mit einer Hornschicht wie die abgeschrägte Vorderseite des Unterkiefers von *Halicore* überzogen war.

** Die Fraßspuren des australischen Dugongs entsprechen nach den Beobachtungen von H. DEXLER genau der Breite des aus dem Maule vortretenden harten Gaumenfortsatzes und reichen etwa 4—6 cm tief in den weißen Sand hinein, der den Untergrund der Seegraswiesen bildet, auf denen der Dugong weidet.

Gaumenfortsatzes entspricht, der bei dem von DEXLER beschriebenen Exemplar eine Breite von 7 cm besaß und nicht zurückziehbar war.

So bleibt von Sirenen nur die Gattung *Rhytidus*¹⁰⁸ übrig, bei der die Stoßzähne immerhin eine bedeutendere Länge erreicht haben. Da aber der Unterkiefer im wesentlichen dieselbe Form und das Gebiß des Unterkiefers dieselbe Reduktion wie bei *Halicore* aufweist, so ist anzunehmen, daß die Art der Nahrungsaufnahme auch bei *Rhytidus* dieselbe war wie beim lebenden Dugong und daß die Stoßzähne auch als Waffen eine ebenso untergeordnete Rolle spielten wie beim rezenten Dugong. Die zahlreichen Narben und Risse in der Haut erlegter Dugongs können, wie DEXLER betont, nur zum geringsten Teil auf Verletzungen durch die Stoßzähne der Männchen zurückgeführt werden.

15. Monodon.

Unter den Walen begegnen wir mehreren Gattungen, die sich auf verschiedene Familien verteilen, bei denen entweder nur im Vorder-

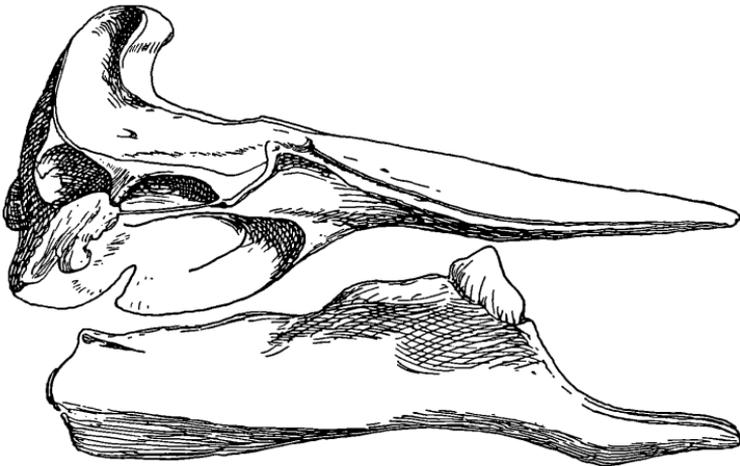


Abb. 31. *Mesoplodon sechellensis* GRAY.

gebiß oder im Vorder- und Mittelgebiß oder nur im Mittelgebiß entweder einzelne Zähne (in diesen Fällen immer nur der linke) oder ein oder zwei Zahnpaare vergrößert erscheinen.

Diese Zahnvergrößerungen im Vordergebiß und Mittelgebiß bei Reduktion der übrigen Zähne sind besonders in der Familie der Schnabelwale oder *Ziphiidae* zu beobachten. Die betreffenden Gattungen sind *Palaeoziphius* (Obermiozän), *Mioziphius* (Obermiozän), *Anoplomassa* (Obermiozän), *Berardius* (Holozän), *Ziphius* (Holozän), *Mesoplodon* (Obermiozän bis Holozän).

Wie ich 1905¹⁰⁹ und 1919¹¹⁰ zu zeigen versucht habe, ist es das erste und siebente Zahnpaar des Unterkiefers, das die Vergrößerung aufweist, während alle übrigen Zähne des Unterkiefers, Zwischenkiefers und Oberkiefers bei diesen Walen entweder ganz verlorengegangen oder derart verkümmert sind, daß sie nur mehr als winzige Rudimente im Zahnfleisch stecken, aber nicht mehr zum Zubeißen oder zum Fange verwendet werden können.

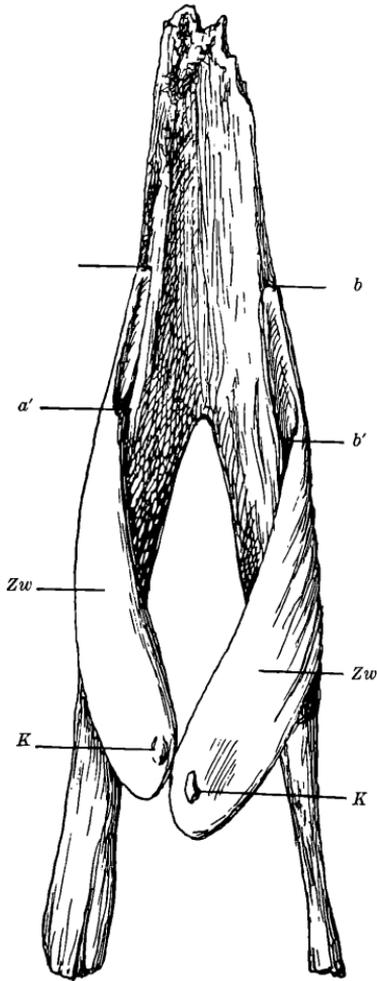


Abb. 32. Unterkiefer von *Mesoplodon layardii* GRAY, von der Seite gesehen. Das Tier strandete 1865 in der Nähe von Kapstadt. Original in Kapstadt (früher im Britischen Museum zu London). $a-a'$ = Abnutzungsfäche der Vorderseite des linken, $b-b'$ = des rechten Zahns. Zw = Wurzel, K = Krone des exzessiv vergrößerten Zahns. (Originalzeichnung nach einem Gipsabguß im Besitze des Verf.)

Diese vergrößerten Zähne der Ziphiiden (Abb. 31) dienen und dienten zweifellos als Waffen, denn bei der Nahrungsaufnahme kommen die Zähne der Schnabelwale nicht mehr in Betracht, da diese Zahnwale zur ausschließlichen Cephalopodennahrung übergegangen, also teuthophag geworden sind. Hingegen spielen diese Zähne eine große Rolle bei den unter den Walen ausgefochtenen heftigen Paarungskämpfen. Manche Ziphiiden bekämpfen sich durch heftige Schläge mit der Schnauze, die durch gewaltige Knochenaufreibungen verstärkt sein kann, wie *Hyperoodon rostratus*, der Dögling, zeigt; andere teilen untereinander heftige Schnauzenschläge aus, die um so wirksamer sind, als bei den geschlechtsreifen Tieren Zwischenkiefer, Oberkiefer, Vomer und Mesethmoid zu einer sehr harten, elfenbeinähnlichen Masse verschmelzen, was die Wucht der Schläge erhöht. Schon bei der aus dem Boldérien von Antwerpen (Obermiozän bis unteres Pliozän) bekannten Art *Choneziphius planirostris* sind verheilte Bruchverletzungen der Schnauze beobachtet worden,¹¹¹ die beweisen, daß schon die tertiären Schnabelwale Kämpfe untereinander ausfochten. Bei den im Unterkiefer noch

mit Zähnen bewehrten Ziphiiden (z. B. bei *Ziphius* und bei *Mesoplodon*) kann an der Haut erlegter Exemplare eine große Zahl von vernarbten oder frischen

Wunden festgestellt werden, die besonders in der Region der Geschlechtsteile der Weibchen gehäuft erscheinen und sich als kürzere oder längere, von den Zahnspitzen eingerissene Streifen und Risse in der Haut darstellen.¹¹²

Bei *Mesoplodon layardi* (Abb. 32, 33) kann jedoch das Unterkieferzahnpaar nicht mehr als wirksame Waffe verwendet werden. Die nach hinten und oben aus dem Unterkiefer aufsteigenden Zähne bestehen der Hauptmasse nach aus einer weit aus dem Unterkieferknochen hervor-

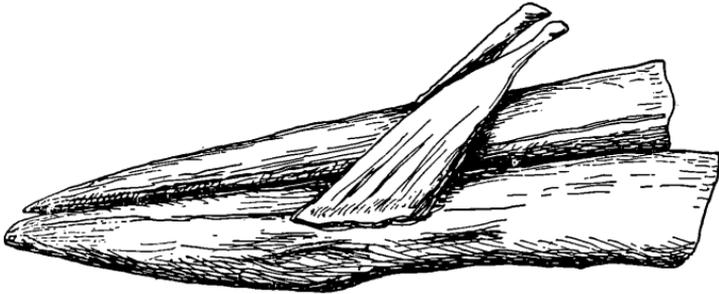


Abb. 33. Vorderende der Schnauze von *Mesoplodon layardi* GRAY aus der Walwick-Bay, Kap der Guten Hoffnung (1869). Original im Universitätsmuseum zu Oxford. (Nach einem Gipsabguß im Besitze des Verf.)

stehenden, lateral stark komprimierten Wurzel, die an ihrem Ende eine winzige, verkümmerte, bohnenförmige Krone trägt, deren Schmelzbelag fehlt. Das Merkwürdigste an diesem Zahnpaar liegt jedoch darin, daß sich die beiden Zähne des Unterkiefers derart oberhalb der Schnauze kreuzen, daß nur mehr ein sehr kleiner Spielraum zum Öffnen des Maules überbleibt.

Diese Eigentümlichkeit, die bei einem der hier abgebildeten Exemplare besonders deutlich in Erscheinung tritt, ist bei allen bisher bekanntgewordenen Exemplaren dieser Art zu beobachten. Man kennt diesen Zahnwal aus den Gewässern bei der Südspitze Afrikas (Kaphalbinsel und Walwick Bai), aus den Gewässern um Neuseeland, von der Küste von Queensland, von der östlichen Falklandinsel und von den Chathaminseln.

Ich habe darüber vor kurzem folgendes dargelegt:¹¹³

„Man hat sich früher den Kopf darüber zerbrochen, wie sich diese Tiere ernähren können. Die Lösung des Rätsels ergab die genaue Untersuchung der Unterkieferzähne. Am Vorderende — dort, wo sie das Zahnfleisch verlassen — sind die beiden Zähne eines von mir untersuchten Exemplars stark abgenutzt, als ob an diesen Stellen die Zähne angefeilt worden wären. Diese Abnutzungsstellen sind aber auch die Erklärung für die Ernährungsart der Tiere. Da wir wissen, daß die Schnabelwale

Tintenfischfresser sind, ebenso wie die Pottwale, und daß es ihnen gelingt, den Kraken die Arme abzureißen und diese zu verschlucken, so verstehen wir, was für Abnutzungsspuren hier vorliegen: es sind die Reibungsspuren der Tintenfischarme beim Losreißen vom Tintenfischkörper. Eine andere Ernährungsweise wäre für *Mesoplodon layardi* überhaupt ausgeschlossen, weil ja die beiden Kiefer nur wenige Zentimeter weit geöffnet werden können.

Dieses Beispiel ist übrigens auch für alle jene sehr lehrreich, die um jeden Preis irgendeine Einrichtung bei hochspezialisierten Tieren oder Pflanzen als eine geradezu wunderbare ‚Anpassung‘ zu betrachten geneigt sind. In dem vorliegenden Falle hat es sozusagen an einem Haar gehangen, daß durch diese extrem gesteigerte Bildung des unteren Zahnpaares bei *Mesoplodon layardi* der Untergang der Art eingetreten wäre, hätten nicht Tintenfische mit abreißbaren Armen schon früher die Nahrung bei den anderen Arten dieser Gattung gebildet.“

Die schon bei *Mesoplodon sechellensis* (Abb. 31) vorhandene ungewöhnlich starke Erhöhung des Unterkiefers und die Vergrößerung des einzigen Zahnpaares des Unterkiefers zeigt den Weg, auf dem die Hypertrophie der Zähne von *Mesoplodon layardi* entstanden ist. Wir sehen hier einen analogen Vorgang wie bei den extrem verlängerten und zuletzt spiralig eingerollten Stoßzähnen des Mammuts oder bei dem extrem hypertrophen Geweih des irischen Riesenhirsches.

Etwas anderes liegt auch bei *Monodon* nicht vor. Auch hier handelt es sich um eine extreme Vergrößerung des einen, und zwar des linksseitigen Stoßzahnes des Narwalmännchens. Ursprünglich hatten wohl beide Geschlechter ein nach vorne gerichtetes Eckzahnpaar, das bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spielte, so wie die allerdings beim Männchen etwas stärker, aber doch in beiden Geschlechtern gleichmäßig ausgebildeten Eckzähne des Walrosses. Beim Narwalweibchen ist dieser primitivere Zustand noch erhalten: es trägt zwei kleine, in beiden Oberkiefern aber gleichmäßig ausgebildete Stoßzähne, die übrigens meist fehlen. Ursprünglich haben sie wohl in beiden Geschlechtern zum Aufstöbern verschiedener grundbewohnender Muscheln gedient. Dann aber hat sich der Narwal, wie es scheint, bei seiner Nahrung auf weichkörperige Grundtiere des Meeres spezialisiert, denn in seinem Magen finden sich bei Sektionen in erster Linie Schollen und Rochen, dann aber nackte Weichtiere, Fische und Seegurken.¹¹⁴ Der große, nur beim Männchen des Narwals in dieser Länge und Stärke vorhandene Eckzahn des linken Unterkiefers dient also nicht mehr als ein wichtiges und lebensnotwendiges Werkzeug bei der Nahrungssuche wie die Eckzähne beim Walroß, sondern fast nur als Waffe. Daß dies aber in hohem Maße der Fall ist, geht daraus hervor, daß mehrmals nicht nur abgebrochene Narwalzähne beobachtet worden sind, sondern auch solche, in deren

Zahnhöhlen andere Zähne festgerammt waren. Man erlegt selten einen Narwal, dessen Eckzahn unverletzt wäre.

16. *Desmostylus*.

Wenn auch bei dem lebenden Narwalmännchen nur der linke Eckzahn allein zu einem geradgestreckten, in der Verlängerung der Kieferachse gelegenen Stoßzahn ausgewachsen ist, so zeigt doch das Verhalten der beiderseitig im Oberkiefer entwickelten Eckzähne des Weibchens, daß diese beim Narwalweibchen bedeutungslosen Zähne in der Vorgesichte des Narwals eine funktionelle Bedeutung bei der Nahrungsaufnahme gehabt haben dürften. *Monodon* ist ein Zahnwal, der ausschließlich von benthonischen Meerestieren lebt und so ist die Annahme begründet, daß seine Vorfahren die damals noch kleineren, aber bei beiden Geschlechtern wahrscheinlich ziemlich gleichmäßig ausgebildeten Eckzähne wie eine Gabel benutzt haben dürften, mit der sie die Nahrungstiere vom Boden aufgenommen haben.

Eine ebensolche, aus den Vorderzähnen bestehende Zahngabel hat auch der merkwürdige *Desmostylus* besessen, der sowohl den Zwischenkiefer als auch den Unterkiefer mit nach vorne gerichteten Schneidezähnen besetzt hatte. Im Zwischenkiefer trug *Desmostylus* jederseits einen, im Unterkiefer jederseits zwei nach vorne gerichtete Schneidezähne, und zwar ist der äußere der beiden Unterkieferschneidezähne der größere (ähnlich wie dies bei *Hippopotamus* der Fall ist¹¹⁵).

Die Funktion dieses Vordergebisses ist zweifellos eine gründelnde gewesen und das Gebiß ist seinem Typus nach am besten als ein Gründelgebiß oder Gabelgebiß zu bezeichnen. Es steht in funktioneller Hinsicht durchaus mit der Entenschnabelform der Schnauze in Einklang, und so leitet die Funktion der Schnauze von *Desmostylus* zu dem Typus hinüber, den wir beim lebenden Schnabeltier antreffen.

Nicht dieses Verhalten der Schnauzenregion allein — das ja auch ohne weiteres als eine Konvergenzerscheinung angesehen werden könnte — hat mich vor zwanzig Jahren dazu geführt, mit aller Entschiedenheit die von den früheren Beschreibern vermutete Zugehörigkeit zu den Subungulaten, und zwar speziell zu den Sirenen, zu verneinen.¹¹⁶ Noch immer hat sich meine Auffassung von der Nichtzugehörigkeit von *Desmostylus* (unteres und mittleres Miozän der Küstengebiete des Pazifik von Japan bis Kalifornien) zu den Sirenen, ja auch nicht zu den Subungulaten und überhaupt zu den plazentalen Säugetieren, nicht durchzusetzen vermocht, aber ich sehe mich trotz verschiedener gegen meine Auffassung gemachter Einwände noch immer nicht veranlaßt, von meiner Ansicht abzugehen, daß *Desmostylus* ein Säugetier war, das überhaupt nicht zu den Plazentaliern gehörte, sondern zu den Multituberkulaten, und daß es gewisse Eigentümlichkeiten des morphologischen Baues

besitzt, die ihm zum mindesten einen Platz in der Nähe der diprotodonten Marsupialier anweisen.

Hier sei auf die Frage der systematischen Stellung von *Desmostylus* nicht weiter eingegangen; ich werde darauf bei anderer Gelegenheit zurückkommen, um auch mehrere noch unveröffentlichte Skizzen zu publizieren, die ich bei meinen Studien über *Desmostylus* in Washington im Frühjahr 1925 angefertigt habe. Was uns hier an *Desmostylus* interessiert, ist das Vorhandensein des merkwürdigen Gabel- oder Gründelgebisses in Gestalt von zwei oberen und vier unteren in gerader Richtung nach vorne aus dem Schädel vorstehenden Schneidezähnen in Verbindung mit der dem Gründeln entsprechenden Form der entenschnabelartig gestalteten Schnauze. Die Nahrung des Tieres, das bisher nur aus marinen Küstenbildungen des unteren und mittleren Miozäns der pazifischen Region bekannt ist — andere Angaben haben sich als irrtümlich erwiesen — hat wahrscheinlich aus marinen Pflanzen, vielleicht aber auch aus benthonischen Meerestieren bestanden, die mit den kräftigen, sehr eigentümlich gebauten Backenzähnen zerkleinert werden konnten.

17. *Astrapotherium*.

In den miozänen Santa Cruz Beds Patagoniens liegen die Reste eines sehr merkwürdigen Huftiers begraben, das besonders durch die Ausgrabungen der von der Universität Princeton N. J. veranstalteten Expedition gut bekannt geworden ist. Ein ausgezeichnet erhaltener Schädel befindet sich in der paläontologischen Sammlung dieser Universität, wo ich ihn anlässlich meiner Vorlesungen an dieser Hochschule 1925 zu sehen Gelegenheit hatte. WILLIAM B. SCOTT hat diese Reste eingehend untersucht und beschrieben.¹¹⁷

Der Schädel von *Astrapotherium* (Abb. 34) weist eine so große habituelle Ähnlichkeit mit der Rhinozerotoidengattung *Metamynodon*^{118*} aus dem Oligozän Nordamerikas und der mit dieser verwandten Gattung *Cadurcotherium* aus dem Oligozän Frankreichs¹¹⁹ und der Mongolei (Ardyn-Obo-Formation)¹²⁰ auf, daß man bei oberflächlicher Betrachtung versucht ist, an eine Verwandtschaft der *Astrapotheria* mit den *Amynodontidae* zu denken, während nur allerdings sehr weitgehende Konvergenzerscheinungen vorliegen.

Über die morphologischen Verhältnisse von *Astrapotherium* sind wir seit 1932 durch die eingehenden Untersuchungen von W. B. SCOTT unterrichtet.

* TROXELL macht besonders auf die periskopische Stellung der Augen aufmerksam und vergleicht *Metamynodon* mit *Hippopotamus*, auch hinsichtlich der gespreizten Zehen. TROXELL nimmt eine aquatische Lebensweise von *Metamynodon* an, dem er auch eine prehensile Lippe zuspricht, in Betracht des Vorhandenseins tiefer Wangengruben, starker Rugositäten am Vorderrand der Orbita, Größe der Foramina infra-orbitalia, und Form und Lage der Nasenöffnung.

Astrapotherium trägt im Zwischenkiefer keine Schneidezähne mehr, sondern nur mehr jederseits drei im Unterkiefer. Dagegen ist das aus den beiden Eckzahnpaaren gebildete Hauergebiß besonders kräftig entwickelt. Der obere Eckzahn richtet sich sowohl nach unten als auch nach außen und schleift auf der Hinterseite des nach oben und außen gewendeten unteren Eckzahns. So ist also das Zusammenwirken der oberen und unteren Eckzähne im wesentlichen dasselbe wie beim Flußpferd, wenn auch eine Abweichung darin besteht, daß beim Flußpferd

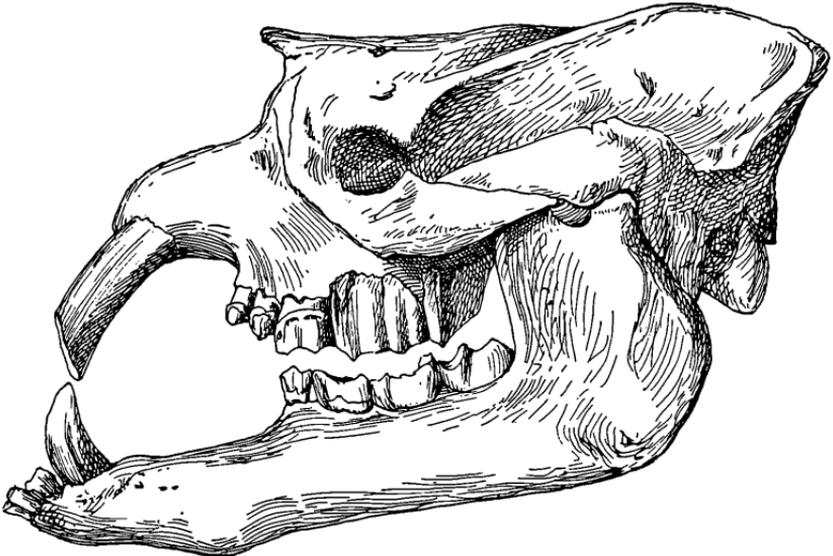


Abb. 34. *Astrapotherium magnum* OWEN. — Miozän Patagoniens (Santa Cruz-Schichten an der atlantischen Küste). Nach WILLIAM B. SCOTT (1932).

der obere Eckzahn stärker nach außen gedreht ist, während sich der untere mehr nach oben als nach außen wendet. Das Zusammenarbeiten der Eckzahnpaare ist also zwar im Prinzip das gleiche, aber in Einzelheiten verschieden. Dasselbe mechanische Prinzip ist auch im Gebiß des Wildschweins ausgeprägt.

Die zahlreichen Modifikationen der Hauer bei den Suiden sowie die extremen Spezialisierungen in den verschiedenen Anpassungsreihen dieses Stammes bilden den Gegenstand einer im Zuge befindlichen Untersuchung meines Assistenten Dr. SEPP KERNERKNECHT, so daß ich auf diesen Teil des vorliegenden Fragenkomplexes nicht näher eingehen will.

Die Hauptfunktion des Vordergebisses von *Astrapotherium* und der analog gestalteten anderen fossilen Formen hat wahrscheinlich im Wühlen und Ausgraben von Wurzeln bestanden und das Vordergebiß ist daher als ein „Wühlgebiß“ zu bezeichnen.

18. *Baluchitherium*.

Bei den primitiveren Gattungen unter den *Rhinocerotioidea*, wie sie durch die Gattung *Trigonias* aus dem Unteroligozän Nordamerikas repräsentiert werden, ist das Vordergebiß noch nicht so stark zurückgebildet wie bei den jüngeren Vertretern der verschiedenen Stammesreihen, die dem Hauptstamme der Nashörner angehören. Bei *Subhyracodon* und dem (vielleicht mit *Subhyracodon* identischen) *Trigonias*¹²¹ ist das Vordergebiß noch fast vollzählig vorhanden: bei *Trigonias* in jedem Zwischenkiefer drei Inzisiven, von denen der erste der größte ist, dann

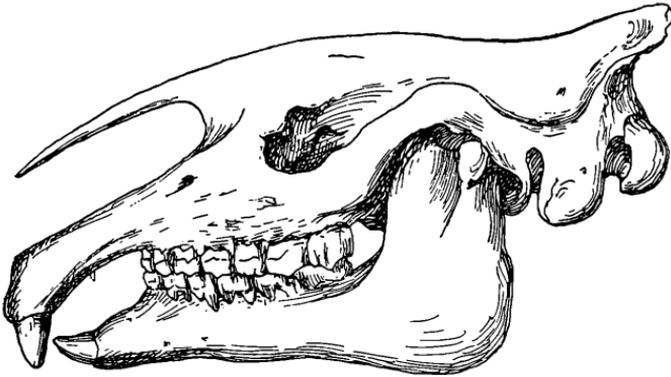


Abb. 35. Schädel von *Baluchitherium grangeri* OSBORN, aus dem Oligozän der Mongolei, 128,6 cm lang. Letzte Rekonstruktion durch WALTER GRANGER und WILLIAM K. GREGORY (1936).

der obere Eckzahn, der aber, wie seine Kleinheit anzeigt, bereits im Schwinden ist; im Unterkiefer sind nur mehr drei Zähne des Vordergebisses erhalten, und zwar ist der erste untere Inzisiv sehr klein, der nach vorne gerichtete zweite jedoch groß und dieser ist der Antagonist des großen ersten Schneidezahns des Zwischenkiefers; der dritte untere Inzisiv ist wieder klein und der Eckzahn ist bereits verlorengegangen.

Dieses Verhalten ist bei dem hochspezialisierten *Baluchitherium* (Abb. 35) aus dem Oligozän Asiens erhalten geblieben, soweit es die Stärke der Zähne des Vordergebisses und deren gegenseitige Stellung sowie ihre Achsenstellung in den Kiefern betrifft, aber die bei *Trigonias* und *Subhyracodon* noch kleinen Nebenzähne sind bei *Baluchitherium* bereits verlorengegangen, so daß das Vordergebiß dieses Nashorns nur mehr aus dem oberen ersten Schneidezahnpaar sowie vielleicht aus einem winzigen oberen Eckzahnrudiment, im Unterkiefer aber nur mehr aus dem zweiten Schneidezahnpaar besteht.

OSBORN hatte 1923 die Vermutung ausgesprochen,¹²² daß die großen Schneidezähne des Zwischenkiefers von *Baluchitherium* als Verteidigungswaffen gedient haben; dagegen haben WALTER GRANGER und WILLIAM

K. GREGORY die Ansicht vertreten,¹²³ daß "their primary function was to assist in the sudden jerking loose of shrubs by downward movements of the head and neck, since they are well placed to act thus as picks and levers, while the skull is braced to resist such stresses through its strong rostrum, down-curved zygomata and greatly emphasized basi-occipital eminence".

Bisher ist aber, wie es scheint, immer übersehen worden, daß die Stellung der Schneidezähne im Zwischen- und Unterkiefer in höchst auffallender Weise mit der Stellung der Vorderzähne bei den diprotodonten Marsupialiern, bei den Notoungulaten usw. übereinstimmt, wo die oberen mit den unteren Schneidezähnen einen ungefähr rechten Winkel einschließen, wenn man das Gebiß im Profil betrachtet, und daß hierbei die unteren Inzisiven gerade nach vorne aus dem Unterkiefer vorragen, während die oberen steil nach unten gerichtet sind. Das legt die Vermutung nahe, daß auch die Funktion des Vordergebisses von *Baluchitherium* von der jener Säugetiere nicht sehr verschieden gewesen sein kann, bei denen die Vorderzähne eine gleiche Lage und Stellung in den Kiefern besitzen.

Allerdings ist zu beachten, daß bei *Baluchitherium* die Vorderenden der Schneidezähne nicht wie z. B. bei *Bettongia*, *Diprotodon*, *Procavia* usw. meißelartig zugeschärft, sondern konisch sind. Von einer bis in alle Einzelheiten übereinstimmenden Funktion kann also kaum die Rede sein. Aber wir werden die Vermutung nicht von der Hand weisen können, daß *Baluchitherium* ebenso wie *Trigonias* usw. von Formen abstammte, bei denen das Vordergebiß die Funktion besaß, wie sie für ein normales Diprotodontengebiß festzustellen ist und wovon oben die Rede war.

Ich möchte freilich die Meinung aussprechen, daß es sich bei den Futterpflanzen der gewaltigen *Baluchitherien* nicht unbedingt und ausschließlich um laubtragende Bäume gehandelt zu haben braucht. Es ist ganz gut denkbar, und das läßt sich auch mit dem Charakter des Vordergebisses vereinen, daß die Nahrungspflanzen dieser großen Nashörner aus niedrigem Buschwerk bestanden, so daß die Nahrungsaufnahme nicht in der Weise erfolgen mußte, daß die Nahrung durch eine Bewegung der Kiefer und Zähne von oben nach unten abgerissen, sondern daß sie von unten nach oben gerissen wurde. Das würde mit dem ganzen Habitus des Tieres nicht in Widerspruch stehen, und wenn es sich um niedere Kräuter usw. gehandelt haben sollte, so brauchen wir nur daran zu denken, daß das Äsen beim Pferde nicht in der Weise erfolgt, daß die Tiere niederknien, sondern daß es schon genügt, daß sie das eine Vorderbein schräge vor das andere setzen, so daß das Maul des stehenden, grasenden Pferdes den Boden leicht erreichen kann.

19. Untatherium.

Bei den meisten Säugetieren, deren Vordergebiss ein oder mehrere Zahnpaare besitzt, die besonders vergrößert sind, treten diese Größenunterschiede im männlichen Geschlecht stärker hervor als beim weiblichen. Das ist nicht nur bei den karnivoren Säugetieren der Fall, sondern auch bei den Pflanzenfressern und dieser Unterschied kann so weit gehen, daß beim Weibchen die meist in solchen Fällen im männlichen Geschlecht besonders stark vergrößerten Zähne ganz verlorengegangen sind.

Dieser Verlust von vergrößerten Zähnen des Vordergebisses ist übrigens auch bei den Reptilien zu beobachten. Bei den Dicynodontiern unterscheiden sich Schädel verschiedener Individuen oft nur durch das Vorhandensein eines mehr oder weniger vergrößerten Eckzahnpaares (Abb. 1) oder durch das gänzliche Fehlen eines solchen. Da sonst keine morphologischen Unterschiede zwischen solchen bezahnten Schädeln, die man *Dicynodon* genannt hat und den zahnlosen, die man unter dem Namen *Udenodon* unterscheiden zu sollen geglaubt hat, nachweisbar sind, wird es wohl unzweifelhaft sein, daß die zahnlosen Schädel den Weibchen, die bezahnten den Männchen von *Dicynodon* angehören.

Schon CH. DARWIN¹²⁴ hat Fälle zusammengestellt, in denen bei den Männchen verschiedener Säugetiere die Eckzähne größer sind als bei den Weibchen derselben Arten. Das ist feststellbar bei einigen Antilopen, beim Moschustier, beim Kamel, Pferd und Wildschwein, bei verschiedenen Affen, Robben und dem Walroß. DARWIN macht weiter darauf aufmerksam, daß sich derselbe Unterschied beider Geschlechter auch im Schneidezahnabschnitt mancher Säugetierarten bemerkbar macht; als Beispiele dafür führt er den Elefanten, und zwar den indischen, sowie den Dugong an.

Da der große Stoßzahn des Narwalmännchens morphologisch als Eckzahn anzusprechen ist, so ist er der erstgenannten Gruppe anzureihen.

In manchen Fällen sind die Zähne nur als Angriffs- und Verteidigungswaffen der so bewehrten Männchen verwendbar, in anderen treten überdies noch andere Bildungen, wie Schädelzapfen oder Hörner usw., als Waffen in Erscheinung. In gewissen Fällen, in denen die Männchen stärkere Eckzähne haben, die bei den Weibchen sehr klein sind oder ganz fehlen, wie beim Pferd, werden diese Zähne gar nicht bei den Kämpfen zwischen den Hengsten benutzt;* DARWIN meinte zwar, daß die Hengste mit den Schneidezähnen beißen und das Maul nicht so weit wie die Kamele und Guanakos beim Biß öffnen. Aber das Pferd greift in der

* CH. DARWIN teilt jedoch dazu mit, daß ihm „zwei bedeutende Trainer und Züchter, welche viele Hengste in Verpflegung gehabt haben“, ausdrücklich versicherten, daß die Hengste ausnahmslos versuchen, bei Streitigkeiten den gegnerischen Hengst beim Nacken zu ergreifen (l. c. S. 498).

Freiheit überhaupt nicht mit seinem Gebiß an, sondern durch Schlagen mit den Vorderhufen. Das „Aus schlagen“ ist erst beim domestizierten Pferd eine oft geübte Verteidigungsart, die beim Wildpferd nicht in Erscheinung tritt, zum mindesten nie in dem Ausmaße wie beim Hauspferd.

Hier liegt also ein Fall vor, der uns zeigt, daß die Ausbildung stärkerer Vorderzähne im männlichen Geschlecht durchaus nicht die Folge davon sein kann, daß diese Zähne als Waffen gebraucht worden sind und daß

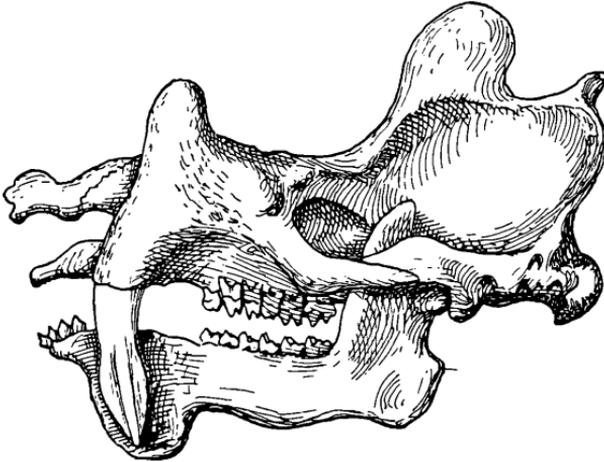


Abb. 36. *Uintatherium mirabile* MARSH. — Mitteleozän (Bridger Beds), Wyoming (nach O. C. MARSH).

der häufige Gebrauch solcher Zähne die sich immer weiter steigende Vergrößerung bei den Männchen provoziert hätte, die dann durch Vererbung ihre Festigung erfahren haben sollte. Vielmehr ist es wahrscheinlich, daß in diesem Falle wie vielleicht in vielen anderen Fällen hormonale Zustände die Veranlassung zu der Verstärkung von bestimmten Zahnpaaren oder von Einzelzähnen (wie beim Narwal) gewesen sind.

Wenn aber solche Zähne einmal da sind, so daß sie als Angriffs- und Verteidigungswaffen gebraucht werden können, so ist es begreiflich, daß sich bei solcherart bewehrten Männchen im Laufe der Generationen die Gewohnheit herausgebildet hat, diese Zähne als Waffen zu benutzen. Und dann kann es durchaus möglich sein, daß auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl Veränderungen, die sich als besonders brauchbar erwiesen haben, durch Vererbung gefestigt werden.

An einen solchen Fall haben wir vermutlich bei dem elefantengroßen *Uintatherium*¹²⁵ zu denken. Dieser Amblypode aus den mitteleozänen Bridger Beds Nordamerikas (Abb. 36) hatte sehr stark vergrößerte Eckzähne, die bei den Männchen einer Art (*Uintatherium mirabile*) eine ganz

ausgesprochene Lanzenform aufweisen. Der obere Canin gleitet an einer breiten und langen „Flansche“ des Unterkiefers entlang, wie wir dies bei den plazentalen Machairodontinen und bei einem marsupialen Raubtier noch besonders kennenlernen werden. Die der Unterkieferflansche zugekehrte Seite des zweischneidig zugeschärften Zahnes ist flach, aber die Außenseite weist einen die Mitte des Zahnes herabziehenden Längskiel auf, der von zwei seitlichen Rinnen begleitet wird. Dazu kommt, daß bei *Uintatherium mirabile* der Zahn nach dem Austritt aus der Alveole des Oberkiefers nicht gleichmäßig an Stärke und Breite abnimmt, sondern sich zunächst verjüngt, dann aber wieder in Form eines Lanzenblattes verbreitert und durch das Vorhandensein der den Mittelkeil begleitenden Rinnen geradezu den Eindruck einer mit „Blutrinnen“ versehenen Lanzenspitze macht.

Mit der Nahrungsweise steht diese merkwürdige Spezialisierung, die sich übrigens bei anderen *Uintatherium*-Arten nicht ausgebildet findet (z. B. nicht bei *Uintatherium alticeps* und den anderen mit großen Eckzähnen im männlichen Geschlechte bewehrten Arten), kaum in kausalem Zusammenhang. Das geht ja schon aus dem Fehlen solcher Eckzähne bei den Weibchen hervor. Außerdem genügten den Tieren die noch vorhandenen unteren Schneidezähne (wie bei den Wiederkäuern sind auch bei *Uintatherium* die oberen Schneidezähne in beiden Geschlechtern verlorengegangen) zum Abreißen der Futterpflanzen, das wahrscheinlich ebenso wie z. B. bei den Rindern erfolgte. Die Zerkleinerung geschah durch die Backenzähne, und zwar ist das Backenzahngebiß der Uintatherien als ein ausgesprochenes Quetschgebiß zu bezeichnen, durchaus vergleichbar dem gleichfalls aus Backenzähnen mit sehr hohen, steilstehenden Kronenspitzen versehenen Hintergebiß der Flußpferde.

Sehr wichtig erscheint die Feststellung, daß die Unterkieferflanschen nur bei den *Uintatherium*-Männchen ausgebildet sind, bei den Weibchen aber vollständig fehlen.

Wenn auch der ausgezeichnete Säugetierforscher WILLIAM B. SCOTT¹²⁶ den ganzen Habitus des *Uintatherium*-Schädels mit dem von *Protoceras* verglichen hat, so scheint mir doch ein wichtiger Unterschied darin zu bestehen, daß bei *Protoceras* keine derartige Unterkieferflansche vorhanden war wie bei *Uintatherium*.

Das Vordergebiß der Uintatherien besteht nicht nur aus den unteren Schneidezähnen allein, wozu noch der obere Eckzahn tritt, sondern der untere Eckzahn ist wie bei den Wiederkäuern (und bei verschiedenen anderen Säugetieren, sowohl aus der Gruppe der Huftiere wie aus anderen Gruppen) auch hier in den Schneidezahnabschnitt als inzisiviformer Vorderzahn miteinbezogen. Wahrscheinlich war das obere Schnauzenende der Uintatherien wie bei den Wiederkäuern gestaltet und SCOTT war durchaus im Rechte, wenn er schrieb, daß die acht vorderen Zähne

des Unterkiefers von *Uintatherium* "must have had a firm elastic pad on the premaxillaries, against the lower incisors could effectively bite, when cropping the soft plants which formed the diet of these great beasts"

Es scheint, daß die lanzenblattartig gestalteten oder als Hauer entwickelten Eckzähne der *Uintatherium*-Bullen bei den Paarungskämpfen als sehr wirksame Waffe verwendet worden sind, denn die Ausbildung der Unterkieferflanschen ist nur als ein Schutz für die sonst der Bruchgefahr sehr stark ausgesetzt gewesenen Eckzähne anzusehen, der überflüssig wäre, wenn die Eckzähne nicht als Waffen verwendet worden wären. Die Unterkieferflanschen stehen in ausgesprochener Korrelation zu den vergrößerten Eckzähnen. Wir werden uns bei der Besprechung der beiden nächsten Fälle mit ähnlichen Bildungen näher zu beschäftigen haben.

20. Smilodon.

Zu den eigenartigsten Spezialisierungen, die wir an Vordergebissen vorzeitlicher Säugetiere kennengelernt haben, gehören die der ausgestorbenen Unterfamilie der *Felidae*: der *Machairodontinae*, und unter ihnen hat der eiszeitliche *Smilodon*, der sowohl aus nordamerikanischen als auch aus südamerikanischen Pliozänbildungen bekanntgeworden ist, besondere Aufmerksamkeit erregt, weil bei ihm die Eckzähne der Oberkiefer eine enorme Länge erreicht haben (Abb. 37).

Man war früher der Meinung, daß die Machairodontinen, insbesondere der mit enormen Eckzähnen bewehrte *Smilodon*, den Unterkiefer so weit nach hinten ziehen konnten, daß es den Tieren möglich war, beim Beißakt die oberen mit den unteren Eckzähnen zusammenwirken zu lassen. MATHEW hatte zuerst die Meinung vertreten, daß *Machairodus* bzw. *Smilodon* den Unterkiefer fast senkrecht zur Schädelachse stellen konnte,¹²⁷ aber später¹²⁸ hat er sogar angenommen, daß die Achsen der Kiefer beim Beißangriff einen Winkel von etwa 150° miteinander einschlossen.

Ich habe schon 1908₁ die Meinung vertreten,¹²⁹ daß eine solche weite Öffnung der Kiefer beim Beißakt von *Smilodon* nicht wahrscheinlich ist und daß der extrem verlängerte Eckzahn vermutlich stets über den Unterkiefer so weit vorstand, daß auch bei vollständiger Öffnung der Mundspalte die Eckzahnenden noch über den Unterkiefer vorragten.

Die Veröffentlichung der Studie von MATHEW über die Stammesgeschichte der Feliden hatte mich in meiner ursprünglichen Auffassung wankend gemacht. Später habe ich aber bei wiederholter Prüfung des Problems doch die Überzeugung gewonnen, daß meine ursprüngliche Auffassung die größere Wahrscheinlichkeit besitzt und ich halte auch jetzt noch an der Ansicht fest, daß das Zubeißen bei *Machairodus* und *Smilodon* nicht in derselben Weise wie etwa bei der Hauskatze oder beim Löwen erfolgte, sondern daß bei diesen Machairodontinen mit enorm

verlängerten oberen Eckzähnen die Funktion derselben eine ganz andere gewesen sein muß, weil ein normaler Biß mit Kieferschluß hier nicht mehr in Betracht kommen konnte.¹³⁰

Ich bin daher zu der Meinung gelangt, daß die Funktion der extrem verlängerten und verstärkten oberen Caninen von *Smilodon* nicht die



Abb. 37. *Smilodon californicus* BOVARD. — Plistozän des Rancho La Brea, Los Angeles, Kalifornien. — $\frac{1}{3}$ der nat. Größe. — Nach einer von MERRIAM und STOCK veröffentlichten Photographie.

einer Scherenhälfte oder Zangenhälfte gewesen sein kann, sondern nur die eines von oben her in die Beute geschlagenen Enterhakens, der dabei die Aufgabe hatte, die Decke des Beutetieres zu durchtrennen und dabei vielleicht auch Blutgefäße anzuschneiden.

Am eingehendsten hat sich W. MARINELLI¹³¹ mit dieser Frage beschäftigt und eine sorgfältige physiologische Analyse durchgeführt.

Auch er ist zu der Schlußfolgerung gelangt, daß *Smilodon* seine Eckzahnstöße mit geschlossenen Kiefern ausführte, wie ich dies zuletzt im Jahre 1939 wahrscheinlich zu machen versucht habe. MARINELLI hat auch die Frage aufgeworfen, ob *Smilodon californicus*, der in einer so ungeheuren Zahl von Individuen aus dem Plistozän des Asphalt-

sumpfes Rancho La Brea bekanntgeworden ist — man hat bis jetzt etwa 3000 Individuen geborgen* — nicht vielleicht ein Aasfresser gewesen ist, der durch den Aasgeruch der im Asphalt steckengebliebenen und verendeten Tiere angelockt wurde und dabei in dieselbe Falle ging wie seine Beute.

Wenn diese Auffassung gewiß manches für sich hat, so ist doch vielleicht auch in die Waagschale zu werfen, daß das Versinken der in den Asphaltsumpf des Rancho La Brea geratenen Tiere verhältnismäßig schnell vor sich gegangen sein dürfte. Ich selbst habe die Erfahrung machen können, daß das Einsinken in den trügerischen, weil durchaus tragfähig scheinenden Asphalt überraschend schnell erfolgt.¹³² Wahrscheinlich haben, wenigstens am Rancho La Brea, die Smilodonten die Beutetiere noch lebend angetroffen und sind durch die Todesschreie der vom Asphalt festgehaltenen Tiere angelockt worden, ebenso wie die vielen Raubvögel, die weitaus die Mehrzahl unter den aus dem Rancho La Brea bekanntgewordenen fossilen Vogelreste bilden und die sich gleichfalls, wie das ja auch die Aasgeier zu tun pflegen, schon dann auf ihre Beute stürzen, wenn sie sich, allerdings schon wehrlos, noch im Todeskampfe befindet.

MARINELLI kam zu dem Schlusse, daß bei *Smilodon* kein eigentliches Zubeißen mit dem Eckzahngebiß erfolgte. Damit steht auch die bei *Smilodon* feststellbare Reduktion des Masseter in Zusammenhang. Das Einschlagen der mächtigen Eckzähne mit ihren zugeschärften Schneiden erfolgte nach MARINELLI allem Anschein nach durch die Wucht des an die Beute geworfenen Körpergewichtes. Das geschieht ja auch ebenso bei den echten Katzen: „... wenn sie nämlich ihre Beute nicht durch den eigentlichen Biß, sondern im Ansprung überwältigen, wobei vor allem die oberen Canini wie Enterhaken in das Beutetier eingeschlagen werden und nun das Niederreißen, durch die Wucht des ganzen Körpergewichtes, unterstützt durch entsprechende Anstrengungen der Vorderpranken erfolgt. Bei dieser Aktion, die nach den Berichten oft einen Bruch der Wirbelsäule des Opfers herbeiführt, wird auf die Eckzähne ein ganz bedeutender Zug nach vorne ausgeübt...“.

Von besonderer Bedeutung für die Lösung dieses funktionellen Problems scheint mir jetzt, deutlicher als mir dies früher bewußt wurde, das Vorhandensein bzw. die allmähliche Rückbildung der eigenartigen

* Die Mehrzahl der Reste befindet sich im Museum von Los Angeles und im Museum des Paläontologischen Institutes der Universität Berkeley, Kalifornien. Das Zahlenverhältnis der Raubtiere (*Canidae* und *Felidae*) zu den übrigen Säugetierfamilien am gleichen Fundort gibt ein von JOHN C. MERRIAM und CHESTER STOCK entworfenes Diagramm in: *The Felidae of Rancho La Brea*. Carnegie Inst. Washington, Publ. 422, p. 19. Washington 1932.

Flansche zu sein, die bei den ältesten Machairodonten stark ausgebildet war, sich aber im Verlaufe der Stammesgeschichte dieser Gruppe (man faßt sie nach dem Vorschlage von MATHEW in der Unterfamilie der *Machairodontinae* zusammen) auffälligerweise zurückbildet und bei *Smilodon* fast ganz verschwunden ist.

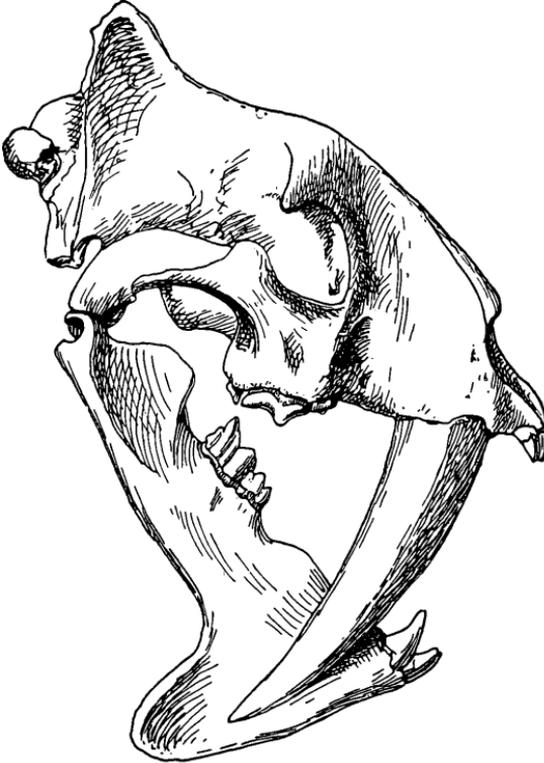


Abb. 38. *Eusmilus sicarius* SINCLAIR et JEPSEN, aus dem Oligozän der White River Beds (Lower Brulé) von Süddakota, nahe verwandt mit *Eusmilus bidentatus* aus den oligozänen Phosphoriten des Quercy, Frankreich. Schädellänge des hier abgebildeten Schädels (an der Basis gemessen, Prosthion bis Basion) beträgt 187 mm (nach W. J. SINCLAIR und G. L. JEPSEN).

Dieses Verhalten der Unterkieferflanschen ist, wie ich jetzt darlegen möchte, allem Anscheine nach ein Fingerzeig dafür, daß die Funktion der sich schon bei den ältesten Machairodontinen vergrößert und verlängert erweisenden Eckzähne des Oberkiefers eine andere war als bei den jüngsten Vertretern dieses Stammes, wie sie durch *Smilodon* gekennzeichnet werden.

Solche Unterkieferflanschen kennen wir von den Dinoceraten, beispielsweise von *Bathyopsis* oder von *Uintatherium*. Dort sind die Kronen der oberen Eckzähne der Männchen, wie von *Uintatherium mirabile* bekannt ist, von lanzenblattähnlicher Gestalt, vorne und hinten

messerscharf und überdies an der Außenseite mit einem Längskiel versehen, der beiderseits von einer Rinne begleitet wird, die man geradezu als eine vordere und hintere Blutrinne ansprechen kann, da diese Rinnen zu beiden Seiten des Längskieles eines solchen Eckzahns geradezu überraschend an mittelalterliche Lanzenblätter mit solchen Blutrinnen erinnern.¹³³

Hier erscheint die Bedeutung der großen Unterkieferflanschen ohne weiteres verständlich. Die Kämpfe zwischen den *Uintatherium*-Bullen haben sich wahrscheinlich ebenso abgespielt wie die Paarungskämpfe der Moschustiere. Bei diesen suchen sich die kämpfenden Männchen

mit den Hälsen zu umschlingen, um die Zähne einzusetzen, und dabei reißen sie sich tiefe Wunden in Fell und Fleisch, wofür die Narben der alten Männchen Zeugnis ablegen.¹³⁴

Die knöcherne Unterkieferflansche verhindert es, daß die oberen Eckzähne beim Zubeißen abgleiten oder gar abbrechen. Die Wirkung der Unterkieferflanschen ist die gleiche wie die des breiten Scherenteiles einer altertümlichen Lichtputzschere. Sonderbarerweise haben solche große Unterkieferflanschen nur die Männchen der Dinoceraten; das beweist wohl den kausalen Zusammenhang zwischen den oberen vergrößerten Eckzähnen und diesen Unterkieferlappen. Den gleichen Zusammenhang werden wir aber auch für die älteren Machairodontinen annehmen müssen, während bei den spezialisierteren, jüngeren Gattungen diese Flanschen reduziert worden sind. Daraus scheint mir der zwingende Schluß hervorzugehen, daß die oberen Eckzähne von *Smilodon* nicht mehr wie bei *Drepanodon* oder *Eusmilus* (Abb. 38) gebraucht worden sein können. Es hat also, wie dies schon früher als wahrscheinlich anzusehen war, ein Zubeißen der Kiefer, also ein Biß mit zusammen funktionierenden oberen und unteren Caninen, bei *Smilodon* nicht mehr stattgefunden und die Funktion der oberen „Hauer“ muß also eine andere gewesen sein als bei den Gattungen *Drepanodon*, *Eusmilus* usw.

Nun ist in diesem Zusammenhang die Feststellung der Tatsache besonders wichtig, daß bei *Drepanodon* und *Eusmilus* nur sehr wenige Individuen mit lädierten oberen Eckzähnen bekannt sind¹³⁵ und daß nur in einem Falle, nämlich bei der Type von *Drepanodon oharrai*, ein abgebrochener und dann an der Bruchstelle stark abgenutzter oberer Canin beobachtet worden ist. Hingegen liegen zahlreiche abgebrochene und an den Bruchenden abgewetzte obere Eckzähne von *Smilodon* aus dem Asphaltsumpf des Rancho La Brea vor; das darf wohl, wie SCOTT und JEPSEN mit Recht hervorgehoben haben,* als ein Beweis dafür gelten, daß diese bei *Smilodon* so häufigen, bei *Drepanodon* und *Eusmilus* dagegen so seltenen Eckzahnbrüche darauf zurückzuführen sind, daß bei *Smilodon* keine Unterkieferflanschen als Eckzahnschutz vorhanden waren, wohl aber bei *Drepanodon* und *Eusmilus*.

Falls aber überhaupt die oberen Eckzähne bei *Smilodon* usw. nicht ganz funktionslos werden sollten, wenn der Unterkiefer beim Einhauen in die Beute nicht mehr geöffnet wurde, so mußten ja die Unterkieferflanschen reduziert werden. Die langen, vorne und hinten zugespitzten

* In Trans. Amer. phil. Soc. (N. S.) 28, Part 1, 129, April 1936:

“This in remarkable contrast to the great Pleistocene ‘Sabretooth Tiger’, *Smilodon californicus*, of which such an astonishing number of skulls have been found in the tar-pits of Rancho La Brea. Many of these skulls have sabres broken off during life, as is proved by the manner in which the broken end has been abraded.”

Enden der oberen Eckzähne von *Smilodon* konnten jetzt zwar in das Fell und in das Fleisch des Beutetieres eingeschlagen werden, aber die Bruchgefahr war nun weit größer als zu der Zeit, als die *Machairodontinae* noch mit beiden Kiefern zubeißen konnten.

Im Stamme der *Machairodontinae* hat sich also ein Vorgang abgepielt, der eine gewisse Parallele mit *Mesoplodon layardi* und *Elephas primigenius* darstellt. Die Steigerung im Verlaufe des Vergrößerungsprozesses des von der Vergrößerung betroffenen Zahnpaars war eine Zeitlang von unzweifelhaftem funktionellen Vorteil. Aber dann ist beim weiteren Fortschreiten in ein und derselben Richtung der Punkt überschritten worden, von dem angefangen der Vorteil in das Gegenteil umzuschlagen begann. Im Falle von *Smilodon* konnte der Unterkiefer nicht mehr wie zu der Zeit des Vorhandenseins der Unterkieferflanschen zurückgezogen werden, weil die oberen Zähne zu lang geworden waren und der Unterkiefer für den Biß beider Eckzahnpaare nicht mehr so weit zurückgezogen werden konnte. Wenn auch, wie MARINELLI hervorgehoben hat, eine rezente Katze beim Gähnen den Kiefer ebensoweit aufzureißen vermag, als dies von MATTHEW für den Biß von *Smilodon* angenommen wurde, so kann sie doch nicht bei einer so weiten Maulöffnung wirklich zubeißen, ohne das Kiefergelenk zu gefährden. Es hat also, wie nach dem oben Gesagten zu schließen ist, *Smilodon* auf seinem Entwicklungswege den Gefahrenpunkt nicht nur erreicht, sondern überschritten.

So blieb *Smilodon* kaum etwas anderes mehr übrig, als seine übermäßig in die Länge gewachsenen Eckzähne so zu verwenden, daß er sie von oben herab in die Beute wie Haumesser einschlug, sozusagen in derselben Weise, wie die spanischen Buschmesser verwendet werden, wenn man sich im Urwalddickicht einen Weg bahnen will. Die Wirkung eines solchen Anhiebes und Einhiebes mußte die sein, in die Feldecke und das Fleisch des Beutetieres zwei lange, tiefe und scharfrandige Wunden zu schneiden. Sonst aber waren die beiden langen Eckzähne kaum mehr geeignet, bei der Aufnahme des Fleisches in das Maul irgendwelche Dienste zu leisten. Wir wissen jedoch, daß die Katzen, wie die Beobachtung jeder Hauskatze und ebenso die einer Großkatze zeigt, das Fleisch nicht in der Weise aufnehmen und zerschneiden, daß sie es mit dem Vordergebiß ergreifen und zerschneiden, sondern das Fleisch wird seitlich an die Mundspalte herangebracht und hier von der Schneidschere des aus dem oberen vierten Prämolaren und dem unteren ersten Molaren gebildeten Apparats zerschnitten, während bei den Hyänen dieselben Zähne als Brechschere funktionieren.¹³⁶

In einer Studie, in der BIRGER BOHLIN¹³⁷ die bisherigen Ansichten über die Funktion des Vordergebisses von *Smilodon* zusammengefaßt hat, hat er, sich hierbei im wesentlichen an die Rekonstruktion von MERRIAM und STOCK anlehnd,¹³⁸ eine Rekonstruktion von *Smilodon*

californicus gegeben, die diese Großkatze darstellt, wie sie den im Asphalt steckenden Kadaver eines jungen Elefanten anschneidet. Er hat in dieser Zeichnung seine Auffassung zum Ausdruck gebracht, daß beim Einbiß der Unterkiefer von *Smilodon* weit zurückgezogen wurde, also in derselben Weise, wie es MATTHEW seinerzeit angenommen hatte und wobei nach dieser Auffassung der Unterkiefer mit dem Oberkiefer einen Winkel von etwa 150° eingeschlossen haben würde.

Das wäre noch nicht einmal so viel, als SCOTT und JEPSEN als die Größe des Kieferwinkels bei zum Einbiß geöffneten Maule für *Drepanodon oharrai* angenommen haben ($165\text{--}170^\circ$)¹³⁹ und noch weit weniger als SINCLAIR und JEPSEN als Öffnungswinkel für *Eusmilus sicarius* errechnet haben ("backward a full 180° ").¹⁴⁰

Eine derartig weite Maulöffnung beim Einbiß ist allerdings bei den Giftschlangen zu beobachten, aber bei diesen sind die Zähne kurz und können an relativer Länge zum Schädel nicht entfernt mit den langen Eckzähnen von *Smilodon* und Verwandten verglichen werden. Nach FRANZ WERNER sind z. B. bei unserer Kreuzotter die Giftzähne 3—4 mm, höchstens 5 mm, bei der Lanzenschlange 25 mm, bei der Gabunotter 30 mm lang.¹⁴¹ Eine Funktion der Eckzähne der Machairodontinen nach Art der Giftzähne der Schlangen kommt jedoch keinesfalls in Frage. Die Zähne von *Smilodon* usw. funktionierten, wie wir gesehen haben, als scharfschneidende Hiebmesser, die Giftzähne der Schlangen wirken aber als dolchförmige Stichwaffen.

Eine derartige weite Öffnung des Maules beim Einhieb, wie sie von SCOTT, JEPSEN, SINCLAIR, MERRIAM und STOCK nach der Auffassung von MATTHEW für *Smilodon californicus* und die übrigen extrem spezialisierten Machairodontinen angenommen worden ist, konnte nicht mit einem Zubeißen verbunden sein, wenn es auch feststeht, daß Katzen ihre Kiefer so weit aufreißen können. Das hat eine Lichtbildaufnahme, die KARL ROTHE von einem gähnenden Tiger im Tiergarten Schönbrunn zu Wien angefertigt hat, einwandfrei bewiesen.¹⁴² Aber es handelt sich nicht um die Frage, wie weit das Maul gelegentlich geöffnet werden kann, sondern wie es möglich und denkbar ist, daß die riesig verlängerten Eckzähne bei einem so weit aufgerissenen Maule funktioniert haben können. Und da scheint es mir doch, als ob zwar bei denjenigen Machairodontinen, deren Unterkiefer die oben besprochenen Flanschenbildungen aufweisen, eine Funktion der oberen Eckzähne nicht nur beim Einhiebe, sondern auch beim Zubeißen noch möglich gewesen ist, so daß im letzteren Falle die oberen Eckzähne als obere Scherenhälften an den unteren Scherenhälften der Unterkieferflanschen entlangglitten; daß aber ein solches Zubeißen des Vordergebisses bei *Smilodon* wie bei den anderen Machairodontinen mit reduzierten Unterkieferflanschen nicht mehr statthatte und die oberen Caninen hier nur mehr als Hiebmesser fungierten.

Ein „Blutsaugen“ als Hauptnahrungsform von *Smilodon* dürfte kaum in Betracht zu ziehen sein. MATTHEW hatte dies zwar (1901) angenommen,¹⁴³ BRANDES¹⁴⁴ und nach ihm WEISMANN¹⁴⁵ hatten das gleiche vermutet, und zuletzt (1932) haben MERRIAM und STOCK diese Hypothese dadurch wahrscheinlich zu machen gesucht, daß sie auf die Struktur des Gaumens von *Smilodon* hingewiesen haben.¹⁴⁶

Ich möchte nach wie vor annehmen, daß *Smilodon* seine Beute in der Weise angriff, daß die oberen Caninen mit geschlossenem Maule in das Beutetier eingeschlagen wurden.

21. *Thylacosmilus*.

Vor einiger Zeit ist unsere Kenntnis von den vorzeitlichen polyprotodonten Beuteltieren Südamerikas durch die Entdeckung einer überaus merkwürdigen Form bereichert worden, die der Familie der *Borhyaenidae* eingereiht und unter dem Namen *Thylacosmilus* beschrieben worden ist. In dieser von ELMER S. RIGGS unterschiedenen Gattung wurden zwei naheverwandte Arten, *Th. lentis* und *Th. atrox* voneinander getrennt, die beide durch ausgezeichnet erhaltene Schädelreste belegt sind; von *Th. atrox* liegen außerdem Unterkiefer, mehrere Hals- und Rückenwirbel sowie Gliedmaßenreste vor.

Die Funde wurden von der Field-Expedition in der Araukanischen Formation (= Mittelpliozän) bei Puerta Corral Quemada im Departement Belen in der Provinz Catamarca (Argentinien) im Jahre 1926 gemacht; die erste Beschreibung durch E. S. RIGGS erfolgte 1928, aber die Namengebung erst 1933,¹⁴⁷ und die ausführliche Beschreibung mit guten Abbildungen im April 1934.¹⁴⁸

Bei der verhältnismäßigen Seltenheit aller räuberischen Säugetiere im Tertiär Südamerikas vor der Wiederherstellung der Landverbindung mit Nordamerika ist jeder Fund eines polyprotodonten Beutlers im südamerikanischen Tertiär von Bedeutung. Scheint es doch, daß sich die verschiedenen Stämme der Pflanzenfresser, sowohl die aus den großen Gruppen der Ungulaten als auch aus denen der Rodentier und Xenarthrer, zum Teile deshalb auf dem Boden Südamerikas so reich entfalten und entwickeln konnten, weil sie kaum wesentlich von Feinden in Gestalt von Raubtieren verfolgt waren.¹⁴⁹ Was wir bisher von solchen Säugetieren aus dem südamerikanischen Tertiär kannten, umfaßte fast ausschließlich kleinere, höchstens fuchsgroße Typen von Raubbeutlern, und nur die große *Borhyaena*, die uns aus den miozänen Santa Cruz-Beds bekannt geworden ist, erreichte ungefähr die Größe eines Löwen; auch *Prothylacinus* aus demselben geologischen Horizont, der etwa die Größe eines Braunbären besessen haben dürfte, ist als ein größeres Raubtier zu bezeichnen. Trotzdem ist durchaus W. B. SCOTT beizupflichten, wenn er schreibt: „*Prothylacinus* and *Borhyaena* were

the largest of the Santa Cruz flesh-eaters and no doubt pursued the smaller and defenceless ungulates, but were hardly sufficiently powerful to attack successfully the larger hoofed animals, which were probably well able to defend themselves.”¹⁵⁰

Den Gebißtypen von *Borhyaena* und von *Prothylacinus*, diesen beiden größten fossilen Raubbeutlern aus dem Tertiär Südamerikas, reiht sich

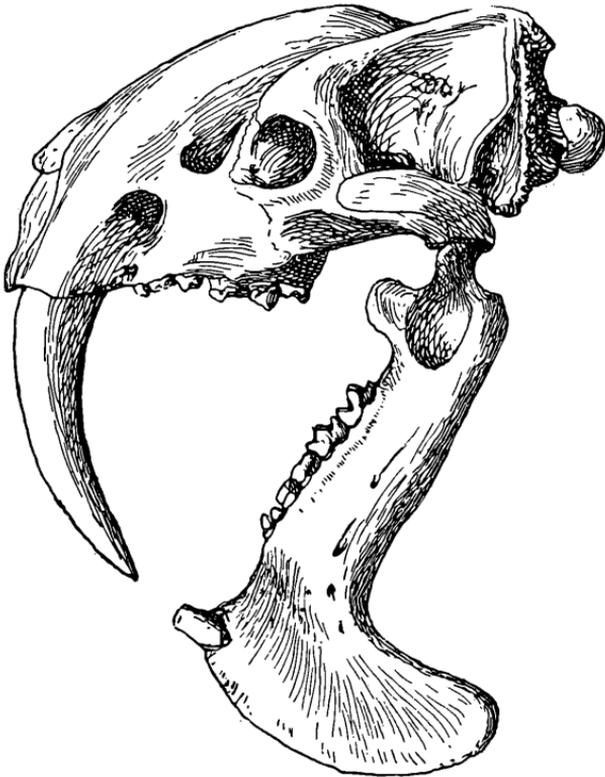


Abb. 39. *Tylacosmilus atrox* RIGGS. — Pliozän Patagoniens (Araucanense). — Fundort: Puerta Corral Quemada, Dept. Belen, Catamarca, Argentinien. Schädellänge 26 cm (nach ELMER S. RIGGS, aber umgezeichnet und die Kieferstellung abgeändert).

nun als dritte große Raubbeutlertype die Gattung *Thylacosmilus* (Abb. 39) an, von der jedoch bisher weder die unmittelbare Aszendenz noch Deszendenz bekannt ist. Bei der überaus merkwürdigen Type des Gebisses wird man zu der Frage geführt, ob wir nicht unsere wiederholt ausgesprochene Vermutung, daß die südamerikanischen pflanzenfressenden Säugetiere in den Raubbeutlern keine wesentlichen Feinde besessen haben, revidieren müssen und die geringe Kenntnis von größeren Raubtieren damit zu erklären haben, daß die geologische Überlieferung von Überresten solcher Angreifer bisher lückenhaft war.

Wenn wir den Gebißtypus von *Borhyaena* genauer betrachten, so fällt uns zunächst das Fehlen eines Brechscherenapparats auf, wie er für die plazentalen Carnivoren seit der Entstehung der Fissipedier kennzeichnend ist. Freilich spricht die Geräumigkeit und Weite der Temporalgrube für eine starke Entwicklung der Kaumuskulatur bei *Borhyaena*, aber namentlich der Charakter des Vordergebisses zeigt einen Habitus, der eher an den Gebißtypus einer Hyäne erinnert, und so wird man bei der Analyse des *Borhyaena*-Gebisses zu der Meinung geführt, daß diese Raubbeutlergattung eher als ein Aasfresser wie als ein Jäger zu bezeichnen ist.

Allerdings müssen wir aber auch bedenken, daß die heute nur mehr in Tasmanien lebenden, auf dem australischen Festland infolge des Kampfes mit dem Dingo und durch die Gegnerschaft der Ansiedler stark dezimierten und dem Aussterben genäherten großen polyprotodonten Raubbeuteltiere, der Beutelteufel (*Sarcophilus satanicus*) und der Beutelwolf (*Thylacinus cynocephalus*) nicht nur Aasfresser, sondern auch, wie viele Beobachter mitgeteilt haben, gefährliche Räuber sind und, ebenso wie ihr Verwandter, der Riesenbeutelmarter (*Dasyurus maculatus*), besonders dem Flugwild und dem zahmen Geflügel der Ansiedler nachstellen. Es mögen daher auch, trotz des Fehlens eines ausgesprochenen Brechscherenapparats im Gebiß von *Borhyaena* und *Prothylacinus*, diese beiden Formen neben der Aasnahrung wohl auch lebendes Wild in der Zeit der Ablagerung der Santa Cruz Beds gejagt haben und ihre Vorfahren werden es wohl ähnlich gehalten haben. Unter den älteren Borhyaeniden ist in dieser Hinsicht besonders der Borhyaenide *Arminiheringia auceta* AMGH. aus dem Notostylopense (Untereozän) Patagoniens hervorzuheben, da er nach SIMPSON eine Art Brechscherenapparat in den stark vergrößerten letzten Backenzähnen (M^3 , M_4) besaß, ein Zeichen dafür, daß die Backenzahnfunktion dieses Beuteltiers bis zu einem gewissen Grade mit den Brechscherenapparaten der plazentalen Raubtiere in Vergleich gestellt werden darf.^{151*}

Trotzdem ist die große Seltenheit der Raubbeutler im Vergleiche zu den reichen Mengen der uns erhalten gebliebenen Reste der herbivoren Säugetiere aus dem Tertiär Südamerikas als ein Beweis dafür zu betrachten, daß die räuberischen Säuger zu jener Zeit bei weitem nicht die Rolle spielten wie die Raubtiere im Rahmen der tertiären Säugetierfaunen der Alten Welt und in Nordamerika.

* *Arminiheringia auceta* AMGH. war nach SIMPSON um etwa ein Drittel größer als *Borhyaena* und hat etwa die Größe eines starken Braunbären erreicht. Ebenso groß war auch der Raubbeutler *Pharsophorus lacerans* aus den Pyrotheriumschiechten. Eine Abbildung von *Pharsophorus* hat AMEGHINO veröffentlicht: Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. An. Mus. Nac. Buenos Aires 15, 349, Fig. 183 (1906).

Um so wichtiger erscheint der Versuch einer Analyse des Gebißtyps von *Thylacosmilus*, der durch den Besitz von außerordentlich großen und hochspezialisierten Eckzähnen den Typus der durch *Eusmilus*, *Smilodon* usw. repräsentierten Machairodontinen der Holarktis zu wiederholen scheint.

ELMER S. RIGGS hat die Meinung vertreten, daß *Thylacosmilus* ein ausgesprochener Räuber gewesen sein muß, mit "highly specialised prying habits". Im Zusammenhang mit der enormen Entwicklung der Caninen stehen nach RIGGS die kräftig entwickelten Halswirbel sowie die kräftige Ausbildung der Muskelansätze am Schädel (Hinterhaupt, Schädelbasis und Unterseite der Halswirbelkörper). Ebenso sind die Ansätze für jene Muskeln, die die Aufgabe hatten, den Kopf stark herabzuziehen, sehr kräftig ausgebildet. "This fact", sagt RIGGS, "strongly indicates that they must have been used in a downward stroke of the sabertooth, or in retaining a hold secured by those weapons" (l. c., S. 21).

Die allgemeine Ähnlichkeit im Gesamthabitus des Schädels von *Thylacosmilus* mit dem eines Machairodontinen, besonders mit *Eusmilus*, mußte den Gedanken nahelegen, daß in beiden Fällen eine durchaus gleichartige Funktion des Gebisses, vor allem der enorm vergrößerten Eckzähne des Oberkiefers, stattgehabt hat.

Ein wichtiger und wie mir scheint sehr bedeutungsvoller Unterschied besteht jedoch in dem unvergleichlich viel größeren und kräftigeren Eckzahnpaar bei *Thylacosmilus*. Der sichelförmig gekrümmte Zahn mit persistenter Pulpa reicht so weit auf den Schädel hinauf, daß das Ende der offenen Wurzel weit hinter den Augenhöhlen liegt und an eine Linie grenzt, die vom Schädeldach aus senkrecht nach unten bis zum Vorderrande der Cavitas glenoidalis des Squamosums verläuft. Diese beispiellose Ausbildung des oberen Eckzahnpaares deutet die enorm gesteigerte Funktion dieser Zähne an. Das Vorhandensein einer großen Unterkieferflansche, die noch weit ausgedehnter ist als bei *Eusmilus*, beweist, daß hier ein noch weitgehenderer Bruchschutz vorlag als bei den mit Unterkieferflanschen versehenen Machairodontinen oder bei den Amblypoden.

Es geht aus den oben bei der Besprechung von *Smilodon* und dessen Verwandten gegebenen Darlegungen über die funktionelle Bedeutung dieser Unterkieferflanschen hervor, daß die Eckzähne des Oberkiefers bei *Thylacosmilus* die obere Hälfte, die Unterkieferflansche aber die untere Hälfte einer Schere bildeten und daß somit der Unterkiefer von *Thylacosmilus* unbedingt mindestens so weit geöffnet werden konnte, als ich dies in der hier versuchten Rekonstruktion zum Ausdruck gebracht habe.

Was aber den Marsupialier *Thylacosmilus* von der Großkatze *Eusmilus* und den übrigen Machairodontinen durchgreifend unterscheidet, ist das Backengebiß.

Bei den Machairodontinen ist ein typischer Schneidscherenapparat ausgebildet, der ungefähr die gleiche Funktion gehabt haben muß wie bei den lebenden Katzen. Das ist bei *Thylacosmilus* nicht der Fall. Hier ist es überhaupt nicht zu der Ausbildung eines Apparats gekommen, der sich mit einem Schneid- oder Brechscherenapparat wie bei den Fissipediern vergleichen ließe. Die Backenzähne sind klein und von einem Apparat zum Zerschneiden von Muskelfleisch oder zum Zerbrechen von Knochen wie bei den Feliden und Hyaeniden ist hier keine Rede.

Das muß uns die Frage nahelegen, welche Nahrungsweise *Thylacosmilus* gehabt haben kann, die im Einklang mit den so außerordentlich stark entwickelten oberen Eckzähnen und den im Gegensatz dazu so auffallend schwach entwickelten Backenzähnen gestanden haben muß. Wenn wir Umschau nach einer fleischfressenden Säugetier-type halten, bei der sich Reduktionen im Backenzahnabschnitt bemerkbar gemacht haben, so finden wir ein Beispiel dafür zunächst beim afrikanischen Erdwolf (*Proteles cristatus*), dessen Backenzähne durch weite Lücken getrennt und zu kleinen Stummeln verkümmert sind. Die leider immer noch dürftigen Berichte über die Lebensweise von *Proteles* besagen, daß er sich vorwiegend von Aas und von Termiten usw. ernährt. Die Angaben darüber,¹⁵² daß die Erdwölfe „sich meist von Lämmern nähren, daß sie aber auch ab und zu ein Schaf überwältigen und töten, von ihm aber hauptsächlich den fetten Schwanz verzehren“, sind vereinzelt geblieben und müssen uns mit Rücksicht auf die funktionelle Unfähigkeit des Backengebisses zum Zerschneiden von Muskelfleisch oder gar zum Zerbrechen von Knochen bezüglich der Zuverlässigkeit einer solchen Angabe von Schafmorden durch den Erdwolf etwas skeptisch stimmen. Die nebeneinander in einer auffallend breiten, aber kurzen Schnauze stehenden Vorderzähne würden vielleicht bis zu einem gewissen Grade an das Packergebiß¹⁵³ von *Cuon* erinnern, aber das scheue, schakalartige, nächtliche Leben des Erdwolfs weist eher auf eine Lebensweise hin, bei der die Nahrung hauptsächlich aus Würmern, Aas, Insekten usw. besteht.

Die Größe der Eckzähne, die in ihrer Entwicklung alle bisher bekannten Spezialisationsformen der Machairodontinen übertreffen, in Verbindung mit dem Vorhandensein der auffallend großen Unterkieferflanschen, spricht dafür, daß *Thylacosmilus* mit seinen oberen Caninen, wie wir dies schon für die Machairodontinen wahrscheinlich zu machen versucht haben, die Decke gefallener Großsäugetiere angeschnitten hat, um sich an den weicheren Teilen des Aases, wahrscheinlich in erster Linie an den Eingeweiden, zu äsen. Erfahrungsgemäß werden von Aasfressern zu allererst nach Aufreißen der Bauchdecke eines verendeten Tieres die Eingeweide herausgezerrt und verzehrt. Während andere Aasfresser dann auch die übrigen Teile eines Kadavers in Angriff nehmen und,

wie die Hyänen, schließlich auch die Knochen zerbrechen und verzehren, was übrigens auch der tasmanische Beutelteufel (*Sarcophilus satanicus* THOM.) tut, hat sich *Thylacosmilus* wohl ebenso nur mit den weicheren Teilen eines Aases begnügt, wie es *Proteles* mit Rücksicht auf sein schwaches



Abb. 40. Rekonstruktion des Lebensbildes von *Thylacosmilus atrox* (Originalzeichnung).

Backengebiss zu tun gezwungen ist, wenn er gelegentlich an ein Aas herankommt.

Wenn wir es versuchen, ein Lebensbild von *Thylacosmilus* zu rekonstruieren, so werden wir vor die Frage gestellt, ob die mächtigen Eckzähne dieses Beuteltieres frei sichtbar oder von der die Zähne zum größten Teile verdeckenden Lippe verdeckt waren.

Bei einem Vergleiche mit lebenden Großtierformen, die zum Verständnis des einstigen Aussehens von *Thylacosmilus* heranzuziehen wären, tritt uns beim Bulldogg ein Fall entgegen, in dem die Oberlippen weit seitlich herabhängen. Bei den verschiedenen Versuchen einer Rekonstruktion des *Thylacosmilus*-Schädels bin ich immer wieder auf die Lösung gekommen, daß in derselben Weise wie beim Bulldogg die Lippen weit herabgehungen haben müssen. Daß der Einbiß durch eine

solche Lippenbildung nicht beeinträchtigt wird, zeigt das Verhalten des Bulldoggs in klarer Weise. Hier liegt ja ein Idealfall des „Packergebisses“ vor, wie es von E. HAUCK¹⁵³ eingehend analysiert worden ist.

Die äußersten Spitzen der beiden langen Eckzähne werden wahrscheinlich in ähnlicher Weise über den Unterrand der Oberlippen hinausgeragt haben, wie ich das in der hier mitgeteilten Rekonstruktion (Abb. 40) zum Ausdruck zu bringen versucht habe.

II. Übersicht der verschiedenen Funktionen von vergrößerten Zähnen des Vordergebisses.

Vor einiger Zeit habe ich eine Zusammenfassung der wichtigsten Gebißtypen der Wirbeltiere zu geben versucht, die keineswegs auf Vollständigkeit Anspruch machen, sondern nur die hauptsächlichsten Gebißtypen darstellen sollte.¹⁵⁴

Ich habe damals folgende Gebißtypen unterschieden:

1. Greifgebisse. (Beispiel: Fische, Amphibien, Reptilien, unter den Säugetieren besonders Delphine.)

2. Schnappgebisse. (Beispiel: *Cuon dukhunensis*. Anzuschließen der Bulldogg als Vertreter des „Packergebisses“.)

3. Scherengebisse. (Betrifft den Backenzahnabschnitt und ist besonders bei den Insektenfressern ausgebildet.)

4. Brechscherengebisse. (Beispiele: der aus dem P⁴ und M₁ gebildete Brechscherenapparat im hinteren Kieferwinkel der Fissipedier.)

5. Kaugebisse. (Betrifft die Differenzierung des Backenzahnabschnittes des Säugetiergebisses zu Apparaten, die die Aufgabe haben, die Nahrung zu zerkaue. Beispiel: Bären, Schweine, Menschenaffen.)

6. Mahlgebisse. (Der zur Zerkleinerung der Nahrung dienende Backenzahnabschnitt umfaßt Zähne, die zum Zerreiben oder Zermahlen der Pflanzennahrung dienen. Beispiele: die herbivoren Ornithischier, wie *Iguanodon*, *Trachodon* usw., Huftiere.)

7. Quetschgebisse. (Besondere Modifikation des vorgenannten Gebißtypus, bei dem die aus weichen Pflanzen bestehende Nahrung nicht zerrieben oder zermahlen, sondern durch Druck zerquetscht wird. Beispiel: Flußpferd und die nach dem gleichen Gebißtypus gebauten Backenzähne der Amblypoden, z. B. *Uintatherium*.)

8. Sägegebisse. (Betrifft die Ausbildungsform der Backenzähne, bei der die Pflanzennahrung weder zerrieben noch zermahlen noch zerquetscht, sondern zersägt wird. Unter dem Begriffe der Sägegebisse habe ich [1935] verschiedene Gebißtypen vereinigt, die ich in der vorliegenden Mitteilung schärfer zu unterscheiden versucht habe.)

9. Nagergebisse. (Die schärfere Unterscheidung der verschiedenen Typen von Gebissen, bei denen es zu einer Nagetätigkeit kommt, ist gleichfalls in der vorstehenden Analyse der verschiedenen Formen des

Vordergebisses gegeben; wodurch die 1935 gegebene Darstellung eine Abänderung erfährt.)

10. Rechengebisse. („Unter Rechengebissen verstehen wir solche, deren Greifabschnitt an seinem Vorderende löffelartig verbreitert erscheint, so zwar, daß die Zähne dieses Abschnittes sehr schräg in die Kiefer eingepflanzt und stark gespreizt sind. Solche Gebißtypen sind bei fossilen Zahnwalen (z. B. *Squalodon*), bei den Gavialen, beim blinden Gangesdelphin (*Platanista*), bei einzelnen Plesiosauriern usw. anzutreffen. Manche Ausbildungsformen dieses Typus bilden den Übergang zu Gebissen, die zum Losreißen von Muscheln od. dgl. vom Meeresboden dienen [z. B. *Placodus*, eine ausgestorbene Reptilgattung aus der Triasformation usw.]. Hingegen gehört das Gebiß der Dinosauriergattung *Diplodocus* dem Rechengebißtypus an.“ — Ich habe in der vorliegenden Studie aus dem Grunde keine Rücksicht auf die Rechengebisse genommen, weil es sich bei diesem Gebißtypus zwar um Modifikationen des Vordergebisses, aber ohne bemerkenswerte Vergrößerungen der Einzelzähne desselben handelt.)

11. Seihgebisse. (Am vollkommensten bei den permischen Mesosauriern und bei der oberjurassischen Flugsauriergattung *Ctenochasma* ausgebildet. Bei diesem Typus dienen die sehr schräg in die Kiefer eingepflanzten und nach außen wegstehenden Zähne zum Durchsehen des Wassers nach Nahrung.)

12. Schaufelgebisse. (Als Beispiele hatte ich 1935 *Phiomia*, *Platybelodon* und *Amebelodon* genannt. Ich hatte damals alle Gebißtypen, die zum Loslösen festgewachsener Nahrungstiere oder Pflanzen vom Untergrund dienen, in diesem Begriffe zusammengefaßt und nur die Rechengebisse davon ausgenommen.)

13. Rупfgebisse. („Bei diesem Typus dienen die Vorderzähne zum Abrupfen von Blättern, Zweigen u. dgl., und zwar funktionieren hier die unteren Vorderzähne in Verbindung mit der das abzurupfende Objekt festhaltenden Zunge, wie dies bei den Ziegen usw. der Fall ist.“)

14. Schabgebisse. („Ein extremer Anpassungsfall bei Paarhufern ist das Gebiß von *Myotragus balearicus*, bei dem die Vorderzähne des Unterkiefers auf ein einziges Schneidezahnpaar reduziert worden sind, während bei den übrigen Wiederkäuern vier Paare Vorderzähne [drei Inzisiven und ein Eckzahn jederseits] gemeinsam funktionieren. Bei dem eiszeitlichen *Myotragus* gleicht die Form der schaufelförmigen Inzisiven sehr jener einer *Phiomia*. Bei *Myotragus* scheint dieser Anpassungstypus als eine Reaktion infolge der Gewohnheit entstanden zu sein, Flechten von Felsen loszulösen, so daß dieser Typus sich als ein Spezialfall des Schaufeltypus darstellt.“)

15. Pfluggebisse. (Hierher stellte ich z. B. das Rostrum der Sägehaie und das Stoßzahngebiß des Narwals. Ferner die spießartig ver-

längerte Schnauze von *Eurhinodelphis* und *Eurhinosaurus*, wengleich es sich in diesen Fällen nicht um spezialisierte Zähne, sondern um Kieferknochen handelt.)

16. Haugebisse. (Unter diesem Begriffe faßte ich die Vordergebisse der Flußpferde und Schweine zusammen. Eine besondere Modifikation dieses Typus stellt das Gebiß der Elotheriiden dar.)

17. Putzgebisse. (Hierher wurden die kammartig gezähnten Zähne von *Galeopithecus* gestellt, dem die ähnlichen Vorderzahnbildungen gewisser *Lemuroidea* angeschlossen wurden. In der vorliegenden Studie ist auf diese Spezialisierungen keine Rücksicht genommen worden, weil es sich hier um keine wesentlichen Vergrößerungen handelt.)

18. Waffengebisse. (Hierher stellte ich die vergrößerten Schneide- und Eckzähne vieler Säugetiere, bei denen diese Zähne als Angriffs- oder Verteidigungswaffen dienen. Als extreme Fälle nannte ich *Smilodon*, *Mesopiodon*, *Ziphius* usw. und die bei den Elefanten stark vergrößerten oberen Schneidezähne.)

19. Giftgebisse. (Beispiele: Giftschlangen.)

20. Eigegebisse. (Eizähne nennen wir die am Vorderende der Zwischenkiefer stehenden Zähnchen der Eidechsen und Schlangen, welche die Aufgabe haben, dem jungen, noch im Ei eingeschlossenen Tier das Aufbrechen der Eischale zu ermöglichen oder zu erleichtern. Ein solcher Eizahn ist auch unter den Säugetieren bei *Echidna* ausgebildet; er ist jedoch dem Eizahn der Reptilien nicht homolog, sondern als eine konvergente Bildung anzusehen.)

Wenn wir uns der Frage zuwenden, wie wir uns heute zu diesem Versuch einer Unterscheidung der verschiedenen Gebißtypen stellen, so wollen wir uns zunächst auf die Diskussion der verschiedenen Vordergebißtypen und der vorderen Backengebißtypen beschränken und die Erörterung der verschiedenen Typen des Molarenabschnittes außer acht lassen.

Die eingehendere Analyse der Vordergebisse, soweit deren Spezialisierung mit einer Zahnvergrößerung verbunden erscheint, hat aber schon jetzt gezeigt, daß unsere Gruppierung vom Jahre 1935 in vieler Hinsicht einer Ergänzung, Abänderung und Berichtigung bedarf. Das ist die natürliche Folge einer tiefer in Einzelheiten eingedrungenen Analyse, die damals noch nicht durchgeführt war und auch heute noch nicht für sämtliche Fälle durchgeführt ist.

Soweit die Spezialisierungen des vorderen Backengebisses in Betracht kommen, habe ich im vorstehenden zwei Typen unterschieden, die zu bezeichnen sind als

1. Halbkreissägegebiß (Typus: *Plagiaulax* usw.),
2. Schneidscherengebiß (Typus: *Thylacoleo* usw.).

Die übrigen in den vorstehenden Darlegungen analysierten Gebißtypen beziehen sich ausschließlich auf das Vordergebiß, also den von den Schneidezähnen und den Eckzähnen gebildeten Abschnitt des Gesamtgebisses.

Wir haben gesehen, daß die Funktionen, die die verschieden gestalteten vergrößerten (und die nicht vergrößerten) Komponenten des Vordergebisses auszuführen haben, überaus mannigfaltig sind, weit vielgestaltiger, als ich es in dem ersten Gruppierungsversuche von 1935 zum Ausdruck gebracht habe. Eine vorläufige Übersicht der verschiedenen wichtigsten Gebißtypen nach ihren Funktionen würde folgendes Bild ergeben:

Typus des Vordergebisses oder einzelner vergrößerter Vorderzähne	Funktion	Beispiele
Greifgebiß	Greifen	Einfachste Form und Funktion des Gebisses (sekundär: Delphin, Seehund usw.)
Platanistatypus	Greifrechen	<i>Platanista</i> , <i>Diplodocus</i> , <i>Placodus</i> , <i>Thaumatosauros</i>
Mesosaurustypus	Siebrechen	<i>Mesosaurus</i> , <i>Ctenochasma</i>
Cuontypus	Schnappen	<i>Cuon</i> , Bulldogg
Capratypus	Rupfen	<i>Capra</i>
Myotragustypus	Schaben	<i>Myotragus</i>
Platybelodontypus	Schabschaufel	<i>Platybelodon</i>
Amebelodontypus	Löffel	<i>Amebelodon</i> (mit <i>Gnathabelodon</i>)
Desmostylustypus	Stöbergabel	<i>Desmostylus</i>
Galeopithecustypus	Kamm	<i>Galeopithecus</i> , div. Fledermäuse, div. <i>Lemuroidea</i>
Astrapotheriumtypus	Pflug	<i>Astrapotherium</i> , <i>Sus</i> , <i>Hippopotamus</i> , <i>Metamynodon</i>
Monodontypus	Stöberstachel	<i>Monodon</i> , <i>Odoboenus</i>
Elephastypus	Stoßwaffe	<i>Elephas</i> , <i>Anancus</i>
Dinotheriumtypus	Ramme	<i>Dinotherium</i>
Diprotodontypus	Meißel	<i>Diprotodon</i> , <i>Toxodon</i> , <i>Pyrotherium</i> , <i>Procavia</i>
Castortypus	Scherenhobel	Simplexidentate Nager
Lepustypus	Beißzange	Duplizidentate Nager
Papiotypus	Reißschere	<i>Papio</i> , <i>Stehlinella</i>
Dicynodontypus	Dolch	<i>Dicynodon</i>
Uintatheriumtypus	Lanzenspitze	<i>Uintatherium mirabile</i> (♂), <i>Moschus</i> (♂)
Smilodontypus	Hiebmesser	<i>Smilodon</i>
Eusmilustypus	Schere	<i>Eusmilus</i> , <i>Thylacosmilus</i>
Crotalustypus	Giftdolch	Giftschlangen, <i>Euchambersia</i>

In der obigen Tabelle habe ich die Funktionen der beiden Gruppen der Rodentier: der *Simplixidentata* und der *Duplidentata*, nur durch zwei Typen zu kennzeichnen versucht. In die erste Gruppe, die ich mit THILO KRUMBACH¹⁵⁵ Lepustypus nenne (KRUMBACH nannte ihn „Lepo-

ridentypus“) stelle ich alle duplicidentaten Rodentier. Das Entscheidende für die Beurteilung der Funktion eines Hasengebisses ist wie für alle anderen Angehörigen der Duplicidentaten darin gelegen, daß die ringsum mit Schmelz bedeckten oberen und unteren Schneidezähne, wie dies MAX WEBER¹⁵⁶ ausdrücklich hervorhebt und wie die Beobachtung des Beißaktes eines Kaninchens oder Hasen zeigt, einander genau gegenüberstehen und die Kieferbewegung eine rein ginglymische ist. Somit ist aber die Funktion der Kiefer beim Zubeißen, insbesondere die Funktion der unteren und der oberen Schneidezähne nicht die einer Schere, sondern die einer mit beiden Schneiden genau aufeinanderpassenden Beißzange.*

Wenn daher THILO KRUMBACH in seiner Studie über Form und Funktion der unteren Nagezähne der Nagetiere davon sprach, daß sie bei *Lepus timidus* L. „wie die Blätter einer geraden Schere gegeneinander wirken“,¹⁵⁷ so ist das nicht die richtige Kennzeichnung der Funktion, da es sich bei einer Schere um ein Aneinandervorbeiführen zweier Scherenblätter handelt und nicht um ein Aufeinandertreffen zweier Schneiden wie bei einer Beißzange.

Hingegen hat KRUMBACH mit seiner Kennzeichnung der Wirkung der unteren Nagezähne beim Stachelschwein als „Kehlhobel“ das Richtige getroffen. Die Hauptfunktion der unteren Nagezähne ist die eines Hobels und die oberen Nagezähne spielen bei der Nagefunktion durchaus nicht die gleiche Rolle wie die unteren. Die Oberzähne werden ja bei allen Nagern nicht als Werkzeuge wie die unteren, sondern als deren Widerlager benutzt. Das ist besonders klar beim Eichhörnchen zu beobachten, dessen Bißfunktion von KRUMBACH sehr eingehend untersucht und beschrieben worden ist. Zunächst hobelt *Sciurus vulgaris* an der Spitze einer Haselnuß ein Loch in deren Schale, stemmt dann seine Unterzähne in das Loch und sprengt mit kurzem Ruck ein Stück Schale heraus, wodurch der Kern freigelegt wird.

Abgesehen von den verschiedenen kleineren und größeren Abweichungen in Einzelheiten des Baues und der Form der Nagezähne und ihrer Funktion bei den verschiedenen Rodentiern, ist doch der von mir im obigen gemachte Unterschied zwischen der Beißwirkung der simplicidentaten und der duplicidentaten Rodentier in dem durchgreifenden Unterschied der Kieferbewegung bei den Angehörigen der beiden Gruppen gelegen, da bei den simplicidentaten Nagern das Wesen der Nagebewegung im Vor- und Zurückgleiten des Unterkiefers in der Längsrinne des Squa-

* Auf den Gegensatz in der Schmelzbedeckung bei den Inzisiven der *Duplicidentata* (Inzisiven allseitig von Schmelz umkleidet, wengleich auf der Rückseite in geringerem Maße als auf der Vorderseite) und der *Simplicidentata* (Inzisiven nur auf der Vorderseite mit Schmelz belegt) sei in diesem Zusammenhang nochmals hingewiesen.

mosums besteht, im Gegensatz zu der ginglymischen Kieferbewegung bei den Hasen und den anderen Vertretern des Duplicidentatenstammes.

In dieser vorläufigen Übersicht sind die Formen nicht besonders berücksichtigt, bei denen es sich nicht um eine einzige Funktion der Zähne des Vordergebisses handelt, sondern um eine Kombination von zwei oder mehreren verschiedenen Funktionen. Gerade solche Fälle sind jedoch der Ausgangspunkt für das Einschlagen neuer Wege gewesen, da sie den betreffenden Arten einen Übergang zu einer neuen Lebensweise angebahnt haben. Ich erinnere in diesem Zusammenhang vor allem an die verschiedenen Verwendungsmöglichkeiten der Vorderzähne bei den ältesten Mastodonten, die eine Aufspaltung in sehr divergente Stammeslinien vorbereitet haben. Ebenso ist in allen Fällen, in denen einzelne Zahnpaare oder Einzelzähne des Vordergebisses — der letztere Fall liegt beim Narwal vor — besonders vergrößert worden sind, ihre Verwendung nicht nur als Werkzeug bei der Nahrungsaufnahme, sondern auch ihre Verwendung als Stoßwaffe oder Hiebwaffe ermöglicht worden.

III. Form und Funktion.

Wie in allen Fällen, in denen ermittelt werden kann, daß die Gestalt eines Lebewesens und seiner einzelnen Körperteile bestimmte Funktionen ermöglicht, stellt sich uns auch hier die Frage entgegen: ist die Form die Folge der Funktion oder ist die Funktion die Folge der Form?

Das ist dieselbe, immer wieder aufgeworfene Frage, die seinerzeit GOETHE in die allgemein bekannte dichterische Form gefaßt hat. Eine Frage, die von verschiedenen Forschern immer wieder verschieden beantwortet worden ist, je nach der weltanschaulichen und wissenschaftlichen Einstellung und Erfahrung des Betreffenden.

In der letzten Zeit haben sich die Stimmen gemehrt, die dafür sprechen wollen, daß die Form das Primäre, die Funktion aber das Sekundäre sei. Diese Auffassung und Einstellung ist vielfach dadurch bedingt und beeinflußt, daß man das Gefühl hat, es sei ausgeschlossen, alles Geschehen in der organischen Welt auf rein kausalbedingte Zusammenhänge zurückzuführen und daß sich unsere Gesamtanschauung gegen die Möglichkeit einer Annahme sträubt, daß alle und jede Formbildung die kausalbedingte Folge der Umwelt der Lebewesen und ihrer Funktionen in Raum und Zeit sei.

Es ist verständlich, wenn man sich in eine Abwehrstellung gegenüber dem Versuche begibt, auch beispielsweise für einen Neger die Umwandlung in einen Arier für durchaus möglich zu halten, wenn nur die Einwirkung der Umweltkräfte genügend langandauernd und die Lebensführung von möglichst angenäherter Übereinstimmung wäre. Solche Möglichkeiten annehmen zu wollen, heißt Utopien mit wissenschaftlichen Erklärungsversuchen verwechseln. Niemals wird aus einem Neger ein

Weißer werden können, ebensowenig wie aus einer Fledermaus ein Walfisch und umgekehrt werden kann. Das waren theoretische Postulate der extremen Darwinistenschule, nicht im Sinne von CHARLES DARWIN selbst, sondern im Sinne der Neodarwinisten. Wenn man die Schriften von AUGUST WEISMANN nachliest, wird man mit Erstaunen finden, daß diese Ideen von einer unbegrenzten Umformungsmöglichkeit der Organismen auf dem Wege der Selektion seinerzeit mit allem Ernste vertreten worden sind.

Es ist uns heute klar, daß diese Überlegungen vollständig fehlerhaft waren. Der Fehler lag darin, daß man lange Zeit nicht erkannt hat, daß der Umgestaltung und Umbildung der Organismen absolute Grenzen gesetzt sind, und daß trotz ungezählter Abänderungen im Laufe der Zeiträume niemals aus einem Walfisch eine Fledermaus oder aus einer Giraffe ein Maulwurf werden kann und konnte. Die solchen Umgestaltungen gesetzten Grenzen liegen in einem biologischen Gesetz, das als das biologische Beharrungsgesetz oder als das biologische Trägheitsgesetz bezeichnet werden kann, das ich schon vor einer Reihe von Jahren zu formulieren versucht habe. Im Zusammenhang mit dem Gesagten darf ich hier die Worte wiederholen, die ich an anderer Stelle vor einiger Zeit ausgesprochen habe:

„Einer der merkwürdigsten Seitenwege, die von den verschiedenen Gruppen der Säugetiere begangen wurden, ist jener, der mit riesenhaften Schildkrötentypen geendet hat. Wer kein Gefühl für anatomische Verwandtschaft und keine Kenntnisse auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie besitzt, der kann leicht auf den irrigen Gedanken kommen, daß diese sonderbaren fossilen Säugetiere aus dem Tertiär und aus der Eiszeit Süd- und Nordamerikas in der Tat irgendwie mit den Schildkröten verwandt sein müßten. Aber eine solche Vorstellung von Verwandtschaftsbeziehungen wäre dasselbe wie die Annahme einer Verwandtschaft des Walfisches mit den Fischen, des Beutelwolfs mit den Wölfen, des Beutelmulls mit dem Maulwurf usw., kurz aller jener Tiere, die nur durch äußere Ähnlichkeiten der Körperformen und der Formen einzelner Organe eine Verwandtschaft vortäuschen, ohne sie zu besitzen. So haben auch diese Schildkrötentypen unter den Säugetieren nicht das geringste mit den wirklichen Schildkröten zu tun, und es gehörte seinerzeit ein gehöriges Maß von Unkenntnis und Unverfrorenheit dazu, eine solche Behauptung in die Welt zu setzen. Genau das gleiche geschah ja zur selben Zeit mit der Theorie von der engen Verwandtschaft der ausgestorbenen Ichthyosaurier mit den lebenden Delphinen; in allen diesen Fällen konnte sich nur ein phantasievoller Laie von solchen äußeren Ähnlichkeiten täuschen lassen.

Freilich, die Ähnlichkeit in der Ausbildungsform eines solchen schildkrötenähnlichen Säugetiers mit einer Schildkröte springt in die Augen.

Aber das ist nichts anderes als das überraschend ähnlich gewordene Endergebnis einer langen Reihe von Umbildungen, die auf gänzlich verschiedener Grundlage aufgebaut worden sind, allein bedingt durch die gleichartigen Umweltsreize; sie haben zu einer ähnlich verlaufenden Reaktion der betroffenen Organismen geführt, die in einen gleichartigen Lebensraum durch das Leben hineingestellt sind. Solche Ähnlichkeiten sind eben keine Beweise für eine engere Blutsverwandtschaft, sondern nur Beweise für gleichsinnige Umbildungen infolge gleichsinniger Umweltsreize in einem mehr oder weniger übereinstimmenden Lebensraum.

Freilich muß bei diesen Feststellungen immer wieder mit allem Nachdruck darauf verwiesen werden, daß diese gleichsinnigen Umformungen seit dem Beginn des Lebens nur innerhalb jener engegezogenen Grenzen möglich sind und waren, die durch die überlieferten gesetzmäßigen Bindungen der Erbmasse gegeben sind. In früherer Zeit meinten zwar manche Forscher, die Kräfte der Umwelt besäßen eine so ungeheure Macht, daß sie allein die Gestalt der Lebewesen bestimmen. Das war niemals der Fall. Die Entwicklungsmöglichkeiten sind für alle Lebewesen der Gegenwart und der Vorzeit dadurch beschränkt, daß mit jedem Schritte, der einen Organismus in eine bestimmte Richtung seiner stammesgeschichtlichen Entwicklung führt, und von seinem ursprünglichen Ausgangspunkt entfernt, die Entwicklungsmöglichkeiten eingeengt werden; denn eine Abkehr von einem einmal eingeschlagenen Entwicklungswege wird immer schwerer, und eine geradlinige Rückkehr ist überhaupt unmöglich. Das ist der Sinn und der Inhalt des Gesetzes von der Nichtumkehrbarkeit oder „Irreversibilität“ der stammesgeschichtlichen Entwicklung, das früher sooft, und zum Teil auch vielleicht mit Absicht, mißverstanden wurde. Denn diese Erkenntnis von den Bindungen und den unüberschreitbaren Grenzen in der stammesgeschichtlichen Entwicklung ist allen jenen ein Dorn im Auge, die meinen, daß es den Kräften der Umwelt möglich sei, aus einem Walfisch einen Kolibri oder aus einer Giraffe eine Schlange zu machen. Die Umweltskräfte können bei einem in einem bestimmten Lebensraum lebenden Organismus zwar Reaktionen auf die Umweltsreize hervorrufen, die sich vererben; aber die Möglichkeit dieser Umgestaltungen ist strenge begrenzt. Sie ist bedingt durch die Gesetze der Erbmasse und vor allem durch die Unmöglichkeit der Umkehr der stammesgeschichtlichen Entwicklung.“

In welcher Weise und auf welchem Wege die Reaktion der Organismen auf die Umweltsreize geschieht und erfolgt, wissen wir noch nicht. Daß sie aber vor sich geht, das lehrt die Geschichte der zahlreichen Stämme der Lebewesen, deren Umbildungen im Laufe der Lebensgeschichte erfolgt sind. Freilich gibt es noch immer vereinzelt Leute, die stammesgeschichtliche Veränderungen und Umbildungen leugnen. Das sind genau dieselben Leute, die aus ganz bestimmten und dem Eingeweihten

sehr durchsichtigen, nur dem Nichteingeweihten undurchsichtigen Gründen die Herkunft und Abstammung des Menschengeschlechtes mystisch zu verschleiern versuchen und ihren schon lange nicht mehr vom wissenschaftlichen Standpunkt aus überhaupt diskutierbaren Utopien ein wissenschaftliches Mäntelchen umzuhängen versuchen, womit immer wieder jene Wahrheitssucher geködert werden, die es zwar ehrlich meinen, denen aber die Möglichkeit einer kritischen, wissenschaftlich begründeten Analyse fehlt.

Gerade bei dem Problem der Gestaltung der Zähne und ihrer Funktion im Laufe der Lebensgeschichte kann man dann und wann dem alten Einwand begegnen, daß ja in diesem Falle aus dem Grunde nicht an eine reizbedingte Reaktion der Organismen bei der Formgestaltung des Gebisses und seiner Elemente gedacht werden könne, weil eben in dem Augenblick, als die Funktion des Gebisses einsetzt, auch schon die Abnutzung der Zähne beginnt, die somit bei gesteigerter und weiter fortschreitender Funktion nicht etwa durch „Reaktion“ des betreffenden Organismus verstärkt werden, sondern von allem Anfang an der Abnutzung verfallen. Somit könne, nach einer solchen Argumentation, durch die Reaktionstheorie allein die Formbildung der Zähne und die zahlreichen weitgehenden Komplikationen derselben — man denke an die Bildung von Falten, Höckern, Pfeilern usw. im Schmelzbild der Backenzahnkronen z. B. der Pferde — nie erklärt werden.

Zunächst wird aber von niemandem mehr bestritten werden können, daß der Nichtgebrauch von Organen irgendwelcher Art und irgendwelcher Lage im Körper unweigerlich zur Rückbildung und zum Rudimentärwerden, schließlich sogar zum totalen Verlust derselben führt. Daß also der Gebrauch der Organe zum mindesten ihre Erhaltung, wenn auch schon nicht ihre Entstehung und Gestaltung bedingt, wird daher von niemandem mehr geleugnet werden können.

Was nun speziell die Frage nach der Möglichkeit einer theoretischen Annahme der Umgestaltung der Zähne auf dem Wege einer Reaktion auf Umweltsreize, also als Antwort auf die Funktion, anbetrifft, so ist immer eingewendet worden, daß ja der Schmelz der Zahnkronen etwas Starres sei, das eine Umbildung nicht zulasse, wie sie eventuell für einen Knochen denkbar wäre, der durch Muskelzug usw. beeinflussbar sei. Der Zahnschmelz sei aber sozusagen „tot“, würde überdies durch die Funktion abgenutzt und so könne durch die Annahme einer „direkten Bewirkung“ (im Sinne von NÄGELI) die Umgestaltung und Spezialisierung der oft so außerordentlich komplizierten Zahnkronen der Säugetiere nicht erklärt werden.

Nun ist es erstens ein Irrtum, daß der Schmelz etwas „Starres“ oder „Totes“ wäre, das schon aus diesem Grunde auf die Umweltsreize nicht zu antworten imstande sei. Das geht aus den sehr wichtigen Untersuchungen

von SMREKER hervor, die beweisen, daß bei verschiedenen Säugetieren der Inhalt der Dentinkanälehen in die interprismatische Substanz mündet, woraus sich die Quelle ergibt, aus der der Zahnschmelz seine ernährenden Substanzen bezieht. RICHARD BREUER¹⁵⁸ hat ähnliche Erscheinungen bei seinen Untersuchungen über die Histologie der Zähne des Höhlenbären von Mixnitz beobachtet. Dazu kommt noch als Zweites das Folgende.

In dem großen Material von Höhlenbärenschädeln aus der Drachenhöhle bei Mixnitz befand sich auch der Schädel eines einjährigen Tieres, dessen rechter Eckzahn eine durchaus eigenartige Deformierung der Spitze aufweist. In der knöchernen Gaumenplatte liegt noch ein überzähliger Zahn, den ich zuerst für einen Milchcanin gehalten hatte,¹⁵⁹ der aber von R. BREUER (l. c., S. 593) als ein überzähliger Schneidezahn angesprochen wird. Dieser Zahn liegt quer in der Gaumenfläche und hat den rechten Eckzahn am Durchbruch verhindert. Die Krone des rechten Eckzahns ist nicht spitz, sondern trägt eine V-förmige Vertiefung, in die der quergelagerte Zahn in der Gaumenplatte genau hineinpaßt. Es kann nicht dem mindesten Zweifel unterliegen, daß der Schmelz des am Durchbruche verhinderten Eckzahns (der linksseitige ist bereits durchgebrochen gewesen, als dieser junge Höhlenbär verendete) in seiner Gestalt durch den Druck des vor ihm gelegenen Zahnes unmittelbar beeinflußt worden ist. Der Schmelz des Eckzahns muß also in dem Stadium vor dem Durchbruche dieses Zahnes aus dem Alveolarraum in die Gaumenfläche unbedingt plastisch gewesen sein. Das ist eine für die Beurteilung des Zahnproblems und der Frage der Zahnplastik im Laufe der Stammesgeschichte überaus wichtige Tatsache, die beweist, daß der Zahnschmelz keineswegs etwas „Starres“ oder „Totes“ ist, wie man früher so oft gehört hat.

Dann ist aber auch die Vorstellung, daß Gestaltung und Formbildung der Zähne von der Funktion beeinflussbar sind, nicht mehr so abenteuerlich, als es früher schien.

Es ist ferner auch noch eine Reihe anderer Erscheinungen von Wichtigkeit für die Lösung dieses Problems. Dazu gehört in erster Linie die Tatsache, daß bei sehr vielen Säugetieren die Zähne des Vordergebisses, die bei den Vorfahren eine in frühem Lebensalter geschlossene Wurzel hatten, einen solchen Verschluß erst in hohem und höchstem Alter erfahren, oder überhaupt nicht, so daß sie ein permanentes Wachstum aufweisen. Das ist überall dort der Fall, wo es sich um eine besonders starke Beanspruchung der Schneidezähne oder Eckzähne handelt, die infolge dieser starken Beanspruchung auch eine besonders starke Abnutzung erfahren. Das permanente Wachstum mit Offenbleiben der Pulpa ist eine Antwort des Organismus auf diese ungewöhnliche Beanspruchung.

In das gleiche Kapitel gehört auch die Entstehung der Hypsodontie überhaupt, die nahezu zu derselben Zeit der Erdgeschichte in verschiedenen Huftierstämmen ganz unabhängig voneinander erfolgt ist und mit der in dieser Zeit erfolgenden weltweiten Ausbreitung der Gramineen zusammenhängt. Die kieselsäurehaltigen Gramineen beanspruchen die Zähne der Pflanzenfresser in einem weitaus höheren Grade als das Waldlaub oder die weicheren Kräuter der Auen; die unabhängig in verschiedenen Stämmen der Huftiere einsetzende Hypsodontie der Backenzähne in Verbindung mit einer zunehmenden Komplikation der Kronen war die Antwort auf diese Veränderungen der Pflanzenwelt im Bereiche der weiten Ebenen in der oberen Alttertiärzeit.

Freilich werden wir uns vor dem Fehler hüten müssen, in den man ja erfahrungsgemäß nur allzu leicht verfällt, alle Umgestaltungen und Spezialisierungen des Gebisses und der Einzelzähne als eine Reaktion auf eine Nahrungsweise oder Verwendungsart des Gebisses anzusehen, die entweder bei den heute noch lebenden Säugetieren zu beobachten ist oder für die vorzeitlichen Säugetiere per analogiam angenommen werden darf. Ein sehr gutes Beispiel dafür ist *Mesoplodon layardi* mit seinem über der Schnauze gekreuzten Einzelzahnpaar (Abb. 32, 33), das dem Tiere nur ein ganz geringes, auf einen kleinen Spalt beschränktes Öffnen des Maules gestattet; es genügt gerade noch, um losgerissene Arme der großen Cephalopoden, von denen dieses Tier wie seine Verwandten lebt, in den Mund hineinzuziehen. Daß wir uns davor hüten müssen, die so sonderbare Bildung dieser Zähne von *Mesoplodon layardi* als eine „Anpassung“ an das Fressen von Cephalopodenarmen anzusprechen, liegt auf der Hand. Und zahlreiche andere Beispiele werden hier angeführt werden dürfen. Sie genügen allerdings nicht, um damit die Annahme eines kausalen Zusammenhanges zwischen Form und Funktion a limine abzulehnen und alle Umbildungen auf Rechnung von Vorgängen zu setzen, wie sie zu der Spezialisierung der Zähne von *Mesoplodon layardi* geführt haben.

Bei der Entwicklung von eigenartig spezialisierten Reihen, wie wir sie im Rahmen der Proboscidier antreffen, ist ein Umstand von besonderer Wichtigkeit, der die Vielgestaltigkeit der aus gemeinsamer Wurzel hervorgegangenen Stammesreihen bedingt. Dieser Umstand ist darin zu suchen, daß gewisse Einrichtungen und Gestalten von Organen nicht von vornherein auf ein enge beschränktes Funktionsgebiet eingeengt sind, sondern verschiedene Funktionen zulassen. Ein Vordergebiß wie es das der unteroligozänen Mastodontengattung *Phiomia* darstellt, ist sowohl zu einer Funktion geeignet, die in einer schaufelartigen Arbeit der Vorderzähne des Unterkiefers besteht, als auch zu einer Arbeit, die mehr ein Stoßen als ein Schaufeln ist. Und dabei können die oberen Schneidezähne mitwirken oder die Hauptaufgabe wird gelegentlich

von den unteren Zähnen allein übernommen. Wenn es zu Paarungskämpfen gekommen ist, so werden die *Phiomien* sich mit den Zähnen des Vordergebisses wirksam verteidigt haben. Und wenn sie gelegentlich ihr Vordergebiß als einen Hebel gebrauchen wollten, so wird auch diese Funktion möglich gewesen sein. Kurz, das Vordergebiß von *Phiomia* war ohne Zweifel dazu geeignet, verschiedene Funktionen auszuführen.

Diese Verschiedenheit der Funktionsmöglichkeiten hat es den Nachkommen ermöglicht, in der einen oder in der anderen Richtung weiterzubauen, wenn dieser Ausdruck erlaubt ist. So ist es zu der durch *Trilophodon angustidens* eingeleiteten Reihe gekommen, die im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte zu Formen führte, die eine immer kürzer werdende Unterkiefersymphyse erhielten, in der die Zähne immer kürzer und schwächer wurden, während die beiden oberen Stoßzähne an Stärke zunahmen und bei *Anancus arvernensis* eine enorme Länge erreichten. Ein nahezu paralleler Weg ist bei den bis zur Gegenwart reichenden afrikanischen Elefanten, ein weiterer vom Stamme des indischen Elefanten und seinen Verwandten eingeschlagen worden und die Reduktion des Unterkiefers hat auch bei verschiedenen nordamerikanischen Mastodontenstämmen eingesetzt. Andere Mastodontenstämmen dagegen haben ihre Unterkiefer enorm verlängert (*Trilophodon chinjiensis*, *Amebelodon*, *Gnathabelodon* usw.) und bei dem Stamme der *Platybelodonten* ist es mit der Bildung einer von den beiden vorne weißelförmig abgestutzten, aber sehr stark verbreiterten Unterkieferzähnen gebildeten Schneide zu einem Werkzeug gekommen, das mit einer Kohlschaufel verglichen worden ist. Das alles sind gute Beispiele für eine Aufspaltung nach verschiedenen Richtungen, die alle aus einer gemeinsamen Wurzel hervorgegangen sind.

Immer wieder sehen wir in der Geschichte der Tierstämme, daß dort, wo gewisse Organe oder Körperteile nicht nur zu einer einzigen, strenge eingeengten Aufgabe geeignet erscheinen, sondern für verschiedene Funktionen verwendet werden können, die Entfaltungsmöglichkeiten im Laufe der Stammesgeschichte weitaus am größten sind und gewesen sind. Hingegen sind jene Stämme, die Einrichtungen erworben haben, die zwar für eine ganz bestimmte Lebensweise noch so vorzüglich geeignet gewesen sein mögen, bei einer wenn auch geringen Störung der Umweltsbedingungen zugrunde gegangen, weil ihnen sozusagen das Ausweichen bei der Einseitigkeit der extrem angepaßten Einrichtungen unmöglich war.

Eines aber muß ausdrücklich gesagt werden.

Nach unseren heutigen Vorstellungen über die Umgestaltungen und Umformungen im Laufe der Stammesgeschichte der Lebewesen wäre es eine Absurdität, wollte man annehmen, daß der auf eine bestimmte Körperstelle, ein bestimmtes Organ, also etwa auf einen bestimmten Zahn

oder bestimmte Zahngruppen, wirkende Reiz, der durch die Funktion bedingt ist, eine unmittelbare und direkte erbliche Umgestaltung bewirkt. Das, was NÄGELI seinerzeit „direkte Bewirkung“ nannte, ist nur so zu verstehen, daß wir zwar zu erkennen vermögen, daß zwischen Funktion und Form ein kausaler Zusammenhang besteht, daß wir aber ablehnen müssen, diese Kausalität sozusagen auf dem kürzesten Wege zu suchen. Daß diese Zusammenhänge bestehen, darüber können wir nicht im Zweifel sein. Wie der durchaus nicht gerade Weg dieser Zusammenhänge und der Ketten von Vorgängen erfolgt, die mit dem Außenweltsreiz beginnen und mit der als Reaktion auf diese Reize anzusehenden Antwort des Organismus enden, das wissen wir nicht. Wir kennen nur den Anfang und das Ende einzelner dieser Wege und müssen einstweilen zufrieden sein, diese beiden Endpunkte finden zu können.

Aber es gibt noch einen zweiten Weg, der nicht von der Funktion zur Form, sondern von der Form zur Funktion führt und bei dem die Funktion sozusagen formerzwungen erscheint. Ich habe wiederholt auf solche Fälle hingewiesen. Einer derselben ist der von mir vor Jahren (1905) untersuchte Fall der Erwerbung des Flugvermögens durch die Flugfische, die nicht erst dann vergrößerte Brustflossen bekamen, als sie zu fliegen begannen, sondern die bereits große Brustflossen besaßen, als sie zum Flug übergingen, weil ihnen eben diese großen Flossen den ersten Fallschirmflug ermöglichten. Ich habe immer wieder auf solche Fälle hingewiesen, in denen die Zusammenhänge zwischen Form und Funktion ebenso klar zutage liegen wie in anderen Fällen die Zusammenhänge zwischen Funktion und Form.

Freilich wird es nützlich sein, dabei nicht zu vergessen, daß die Flossenvergrößerung, die den ersten Flugfischen den Flug ermöglichte, nicht die Folge irgendeiner völlig richtungslosen Mutation gewesen ist. Jene, die sich gerne auf den von mir untersuchten Fall der Flugfische berufen und ihn als eine Waffe benutzen möchten, die sich gegen die Reaktionstheorie kehrt, vergessen oder wollen es vielleicht absichtlich übersehen, daß die primäre Brustflossenvergrößerung der Flugfischahnen in innigstem Zusammenhang mit der benthonischen Lebensweise der einen Vorfahrengruppe im Falle von *Dactylopterus* steht, im Falle von *Exocoetus* aber mit der schon während der pelagischen Lebensweise von *Hemirhamphus* erworbenen Flossenvergrößerung, die das erste Fallschirmfliegen der Flugfische ebenso erleichterte, ja ermöglichte, wie der „fliegende“ Cephalopode, der „flying squid“ (*Stenoteuthis bartrami*) zu fliegen vermag, eben weil er große Endflossen besitzt und wie der „fliegende“ Rochen (*Ceratoptera*) imstande ist, sich mit Hilfe seiner enorm vergrößerten Brustflossen, die er als Gleitflächen benutzt, über die Meeresfläche zu erheben. Auch in diesen Fällen sind die Flossenvergrößerungen nicht als völlig „unabhängig“, ohne jede „kausale“ Bindung, entstandene Bil-

dungen zu betrachten, sondern sie standen nur im Zusammenhang mit einer anderen Funktion als es die ist, die sie später ermöglicht haben. Daß im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte solche übernommene Gebilde, die nunmehr neuen Funktionen dienen und diese ermöglichen, jetzt auch wieder denselben Umgestaltungsgesetzen unterliegen wie bei der früheren Lebensweise, ist ohne weiteres begreiflich, darf aber keineswegs als ein Gegenargument ausgespielt werden, wie es mehrfach geschehen ist.

Dazu kommt aber endlich noch eine Reihe von Fällen, in denen eine Bildung eine neue Funktion ermöglicht, ohne daß sie durch eine frühere Lebensweise irgendwie kausalbedingt wäre. Das sind die Fälle, in denen Mutationen ohne erkennbaren kausalen Zusammenhang mit der Lebensweise auftreten und dann eine bestimmte Funktion eben durch ihre Form ermöglichen. An solche Fälle ist bei exzessiven und bei sexuell differenzierten Spezialisierungen zu denken, wie bei spontan auftretenden Bildungen von Hörnern, Geweihen, Zähnen usw.; solche Bildungen, wie der asymmetrische Stoßzahn des männlichen Narwals, der allerdings jetzt nicht mehr als Werkzeug, sondern nur mehr als Waffe Verwendung findet, sind in diese Gruppe einzureihen.

Es zeigt sich also, daß es verschiedene Wege gibt, auf denen Gebilde, wie es in dem hier untersuchten Falle die vergrößerten Zähne des Vordergebisses sind, zu ihrer Aufgabe gefunden haben. Von allen diesen Wegen ist der wichtigste der kausal bedingte von der Funktion zur Form, der aber in seiner Auswirkung durch die eisernen Bindungen eingeengt ist, die in der Beharrung der Erbmasse und der Nichtumkehrbarkeit der stammesgeschichtlichen Entwicklung liegen.

Literaturverzeichnis.

- ¹ DEAN, BASHFORD: Studies on Fossil Fishes (Sharks, Chimaeroids, and Arthrodiros). Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 9, 211—287, 1909. — ² WATSON, D. M. S.: The Evolution and Origin of the Amphibia. Phil. Trans. Lond., Ser. B, 214 198, Fig. 4 B. London 1926. — ³ Ibid. p. 251, Fig. 38. — ⁴ ROMER, ALFRED SHERWOOD: Vertebrate Paleontology, p. 132, Fig. 114 C. Chicago, Ill., 1933. — ⁵ WILLISTON, SAMUEL WENDELL: The Skull of Labidosaurus. Amer. J. Anat. 10, No. 1, 69 (1910). — ⁶ HAAS, G.: Die Kiefern Muskulatur und die Schädelmechanik der Schlangen in vergleichender Darstellung. Zool. Jb. (Abt. Syst. u. Ontogenie) 53, 127—198 (1931). — ⁷ HAGER, P. K.: Die Kiefern Muskulatur der Schlangen und ihre Beziehungen zu den Speicheldrüsen. Ebenda 22 (1906). — ⁸ ABEL, O.: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, S. 596, Jena 1922. 2. Aufl., S. 662, 1927. — ABEL, O.: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum, S. 160. Berlin: Deutscher Verlag, 1939. — ⁹ BROOM, R.: The Mammal-like Reptiles of South Africa, S. 91—93. London: H. F. and G. Witherby, 1932. — ¹⁰ NOPCSA, FRANZ BARON: On the Biology of the Theromorphous Reptile Euchambersia. Ann. and Mag. Nat. Hist., Lond. (10) 12, 125 (1933). — ¹¹ WEBER, MAX: Die Säugetiere, 2. Aufl., 2. Bd., S. 24. Jena: G. Fischer, 1928. — ¹² NOPCSA, FRANZ BARON: On the Biology of the Theromorphous Reptile Euchambersia. Ann. and Mag. Nat. Hist.,

Lond. (10) 12, 125 (1933). — ¹³ ABEL, O.: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum, S. 163. Berlin: Deutscher Verlag, 1939. — Derselbe: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, 2. Aufl., S. 661, Jena 1927. — ¹⁴ WATSON, D. M. S.: The Skeleton of *Lystrosaurus*. Rec. Albany Mus. 2, Part 4, No. 8, 287—295, Pl. XV, XVI. Grahamstown, 26th March 1912. — ¹⁵ WATSON, D. M. S.: The Beaufort Beds of the Karroo System of South Africa. Geol. Mag. (5) 10, No. 591, 388. London 1913. — ¹⁶ ABEL, O.: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, S. 576 ff. Jena: G. Fischer, 1922. — ¹⁷ HUENE, FRIEDRICH VON: Die südafrikanische Karroo-Formation als geologisches und faunistisches Lebensbild, Fortschr. Geol. u. Paläontol., H. 12, S. 81. Berlin 1925. — ¹⁸ HUENE, FRIEDRICH VON: Beitrag zur Kenntnis der Fauna der südafrikanischen Karroo-Formation. Geol. u. Paläontol. Abh., N. F., 18, 3. H., 48—50, Abb. 40. Jena 1931. — ¹⁹ ABEL, O.: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, S. 576 (1922). — ²⁰ HUENE, FR. v.: l. c. S. 44 (1931). — ²¹ OWEN, RICHARD: On the Fossil Mammals of Australia. Part III: *Diprotodon australis* Owen. Philos. Trans., Lond., p. 521 (1870). — ²² E. C. STIRLING and A. H. ZIETZ: Fossil Remains of Lake Callabonna. Part I: Description of Manus and Pes of *Diprotodon australis* Owen. Mem. Roy. Soc. S. Austral. 1, Part 1 (1899). — ²³ WOODWARD, ARTHUR SMITH: On a Reconstructed Skeleton of *Diprotodon* in the British Museum (Natural History). Geol. Mag. Dec. V., 4, No. 518, 337—339, Pl. XV. London, August 1907. — ²⁴ STIRLING, E. C.: The Physical Features of Lake Callabonna. Mem. Roy. Soc. S. Austral. 1, Part 2, p. IX. Adelaide 1900. — ²⁵ STIRLING, E. C. and A. H. ZIETZ: l. c. p. 36 (1899). — ²⁶ ANDERSON, C.: The Incisor Teeth of the Macropodinae. Austral. Zoologist 5, 105—112, Pl. XV, XVI (1927). — ²⁷ ANDERSON, C.: The Incisor Teeth of the Macropodidae. Austral. Zoologist 5, Part 1, 105—112, Pl. XV, XVI (1927). — ²⁸ FRECHKOP, SERGE: Note sur les Mammifères. II: Caractères distinctifs et phylogénie du Wombat (*Phascolomys*) et du Koala (*Phascolarctus*). Bull. Musée Roy. d'Hist. nat. Belg. 4, No. 12. Brüssel, August 1930. — ²⁹ SIMPSON, G. G.: A New Classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, 59, Art. V, 267, 286. — ³⁰ OWEN, RICHARD: On the Fossil Mammals of Australia. Part I: Description of a Mutilated Skull of a Large Marsupial Carnivore (*Thylacoleo carnifex* Owen), from a Calcareous Conglomerate Stratum, Eighty Miles SW. of Melbourne, Victoria. Philos. Trans., Lond. 149 309—322 (1859). — Derselbe: Part II: Description of an almost Entire Skull of the *Thylacoleo carnifex*, Owen from a Freshwater Deposit, Darling Downs, Queensland. Ibid. 156, 73—82, Pl. II—IV (1866). — Derselbe: Part III: Dentition and Mandible of *Thylacoleo carnifex*, with Remarks on the Arguments for its Herbivory. — Ibid. 161, 213—266, Pl. XI—XIV (1872). — Derselbe: On the Affinities of *Thylacoleo*. Ibid. 174, 575—582, Pl. XXXIX—XLI (1884). — Derselbe: Additional Evidence of the Affinities of the Extinct Marsupial Quadruped *Thylacoleo carnifex* (OWEN). Ibid. (Ser. B) 178, 1—3, Pl. I (1887). — ³¹ BROOM, R.: On the Affinities and Habits of *Thylacoleo*. Linnean Soc. N. S. Wales 23, Part I, 57—74 (1898). — ³² DE VIS, C. W.: On Tooth-Marked Bones of Extinct Marsupials. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales 8, 187—190 (1883/84). — Derselbe: Remarks on a Fossil Implement and Bones of an Extinct Kangaroo. Proc. Roy. Soc. Victoria, 12/1, 81—90, Pl. VII (1899). — Derselbe: Bones and Diet of *Thylacoleo*. Ann. Queensland Mus., No. 5, p. 7—11 (1900). — ³³ SPENCER, BALDWIN and R. H. WALCOTT: The Origin of Cats on Bones of Australian Extinct Marsupials. Proc. Roy. Soc. Victoria (N. S.) 24, 92—123, Pl. 36—39 (1911). — ³⁴ COPE, EDWARD DRINKER: The Ancestry and Habits of *Thylacoleo*. Amer. Naturalist 16, 520—522 (1882). — Derselbe: The

Tertiary Marsupialia. Amer. Naturalist 18, 696 (1884). — ³⁵ ANDERSON, W.: On the Posttertiary Ossiferous Clays near Myall Creek, Bingera. Rec. Geol. Survey N. S. Wales 1/2, 122 (1889/90). — ³⁶ BENSLEY, B. ARTHUR: On the Evolution of the Australian Marsupialia, with Remarks on the Relationships of the Marsupials in General. Trans. Linnean Soc. (2) 9, 161 und 203 (1903). ³⁷ ABEL, O.: Paläobiologie der Wirbeltiere, S. 502. Stuttgart 1912. — ³⁸ KREFFT, GERARD: On the Dentition of Thylacoleo carnifex (OWEN). — Ann. and Mag. Nat. Hist. (3) 18, 148/49, Pl. XI (1866). — Derselbe: A Cuvierian Principle in Paleontology, tested by Evidences of an Extinct Leonine Marsupial (Thylacoleo carnifex) by Professor OWEN. — Ibid. (4) 10, 169—182, Pl. XI, XII (1872). — Derselbe: Australian Natural History. Trans. Roy. Soc. N. S. Wales, p. 135 (1873). — ³⁹ FLOWER, WILLIAM HENRY: On the Affinities and Probable Habits of the Extinct Australian Marsupial, Thylacoleo carnifex, OWEN. Quart. J. Geol. Soc. 24, 307. London 1868. — ⁴⁰ LYDEKKER, RICHARD, in: H. A. NICHOLSON and R. LYDEKKER: A Manual of Paleontology. II, p. 1285 (1889). — ⁴¹ ANDERSON, C.: The Food Habits of Thylacoleo. Australas. Assoc. for the Advancement of Science Rep. of the Hobart Meeting, 1928, p. 243—244. Tasmania 1929. — Derselbe: Macropus titan and Thylacoleo carnifex OWEN. — Rec. Austral. Mus. Sydney, 17, 39—49, P. XIX—XXIII (1929). — ⁴² ABEL, O.: Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere, S. 326. Jena: Gustav Fischer, 1931. — ⁴³ Ebenda, S. 325. — ⁴⁴ ABEL, O.: Ebenda, S. 323—329. — ⁴⁵ ABEL, O.: Fossile Flugfische. Jb. k. k. Geol. Reichsanst. Wien, 56, 1. H., S. 1—88 (bes. S. 85ff.). — Derselbe: Paläobiologie und Stammesgeschichte, S. 186. Jena: G. Fischer, 1929. — ⁴⁶ GEORGE GAYLORD SIMPSON: A Catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geol. Dept. of the British Museum, p. 33. London 1928. — ⁴⁷ GEORGE GAYLORD SIMPSON: The „Plagiaulacoid“ Type of Mammalian Dentition. J. Mammalogy 14, No. 2, 97—107 (1933). — ⁴⁸ R. LOHR: Die Anpassung an die Rhizophagie im Marsupialierstamm. Verh. dtsh. Naturf. u. Ärzte, 85. Vers., Wien 1913, 2. Teil, 1. Hälfte, S. 712—717. — ⁴⁹ SIMPSON, G. G.: A Catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum, p. 30ff. London 1928. — ⁵⁰ SIMPSON, G. G.: A New Classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 59, Art. V, p. 266. New York 1931. — ⁵¹ AMEGHINO, FLORENTINO: Los Diprotodontes del Orden de los Plagiaulacoideos y el Origin de los Roedores y de los Polimastodontes. An. Museo Nacional Buenos Aires. 9 (3), 81—192. Buenos Aires 1903. — ⁵² SIMPSON, G. G.: Affinities of the Polydolopidae. Amer. Mus. Novitates, No. 323, July 14, 1928. — ⁵³ AMEGHINO, FLORENTINO: l. c. S. 179, Abb. 109. — ⁵⁴ SIMPSON, GEORGE GAYLORD: A New Mammalian Fauna from the Fort Union of Northern Montana. Amer. Mus. Novitates, No. 297, p. 7, Febr. 2, 1928. — ⁵⁵ MATTHEW, W. D. and W. GRANGER: New Genera of Paleocene Mammals. Amer. Mus. Novitates, No. 13, p. 6, Sept. 6, 1921. — ⁵⁶ SIMPSON, G. G.: l. c. 1928, S. 7. — G. L. JEPSEN: Stratigraphy and Paleontology of the Paleocene of Northeastern Park County, Wyoming. Proc. amer. philos. Soc. 69, 4, 117 (1930). — ⁵⁷ ABEL, O.: Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere, S. 160—162, 197, 199, 326. Jena 1931. — ⁵⁸ GIDLEY, J. W.: Notes on the Mammalian Genus Ptilodus, with Descriptions of New Species. Proc. U. S. Nat. Mus. 36, 611—626 (1909). — ⁵⁹ SIMPSON, G. G.: The „Plagiaulacoid“ Type of Mammalian Dentition. J. Mammalogy 14, No. 2, 97—107 (105—106), May 1933. — ⁶⁰ MATTHEW, W. D.: Stehlinius, A New Eocene Insectivore. Amer. Mus. Novitates, No. 14 (1921). — ⁶¹ JEPSEN, GLENN L.: A Revision of the American Apatemyidae and the Description of a New Genus, Sinclairella, from the White River Oligocene of South Dakota. Proc.

- amer. phil. Soc. 74, No. 4, 287—305, 3 Pl. (1934). — W. B. SCOTT and G. L. JEPSEN: The Mammalian fauna of the White River Oligocene. Part I: Insectivora and Carnivora. Trans. amer. phil. Soc. 28, Part I, 26—29, Pl. V, VI. Philadelphia 1936. — ⁶² MATTHEW, W. D.: l. c. S. 1 (Fußnote). — ⁶³ JEPSEN, G. L.: New Vertebrate Fossils from the Lower Eocene of the Bighorn Basin, Wyoming. Proc. amer. philos. Soc. 69, No. 4, 126, Pl. II, Fig. 5—7 (1930). — ⁶⁴ ABEL, O.: Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere, S. 276. Jena 1931. — ⁶⁵ SICKENBERG, O.: Lebensbild der oligozänen Landfauna Patagoniens. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 74.—75. Jg., 1924—1925, S. 154. Wien 1926. — ⁶⁶ ABEL, O.: Amerikafahrt, S. 342—349. Jena: G. Fischer, 1926. — ⁶⁷ LOOMIS, FREDERIC BREWSTER: The Deseado Formation of Patagonia. Amherst, Mass., p. 156—184, Frontispiece, Fig. 109—117 (1914). — ⁶⁸ ABEL, O.: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum, S. 128—129. Berlin: Deutscher Verlag, 1939. — ⁶⁹ WEBER, MAX: Die Säugetiere, 2. Aufl., 2. Bd., S. 432; Abb. 262, S. 428 (1928). — ⁷⁰ ANDREWS, CH. W.: Preliminary Note on Some Recently Discovered Extinct Vertebrates from Egypt, Part I. Geol. Mag., London, Dec. IV., 8, 409 (1901). — Derselbe: A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt, p. XVI, 99—129. London: British Museum, 1906. — ⁷¹ MATSUMOTO, H.: A Contribution to the Knowledge of Moeritherium. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 48, Art. IV., 97—139 (1923). — ⁷² BARBOUR, ERWIN HINCKLEY and GEORGE F. STERNBERG: *Gnathabelodon thorpei*, gen. et sp. nov. A New Mud-grubbing Mastodon. Bull. Nebraska State Museum, 1, Bull. 42, 395—404, May 1935. — ⁷³ BORISSIAK, A. A.: On A New Direction in the Adaptive Radiation of Mastodonts. *Palaeobiologica* 2, 19—33, Taf. III—V, Textfig. 1—4. Wien 1929. — ⁷⁴ OSBORN, HENRY FAIRFIELD and W. GRANGER: The Shovel-Tuskers, *Amebelodontinae*, of Central Asia. American Museum Novitates, Nr. 470, 1—12, April 1931, — Dieselben: *Platybelodon grangeri*, Three Growth Stages, and A New Serridentine from Mongolia. *Ebenda*, June 9, 1932, No. 537, p. 1—13. — W. K. GREGORY: On the Significance of the Supra-Symphysial Depression and Groove in the Shovel-Tusked Mastodonts. *J. Mammalogy*, 15, No. 1, 4—12, February 1934. — ⁷⁵ OSBORN, HENRY FAIRFIELD: *Proboscidea*. Vol. I. New York 1936. — ⁷⁶ *Ebenda*, S. 717. — ⁷⁷ ABEL, O.: Das Lebensbild von *Platybelodon*. Bull. Geol. Inst. Upsala, 27, 48—62, Taf. I. Uppsala 1937. — ⁷⁸ CHANEY, RALPH W.: The Kucha Flora in Relation to the Physical Conditions in Central Asia during the Late Tertiary. Festschrift zu SVEN HEDINS 70. Geburtstag, S. 75—105. Stockholm 1935. — ⁷⁹ DOLLO, LOUIS: Le Centenaire des Iguanodons (1822—1922). *Philos. Trans. (B)* 212, 67—78, Pl. IV. London, 17. Febr. 1923. — O. ABEL: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, S. 495. Stuttgart 1912. — Derselbe: Das Lebensbild von *Platybelodon*. l. c. S. 55. — ⁸⁰ HEILMANN, GERHARD: A Restauration of *Iguanodon Bernissartensis*. *Palaeobiologica* 1 (DOLLO-Festschrift), 101—102, Taf. IX, Textfig. Wien 1927. — ⁸¹ ABEL, O.: Vorzeitliche Tiere in ihrem Lebensraum, S. 57—70. Berlin 1939. — ⁸² *Ebenda*, S. 59. — ⁸³ CAPELLINI, GIOVANNI: Mastodonti del Museo Geologico di Bologna, II. Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna, Cl. Sci. fisiche (VI) 5, Tav. I, Fig. 3 (1907/08). — ⁸⁴ OSBORN, H. F.: *Proboscidea*, l. c. p. 627 (1936). — ⁸⁵ HECK, LUDWIG: Neubearbeitung von BREHMS „Tierleben“, 12. Bd. (Säugetiere, III), S. 526, 546 (1915). — ⁸⁶ DARWIN, CHARLES: Die Abstammung des Menschen (Übersetzung von V. CARUS), S. 484. Stuttgart 1886. — ⁸⁷ TOLMACHOFF, I. P.: The Carcasses of the Mammoth and Rhinoceros found in the Frozen Ground of Siberia. Trans. amer. phil. Soc., Philadelphia (N. S.), 23, Part I., Art. 1, p. 1—74 (1929). — ⁸⁸ ABEL, O.: Vorzeit-

liche Tiere in ihrem Lebensraum, S. 51. Berlin 1939. — ⁸⁹ KAUP, JOHANN JACOB: *Deinotherium giganteum*. „Isis“, 22. Bd., 4. H., S. 401—404, Taf. I (1929). — ⁹⁰ KAUP, JOHANN JACOB: Description d'Ossements fossiles de Mammifères, 4. H. Darmstadt 1835. — ⁹² Aus dem Jahre 1919. Veröffentlicht zuerst in: O. ABEL: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, 1. Aufl., S. 91, Fig. 82. Jena 1922. — ⁹³ ABEL, O.: Neue Rekonstruktionen vorzeitlicher Wirbeltiere Deutschlands. Naturwiss. Monatsschrift „Aus der Heimat“, 50. Jg., S. 221—226, Tafel 53—60 (*Dinotherium* Tafel 58). Stuttgart 1937. — ⁹⁴ BARBOUR, E. H.: *Tetrabelodon abeli*, sp. nov. Nebraska State Mus., Bull. 9. Aug. 1925, p. 91—94. Lincoln (Nebr.). — ⁹⁵ BARBOUR, E. H.: A New Longirostral Mastodon from Nebraska, *Tetrabelodon osborni*, sp. nov. Amer. J. Sci. (4), 41, 522—529 (June 1916). — ⁹⁶ ANDREWS, CH. W.: Note on the Mandible of a New Species of *Tetrabelodon* from the Loup Fork Beds of Kansas. Geol. Mag., Dec. V. (N. S.), 6, 347—349. London, August 1909. — ⁹⁷ ABEL, O.: Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. Abh. k. k. Geol. Reichsanst. Wien, 19. Bd., 2. H., S. 141, Fig. 13. Wien 1904. — ⁹⁸ FRICK, CHILDS: New Remains of Trilophodont-Tetrabelodont Mastodons. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 59, Art. 9, 505—652. New York, June 1933. — ⁹⁹ ABEL, O.: Tiere der Vorzeit usw., 1. c. S. 73. — ¹⁰⁰ ALLEN, JOEL ASAPH: History of North American Pinnipeds. A Monograph of the Walruses, Sea-Lions, Sea-Bears and Seals of North America. Department of the Interior. U. S. Geol. and Geogr. Survey, Miscell. Publ. No. 12. Washington 1880. — ¹⁰¹ COOK, JAMES: In: Voyage to the Pacific Ocean etc., under the Direction of Captains Cook, Clerke, and Gore, in the Years 1766—1780. T. 52, SHAW, Zoology, T. 68. London 1784. — ¹⁰² MALMGREN, A. J.: On tandbyggnaden hos Walrossen. Öfersigt Vetensk. Akad. Förhandlingar, S. 131. Stockholm 1863. (Deutsche Übersetzung veröffentl. im Arch. f. Naturgesch., S. 68 [1864]). — ¹⁰³ ALLEN, J. A.: 1. c. S. 137. — ¹⁰⁴ ALLEN, J. A.: 1. c. S. 181, 182. — ¹⁰⁵ ABEL, O.: Die Stämme der Wirbeltiere, S. 791, Fig. 595. Leipzig und Berlin 1919. — ¹⁰⁶ DEXLER, H. und L. FREUND: Zur Biologie und Morphologie von *Halicore dugong*. Arch. Naturgesch. Berlin, 72. Jg., 1. Bd., 2. H., S. 77—106, Taf. X—XII (1906). — ¹⁰⁷ DEXLER, H. und L. FREUND: 1. c. S. 83. — ¹⁰⁸ DELFORTRIE, E.: Découverte d'un Squelette entier de *Rytiodus* dans le Falun aquitainien. Act. Soc. Linnéenne Bordeaux, 34 (4), Tome IV (1880). — ¹⁰⁹ ABEL, O.: Les Odontocètes du Boldérien (Mio-cène supérieur) d'Anvers. Mém. Mus. Roy. d'Hist. Nat. Belg. T. 3, 40, 88—117. Bruxelles 1905. — ¹¹⁰ ABEL, O.: Die Stämme der Wirbeltiere, 1. c. S. 771 (1919). — Derselbe: Paläobiologie und Stammesgeschichte, S. 111, Fig. 50. Jena: G. Fischer, 1929. — ¹¹¹ ABEL, O.: Die Schnauzenverletzungen der Parasuchier und ihre biologische Bedeutung. Paläont. Z. 5, 42—44, Fig. 8, 9. — ¹¹² ABEL, O.: Paläobiologie der Wirbeltiere, 1. c. S. 594 (1912). — ¹¹³ ABEL, O.: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum, S. 303. Berlin 1939. — ¹¹⁴ HECK, L.: *Wale in BREHMS „Tierleben“*, 4. Aufl., 12. Bd., S. 476—477. — ¹¹⁵ YOSHIWARA, S.: and J. IWASAKI: Notes on a New Fossil Mammal. J. Coll. Sci. Tokyo, 15, 1—13 (1902). — ¹¹⁶ ABEL, O.: *Desmostylus*: ein mariner Multituberculate aus dem Miozän der nordpazifischen Küstenregion. Acta Zoologica, Stockholm, 3, 361—394 (Literatur bis 1922) (1922). — Paläont. Z. 5, 213 (1923). — Derselbe: Neue Untersuchungen über *Desmostylus*, einen Monotremen aus dem Tertiär der pazifischen Küstenregion. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 75, 134—138. Wien 1925. — Die letzten Arbeiten sind kritisch erörtert von OTTO SICKENBERG: Ist *Desmostylus* eine Sirene? Paläobiologica, 6, 2. Liefg., 210—227. Wien 1938. — ¹¹⁷ SCOTT, WILLIAM B.: Nature and Origin of the Santa Cruz Fauna. Part IV. Rep. Princeton Univ. Exp. Patagonia,

6, 301—351, Pl. XXXI—XXXVII (1932). — ¹¹⁸ OSBORN, H. F.: The Extinct Rhinoceroses. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, 1, Part III, 80—94 (1898). — TROXELL, E. L.: New Amynodonts in the Marsh Collection. Amer. J. Sci. 2, 21—27, July 1921 (p. 22: Adaptations to Physical Environment and to Feeding). — ¹¹⁹ ROMAN, F.: Le Cadurotherium de l'Isle-sur-Sorgues. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, T. 10 (1908). — Derselbe: Sur un Acerotherium des Collections de l'Université de Grenoble et sur les Mammifères du Stampien des Environs de l'Isle-sur-Sorgues (Vaucluse). Ann. Univ. Grenoble, T. 24, Nr. 2, p. 9. Paris-Grenoble 1912. — ¹²⁰ OSBORN, H. F.: Cadurotherium ardynense, Oligocene, Mongolia. Amer. Mus. Novitates Nr. 147. November 11, 1924. — ¹²¹ LUCAS, FREDERICK A.: A New Rhinoceros, Trigonias osborni, from the Miocene of South Dakota. Proc. U. S. Nat. Mus. 23, 221 (1900). — OSBORN, H. F.: A Rhinoceros with a Complete Set of Cutting Teeth. Science (N. S.) 12, No. 307, 767, Fig. 1 Nov. 16, 1900. — GREGORY, WILLIAM K. and HAROLD J. COOK: New Material for the Study of Evolution. A Series of Primitive Rhinoceros Skulls (Trigonias) from the Lower Eocene of Colorado. Proc. Colorado Mus. Nat. Hist. 8, No. 1, 1—32, Febr. 1, 1928. — BARBOUR, ERWIN, HINCKLEY: A New Rhinoceros Mount, Trigonias osborni. Nebraska State Mus., Bull. 38, May 1934, p. 299—302. — ¹²² OSBORN, HENRY FAIRFIELD: Baluchitherium grangeri, a Giant Hornless Rhinoceros from Mongolia. Amer. Mus. Novitates No. 78, 1—15 (1923). — ¹²³ GRANGER, WALTER and WILLIAM K. GREGORY: Further Notes on the Gigantic Extinct Rhinoceros, Baluchitherium, from the Oligocene of Mongolia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, 72, p. 2, Art. 1 (1936). — ¹²⁴ DARWIN, CHARLES: Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl (deutsche Übersetzung von V. CARUS), S. 478—498. Stuttgart 1883. — ¹²⁵ MARSH, OTHNIEL CHARLES: Dinocerata. U. S. Geol. Survey 10, 44, Pl. I. Washington 1884. — ¹²⁶ SCOTT, WILLIAM B.: A History of Land Mammals in the Western Hemisphere, p. 445ff. New York: The Macmillan Co., 1913. — ¹²⁷ MATTHEW, W. D.: Fossil Mammals of the Tertiary of Northeastern Colorado. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, 1, Part VII. — ¹²⁸ MATTHEW, W. D.: The Phylogeny of the Felidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 28, Art. XXVI, 289—316. October 19, 1910. — ¹²⁹ ABEL, O.: Angriffswaffen und Verteidigungsmittel fossiler Wirbeltiere. Verh. k. k. Zool. Bot. Ges. Wien, 58, 209 (1908). — ¹³⁰ ABEL, O.: Vorzeitliche Tiere in ihrem Lebensraum, S. 36. Berlin: Deutscher Verlag, 1939. — ¹³¹ MARINELLI, WILHELM: Der Schädel von Smilodon, nach der Funktion des Kieferapparates analysiert. Paläobiologica 6, 246—272, Taf. XX, 2. Liefg., Wien 1938. — ¹³² ABEL, O.: Amerikafahrt, S. 233. Jena: G. Fischer, 1926. — ¹³³ Vgl. S. 78. — ¹³⁴ HILZHEIMER, MAX: Paarhufer, in BREHMS Tierleben, 4. Aufl., S. 82. — ¹³⁵ SCOTT, WILLIAM B. and GLENN L. JEPSEN: The Mammalian Fauna of the White River Oligocene. Part I: Insectivora and Carnivora. Trans. Amer. phil. Soc. (N. S.) 28, Part 1, 129, April 1936. — ¹³⁶ ABEL, O.: Vorzeitliche Tiere in ihrem Lebensraum, I. c. S. 36. — ¹³⁷ BOHLIN, BIRGER: Food Habit of the Machairodonts, with Special Regard to Smilodon. Bull. Geol. Inst. Upsala 28, 156—174. Upsala 1940. — ¹³⁸ SCOTT, W. B. and GL. L. JEPSEN: I. c. p. 137 (1936). — ¹³⁹ SCOTT, W. B. and GL. L. JEPSEN: The Mammalian Fauna of the White River Oligocene. Part I, I. c. p. 137 (1936). — ¹⁴⁰ SINCLAIR, WILLIAM and GL. L. JEPSEN: The Skull of Eusmilus. Proc. Amer. phil. Soc. 66, 405 (1927). — ¹⁴¹ WERNER, FR.: Neubearbeitung von BREHMS Tierleben, 4. Aufl., 5. Bd., S. 248 (1913). — ¹⁴² Paläobiologica 6, 264, Fig. 3 (1938). — ¹⁴³ MATTHEW, W. D.: Fossil Mammals of the Tertiary of Northeastern Colorado. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. 1, Part VII, 385 (1901). — ¹⁴⁴ BRANDES, G.: Über eine

Ursache des Aussterbens diluvialer Säugetiere. Correspondenzbl. deutsch. Ges. Anthropol., 31. Jg. München 1901. — ¹⁴⁵ WEISMANN, AUGUST: Vorträge über Deszendenztheorie 2. Bd, S. 403—404. Jena 1902. — ¹⁴⁶ MERRIAM and STOCK: l. c. p. 36. — ¹⁴⁷ RIGGS, ELMER S.: Preliminary Description of a New Marsupial Sabertooth from the Pliocene of Argentina. Geol. Ser. Field Mus. Nat. Hist., Chicago, 6, 61—66 (1933). — ¹⁴⁸ RIGGS, ELMER S.: A New Marsupial Sabertooth from the Pliocene of Argentina and its Relationships to other South American American Predaceous Marsupials. Trans. Amer. phil. Soc. (N. S.), 24, Part I, 1—32, Pl. I—VIII. Philadelphia 1934. — STAHLCKER, RUDOLF: Als Paläontologe in der argentinischen Cordillere. Aus der Heimat, 48. Jg., 9. H., S. 261. Stuttgart 1935. — ¹⁴⁹ ABEL, O.: Die vorzeitlichen Säugetiere, S. 23. Jena: G. Fischer, 1914. — ¹⁵⁰ SCOTT, WILLIAM B.: A History of Land Mammals in the Western Hemisphere, p. 637. New York 1913. — ¹⁵¹ SIMPSON, GEORGE GAYLORD: Skulls and Brains of Some Mammals from the Notostylops Beds of Patagonia. Amer. Mus. Novitates No. 578. Nov. 4, 1932. — ¹⁵² HILZHEIMER, MAX: Raubtiere, in: BREHMS Tierleben, 4. Aufl., 12. Bd., S. 39 (Bericht von VERREAUX) (1915). — ¹⁵³ HAUCK, EMIL: Gibt es ein Packergebiß? Schweizer Hundesport, 58. Jg., Nr. 15, S. 225. Zürich 1942. — ¹⁵⁴ ABEL, O.: Zähne. Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, 10. Bd., S. 744ff. Jena: G. Fischer, 1935. — ¹⁵⁵ KRUMBACH, THILO: Die unteren Schneidezähne der Nagetiere, nach Gestalt und Funktion betrachtet. Zool. Anz. 27, Nr. 9, 273—290, 20 Textfig., 9. Febr. 1904. — ¹⁵⁶ WEBER, MAX: Die Säugetiere, 2. Aufl., S. 250—252. — ¹⁵⁷ KRUMBACH, TH.: l. c. S. 276. — ¹⁵⁸ BREUER, RICHARD: Zur Anatomie, Pathologie und Histologie der Zähne und der Kiefer von Ursus spelaeus. In O. ABEL und G. KYRLE: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Spelaeol. Monogr., 7 u. 8, 608. Wien 1931. — ¹⁵⁹ ABEL, O.: Dritter Bericht über die paläontologischen Ergebnisse der Ausgrabungen in der Drachenhöhle bei Mixnitz in Steiermark. Anz. Akad. Wiss. Wien, 6. Juli 1922.

Verzeichnis der Abbildungen.

Abb. 1.	<i>Dicynodon leoniceps</i>	8
2.	<i>Phascolumys ursinus</i>	13
3.	<i>Diprotodon australis</i> .	13
4.	<i>Macropus giganteus</i>	14
5.	<i>Thylacoleo carnifex</i>	16
6.	<i>Phascolarctus cinereus</i>	17
7.	<i>Bettongia lesueuri</i>	19
8.	<i>Papio porcarius</i>	21
9.	<i>Plagiaulax becklesii</i> ..	22
10.	<i>Ptilodus montanus</i>	27
11.	<i>Ctenacodon</i>	28
12a.	<i>Abderites meridionalis</i>	29
12b.	<i>Polydolops thomasi</i> .	29
13.	<i>Abderites meridionalis</i>	30
14.	<i>Parabderites bicrispatus</i> ..	31
15.	<i>Carpolestes dubius</i>	32
16.	<i>Stehlinella wintensis</i>	35
17.	<i>Chiromys madagascariensis</i>	37
18.	<i>Pyrotherium sorondoi</i>	41
19.	<i>Procavia capensis</i>	43
20.	<i>Moeritherium trigonodon</i>	44

Abb.21.	<i>Phiomia</i>	45
22.	<i>Trilophodon fricki</i>	47
23.	<i>Trilophodon osborni</i>	47
24.	<i>Trilophodon chinjiensis</i> . .	48
25.	<i>Gnathabelodon thorpei</i>	49
26.	<i>Platybelodon grangeri</i>	50
27.	<i>Trilophodon productus</i>	56
28.	<i>Rhynchotherium edense</i>	60
29a.	<i>Odobaeus obesus</i>	62
29b.	<i>Odobaeus rosmarus</i> . . .	62
30.	<i>Halicore dugong</i>	66
31.	<i>Mesoplodon sechellensis</i>	67
32.	<i>Mesoplodon layardi</i> . .	68
33.	<i>Mesoplodon layardi</i> . .	69
34.	<i>Astrapotherium magnum</i>	73
35.	<i>Baluchitherium grangeri</i>	74
36.	<i>Uintatherium mirabile</i>	77
37.	<i>Smilodon californicus</i> . .	80
38.	<i>Eusmilus sicarius</i>	82
39.	<i>Thylacosmilus atrox</i>	87
40.	<i>Thylacosmilus atrox</i> (Lebensbild)	91