

Zur Gebißfunktion und Ernährungsweise einiger fossiler Proboscidiern.

Von
Richard N. Wegner (Dresden).

(Mit 7 Abbildungen.)

Nach bewährtem Grundsatz in der Paläobiologie gilt es immer, zunächst von einer genaueren biologischen Kenntnis der nächsten lebenden Verwandten einer Tiergruppe auszugehen. Auch bei der Deutung abweichender Bildungen eines Organs bei fossilen Formen ist nicht davon abzusehen. Einseitige Auslese nur eines Faktors kann zur Bildung von Sonderformen führen, ohne daß diese die allgemeine, die ganze Gruppe kennzeichnende Lebens- und Ernährungsweise verließen.

Bei allen Ungulaten steht der Zahnbau, wie kaum bei einer anderen Ordnung, unter einer weitgehenden Anpassung an die Zerkleinerung einer ganz speziellen Pflanzennahrung. Deshalb bleibt eine möglichst genaue Kenntnis der jeweiligen Nahrungsaufnahme Ausgangspunkt einer solchen Betrachtung der Gebißentwicklung. Gerade bei den Proboscidiern wird aber ein wichtiger Teil der Nahrungsaufnahme der lebenden Elefanten nicht oder zu wenig beachtet.

Nach JOHANNSEN, Hagenbecks Indienreisendem, zitiert nach HECKHILZHEIMER in Brehms Tierleben,¹ spaltet im indischen Urwald der Elefant mit den Stoßzähnen die Bäume, die er nicht mit Stirn oder Fuß umknicken kann, um zu den Zweigen oder Blättern zu gelangen. Nach SCHILLINGS² macht der afrikanische Elefant mit großem Geschick Gebrauch von seinen Stoßzähnen, indem er von Bäumen einige Fuß über dem Erdboden Rindenstücke abstößt, um sie zu verzehren oder auch, ihres Saftes durch Auskauen beraubt, wieder fallen zu lassen. „Sind diese Baumrinden von zäher Beschaffenheit, so faßt das Tier die abgestoßenen Rindenstücke mit dem Rüssel und reißt sie vom Baumstamme in einem langen Streifen ab. In vielen Fällen aber bevorzugt er gewisse Bäume, deren Rinde, von spröder Natur, durch den Stoß des Zahnes ohne weiteres sich vom Baumstamme löst. Solches pflegen Elefanten oft auf dem Marsche zu bewerkstelligen, ohne anzuhalten.“ SCHILLINGS

konnte oft stundenlang Elefantenherden durch die Baumsteppe folgen, nur nach diesen weithin leuchtenden Marken an den Bäumen. Er ist der Ansicht, daß sowohl das Abstoßen der Rindenstücke als auch das Abbrechen der Bäume die starke Entwicklung der Stoßzähne veranlaßt, mehr als ihr Gebrauch bei den Kämpfen der Bullen untereinander. Als Nahrung hat SCHILLINGS in Ostafrika ausschließlich Baumzweige, Baumrinde und Baumfrüchte unter Ausschluß aller eigentlichen Gräser festgestellt. Nach W. HAACKE und W. KUHNERT³ sind es namentlich Feigenarten, deren Rinde der indische Elefant verzehrt.

Zu den allgemein anerkannten und feststehenden Erkenntnissen der Paläobiologie gehört heute wohl, daß alle eigentlichen Proboscidiier im engeren Sinne Trockenbewohner, ja in den meisten Fällen ganz ausgesprochene Urwaldbewohner waren. Während aber das übrige Tierleben der großen Urwälder sich eher an den Randgebieten, an den Fluß- oder Sumpfrändern und in den Baumwipfeln abspielt, der geschlossene Urwald dagegen auffällig tierarm bleibt, brechen die Tapire und Elefanten in tiefe und dichte Waldbestände ein.

Dem Bau der Gliedmaßen nach gehört das *Dinotherium* zu den Elefanten; ich beziehe mich dabei neben anderen Resten auf das, vom Schädel abgesehen, gut erhaltene Skelett des riesigen *Dinotherium*-Bullen aus Mânzati, den STEFANESCU⁴ als *Dinotherium gigantissimum*, wenn auch graphisch ungenügend, abgebildet hat.

Auch bei einer Betrachtung des Lebensraumes der fossilen Proboscidiiergattungen mit ihren von den lebenden weit abweichenden Formen der Stoßzähne besonders im Unterkiefer, wo solche den heutigen Elefanten ganz fehlen, stoßen wir zwar auf eine ganz spezielle Anpassung bei der Nahrungsaufnahme, müssen aber — und irgendein zwingender Beweis des Gegenteiles liegt bisher nirgends vor — daran festhalten, daß auch diese vorzugsweise Hochwaldbewohner waren; Bäume blieben ihre vorzüglichsten Nahrungsspender. In der mir zugänglichen paläobiologischen Literatur wird bereits zu wenig beachtet, daß die Baumrinde auch für die lebenden Elefanten eine der wichtigsten Nahrungsquellen bildet. Sie muß es aber noch viel mehr, ja vielleicht ausschließlich für bestimmte fossile Formen gewesen sein, weil diese in ihrem Zahnbau in noch viel vollkommenerer Weise Anpassungen an das Abstoßen und Zerquetschen von Baumrinde aufweisen. Dazu rechne ich das *Dinotherium*, das im Miozän eine weite Verbreitung über Europa, Asien und Afrika erreichte, in Ostafrika bis zum Mittelquartär ausdauerte.

Für einen geschichtlichen Rückblick auf frühere Irrtümer in der Deutung seiner Lebensweise kann ich auf das Kapitel *Dinotherium* in ABELS schönem Werk „Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum“⁵ verweisen. Danach sind alle Vermutungen, dem *Dinotherium* nähere Beziehungen zum Wasserleben anzudichten, auf Grund der näheren Kenntnis

seines Gliedmaßenbaues endgültig verlassen worden. Das darf auch für andere Proboscidier mit gleichem Gliedmaßenbau gelten; nur einige USA.-Paläontologen sind bei einigen ausgestorbenen Mastodonten des Pliozäns und Pleistozäns noch nicht davon abgegangen, wenigstens die Nahrungsquelle solcher Proboscidier, deren Lebensweise sie nicht genügend deuten konnten, zunächst einmal wieder ins Wasser — zu Wasserpflanzen zu verlegen.

Beim *Dinotherium* enthält das definitive Gebiß 2 Prämolaren und 3 Molaren, von denen zunächst die Molaren näher betrachtet seien. Diese bestehen aus zwei, bei M I drei kräftigen, an ihrem oberen Rand etwas höckerig geriefelten, durch tiefe offene Quertäler voneinander abgesetzten steilgratigen Querjochen. Ein vorderes und hinteres Basalband, die an Stelle der Talböden zwischen zwei einander folgenden Molaren treten, sind als Quetschböden entsprechend entwickelt. Meist verlaufen die Joche in einem leichten Bogen, der im Oberkiefer nach vorn konvex, im Unterkiefer nach vorn konkav ausgerichtet ist. Die Joche zeigen in diesem Verlauf eine ziemlich gleichmäßige Breite und nur an den Enden, sowohl lingual wie, stärker, buccal, sind sie eckpfeilerartig verdickt. Der buccale Grenzhöcker trägt außerdem eine bis halb in den Quertalgrund hinabreichende gleichermaßen höckerig geriefelte Kante, so daß die geriefelte Spitzkante buccal hakenförmig abgeknickt erscheint. Die Joche werden stets auf der Bogenwölbung scharfkantig abgeschliffen, also die oberen Backzähne auf der Vorderseite der Querjochs, die unteren Molaren auf ihrer Hinterseite, wobei die vorderen Joche immer tiefer herabgeschliffen sind als die hinteren. In der lingualen Seitenansicht erinnert eine Reihe durch Abnutzung angeschliffener *Dinotherium*-backzähne an einfache, hebelartige Handsaftpresen, wie sie der ostbolivianische Siedler unter primitiven Verhältnissen zum Auspressen von Zuckerrohrstücken für den Mundgebrauch verwendet. Eine solche Presse besteht aus zwei kräftigen, an den einander zugerichteten Flächen zickzackförmig ausgesägten Holzleisten, die an einem Ende ein Scharnier verbindet. Das Zuckerrohrstück wird in eine der Querrinnen gelegt, in die ein Zacken der oberen Leiste eingreift, und mit der Hand durch Druck auf das Hebelende ausgepreßt, während die andere es nach Anlüften des Oberhebels immer weiter vorrücken läßt. In sehr ähnlicher Weise eignen sich die Molaren von *Dinotherium* vorzüglich zum Auspressen selbst armdicker Stengel, wie sie vorzugsweise die saftreichen Lianen tropischer Urwälder in Massen bieten. Gegenüber dem eben geschilderten dürftigen menschlichen Werkzeug besitzt der *Dinotherium*zahn in dem Höckerkranz der Jochkante und in ihrem gebogenen Verlauf eine bessere Einrichtung, um z. B. die Rinde von Lianenstämmen beim Quetschbiß gleichzeitig aufzuraspeln und zu knicken. Als Quetschzähne bleiben die Dinotherienmolaren brachyodont. Phylogenetisch gesehen sind ihre buccalen Eck-

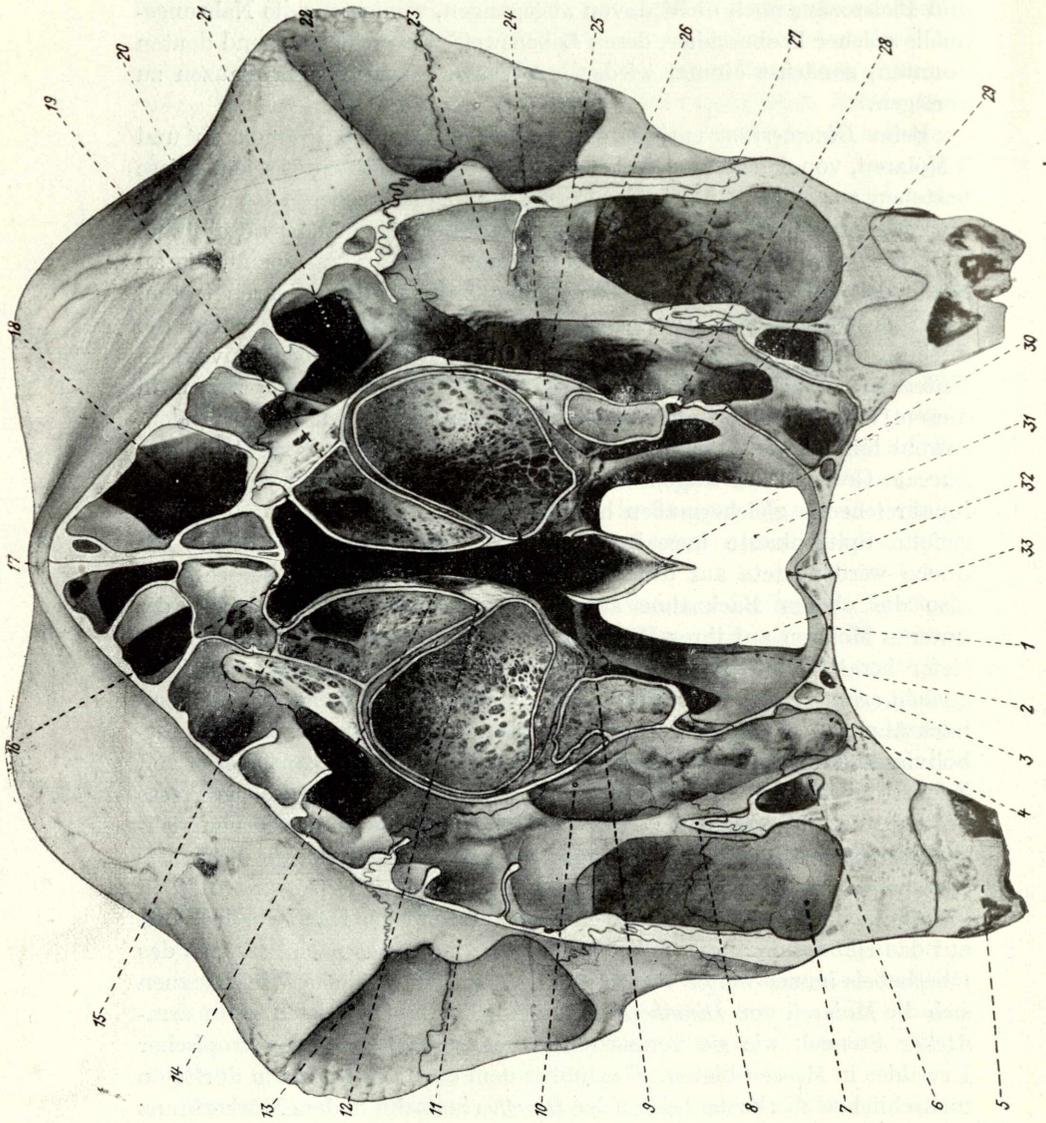


Abb. 1. Querschnitt durch die Nasenhöhle und deren Nebenräume bei einer Giraffe (*Giraffa camelopardalis* L.), 1 cm vor den Orbitae. (Die Rückfläche des Schnittsegmentes verläuft hinter den Pterygoidea, von den Vorderrändern der Hornansätze.) Der Schnitt gewährt Einblick in die vereinigten Stirn-, Tränenbein-, Gaumen- und Kieferhöhlen (nur die nasale Sonderabteilung der Stirnhöhle ist davon abgeschlossen) sowie in die von weinmaschigen Gitterknochenwänden umschlossenen und von gleichartigen Zwischenwänden durchsetzten Muschelhölräume. Größte Höhe der Schnittfläche in natürlicher Größe: 19,5 cm.

- | | | | |
|----|--|----|--|
| 1 | Processus palatinus ossis palatini. | 12 | Nasoturbinale. |
| 2 | Processus pterygoideus ossis palatini. | 13 | Orbita. |
| 3 | Canalis pterygopalatinus. | 14 | Apertura des Pro-ento-ethmoturbinalen Hohlraumes. |
| 4 | Recessus palatinus ossis palatini. | 15 | Suturac ethmoidico-frontales. |
| 5 | M ² (Vorderfläche). | 16 | Lamina nasalis ossis frontalis. |
| 6 | Canalis infraorbitalis. | 17 | Tuber frontale. |
| 7 | Recessus alveolaris sinus maxillaris. | 18 | Abgeteilte Portio nasalis des Sinus frontalis. |
| 8 | Processus maxillopalatinus ossis lacrimalis. | 19 | Cavum des Nasoturbinalis. |
| 9 | Processus ethmoidialis ossis palatini. | 20 | Canalis supraorbitalis. |
| 10 | Recessus sphenoidalis ossis palatini. | 21 | Sinus frontalis. |
| 11 | Processus lacrimalis aboralis (pneumatisiert). | 22 | Pro-ento-ethmoturbinale. |
| | | 23 | Innenfläche der Facies orbitalis ossis lacrimalis. |
| | | 24 | Ethmoturbinale. |
| | | 25 | Processus albsphenoidalis ossis palatini. |
| | | 26 | Recessus bullae ossis lacrimalis. |
| | | 27 | Caudale Spitze des Maxilloturbinalis. |
| | | 28 | Apertura sinus fronto-lacrino-palatino-maxillaris. |
| | | 29 | Foramen sphenopalatinum. |
| | | 30 | Sulcus septi cartilaginei ossis vomeris. |
| | | 31 | Meatus nasopharyngeus. |
| | | 32 | Crista nasalis. |
| | | 33 | Pterygoid. |

pfeiler die nur eng an die Querjoche angeschlossenen Paraconus- und Metaconushöcker. Um die Stengel in das Gebiß zu bringen und seitwärts allmählich durchzuschieben, bedarf das *Dinotherium* eines den heutigen Elefanten gleichenden, langen und kräftigen Rüssels, der diesem fossilen Proboscidier auf Grund des Baues seiner Nasenpartie am Schädel heute wohl von allen Paläontologen zugebilligt wird. Man hat die Molaren von *Dinotherium*, aus Mangel an anderen gleichartig gebauten Zähnen bei lebenden Ungulaten, mit den viel kleineren des Tapirs verglichen; aber beim Tapir werden die Quertäler der oberen Molaren buccalwärts durch kräftigere Hügel (Paraconus und Metaconus), besonders beim Vorderjoch, halb abgeriegelt. Nur die unteren Molaren zeigen den Charakter freistehender, ebenfalls leicht gebogener Querjoche. Abgesehen von dem beträchtlichen Größenunterschied sind sie denen von *Dinotherium* so ähnlich, daß CUVIER⁶ 1812 zuerst gefundene Einzelmolaren von *Dinotherium* als Tapir gigantesque bestimmte. Ein Rückschluß aus der Ähnlichkeit, nicht Gleichheit, der Zahnform auf eine Gleichheit in der Art der Nahrungszerkleinerung und von dieser auf etwa gleiche Futterpflanzen wird beschränkt gelten dürfen. In der Annahme einer hauptsächlich Blätternahrung der Tapire hat man eine solche auch für die Dinotherien annehmen wollen. Aber eine vorwiegende Blätternahrung der Tapire entspricht nicht meinen Beobachtungen. Eine Lieblingsnahrung des ostbolivianischen Tapirs sind die Panzerfrüchte der *Mauritia vinifera* (siehe WEGNER 1935⁷), einer Palmenart, deren Saft er zwischen den Zähnen auspreßt. Zerquetscht werden auch die spindelförmigen

7—8 cm langen Früchte des Almendron, bekannter als Katappenbaum (*Terminalis catappa*) — siehe WEGNER 1936.⁸ Laubbaumblätter habe ich den ostbolivianischen Tapir nicht verzehren sehen. Wenn er Palmenwedelrippen und Wasserpflanzenstengel ausquetscht, so kann man das schlechthin nicht als Blätternahrung bezeichnen. Sicher ist, daß er oft monatelang von abgefallenen Baumfrüchten im Urwald lebt. In Surinam zieht er laut KAPPLER⁹ die Früchte einer Balsampflaume (*Spondias*) allen anderen vor. Das Quetschgebiß des Tapirs mit dafür typischer, frühzeitig verknöcherteter Symphysenfuge, die an ihrer Oberseite durch einen tiefen Sulcus lingualis ausgefurcht wird, ist zum Zerreiben dünner Laubblätter gar nicht geeignet; dazu gehört ein selenodontes Gebiß mit beweglicher, durch Bandmassen verbundener Symphyse wie bei der Giraffe. Auch in der riesigen Ausbildung des Nebenluftsystems (siehe Abb. 1) ist die Giraffe eine Exzessivform, nicht nur im Hals und Extremitätenbau. Ob auch dieser Teil des Schädelbaues in Korrelation zur Nahrungsaufnahme steht, bleibt noch zu ermitteln. Der Tapir gehört jedenfalls zu den Ungulaten mit primitiv sehr beschränkten Nebenluftbildungen im Schädel. — Wo er sie nur erwischen kann, trampelt der Tapir Rohrstengel, auch des Zuckerrohres, mit den Füßen nieder, schiebt sie mit dem kurzen Rüssel zwischen den Zahnreihen, um sie nach und nach auszuquetschen. Auch diese Beobachtung bestätigt die Angabe von ABEL,¹⁰ daß die Nahrung von den Tapirmolaren zerquetscht, nicht zermahlen wird.

Die Joche der Dinotherienmolaren weisen gegenüber den Tapiren das Dreifache an Breite und Länge der Quertäler auf und lassen schon daraus auf eine Anpassung an eine massigere Nahrung schließen, auch wenn sie in gleicher Weise als Quetschapparat benutzt wurden. Sie sind vorzüglich zum Auspressen des Saftes selbst armdicker Zweige geeignet — und wo liegen diese häufiger und nahrungssaftreicher vor als in den riesigen Gehängen der Lianenstämme und der die Urwaldriesen umschlingenden Epiphyten wie z. B. der Feigenart *Ficus dendrocyda* (Abb. 2). Aber nicht nur die Würgefeigen, sondern auch die Kautschukfeigen, der Banyanbaum (*Ficus bengalensis*) u. a. bedecken mit einem Gewirr zahlreicher, miteinander verschlungener Stützwurzeln oft große Flächen. Die Rinde aller dieser Feigenbäume ist sehr milchsaftrich. Die breite, weiche Bast-schicht mancher *Ficus*-Arten liefert in Afrika und Inneramerika, nachdem der Saft ausgeräuchert und ausgeklopft wurde, das Material für den Rindensstoff der Eingeborenenkleidung. Jedenfalls liefern *Ficus*-Arten ein besonders zur Nahrung geeignetes Rindenmaterial, das auch der lebende indische Elefant, wie bereits eingangs erwähnt, noch sehr schätzt. Hierzu kommt, daß diese ganze Pflanzengattung von höherem geologischem Alter ist. Im älteren und mittleren Tertiär waren *Ficus*-Arten auch über Mitteleuropa und Nordamerika verbreitet. Dazu kommt eine große An-

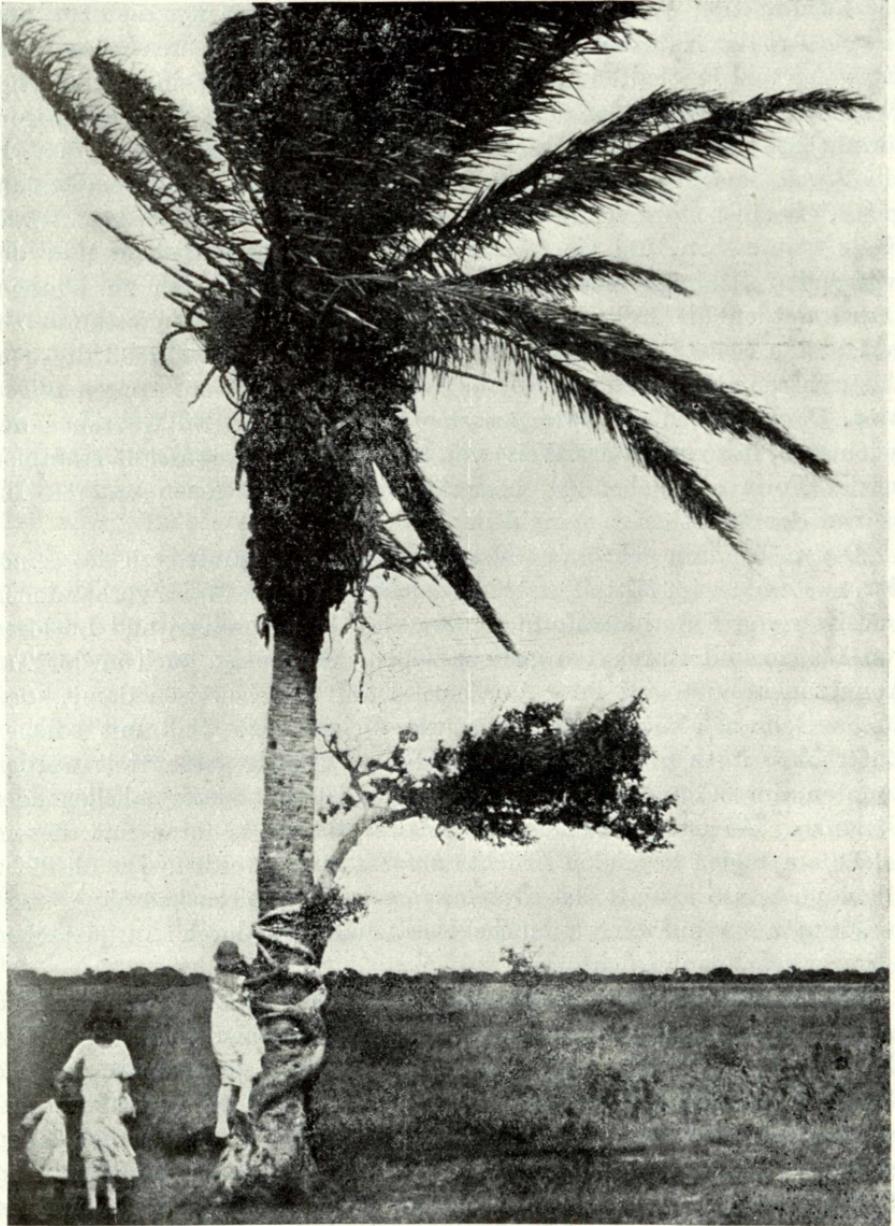


Abb. 2. Die Würgefige (*Ficus dendroica*), eine Palme umschlingend. Santa Cruz, Ostbolivien.

zahl von anderen, zum Teil dickstämmigen Schling- und Kletterpflanzen, zu denen in den Tropen auch viele Kürbisarten zählen. Jedenfalls bot sich in ihnen schon in den Dinotherien- und Mastodontenzeitaltern eine reiche Nahrungsquelle. Halten wir erst einmal an der geschilderten

Quetschfunktion der Dinotherienmolaren fest, so verlangt die eben umrissene Art der Nahrungsaufnahme nicht nur einen längeren Rüssel zum Ergreifen und Festhalten der Lianen, sondern auch noch ein paar kräftige Enterhaken zum Abreißen der Lianenstämme und erst recht der schlangenförmig fest um die Riesenstämme geschlungenen Epiphyten. Um z. B. ein Stück Stamm der Würgefeige (*Ficus dendrocyda*) von ihrem Wohngeber, oft einer starken Palme (Abb. 2), lösen zu können, wird man zwei Keile gebrauchen, um sie zwischen dem bewohnten Stamm und der würgenden Schlinge einzuschlagen und diese absprengen zu können. Dabei werden die Keile am stärksten auf ihrer dem Wohnstamm zugerichteten Seite beansprucht und abgenutzt werden, während die dem elastischeren Epiphyten anliegende Seite kaum Abnutzungsspuren zeigen wird. Damit haben wir zwanglos eine Erklärung für den Gebrauch der mächtigen, in so seltsamer Weise von allen anderen Proboscidiern in der Form abweichenden, bogenförmig herabgebogenen unteren Incisiven der Dinotherien gefunden.

Die nach unten gekrümmten, schon beim ersten Auftreten des *Dinotherium*stammes im Mitteltertiär Nordafrikas in dieser Weise vorhandenen Incisiven von Enterhakenform werden also dem Abreißen und Loslösen von Lianen und Epiphyten gedient haben. Sie weisen auch in der Tat Abnutzungsspuren auf ihrer Vorderseite auf und beweisen damit, daß dieser Gebrauch nicht nur ein gelegentlicher war. Daß mit solchen Enterhaken auch größere Bäume oder Äste tüchtig geschüttelt werden konnten, um zu ihren Früchten zu gelangen, ist ein anderer naheliegender Gedanke. Bei entsprechender Länge des Rüssels konnten mit diesem solche am Boden liegenden Früchte aufgesammelt werden. Die ähnliche oligolophodonte Bauart der *Dinotherium*- und Tapirbackenzähne weist geradezu auch auf eine ähnliche Zusatznahrung durch Ausquetschen hartschaliger Baumfrüchte hin.

Nächstes Ziel unserer Betrachtung muß sein, inwieweit nun der Bau des *Dinotherium*schädels im ganzen diesen Aufgaben entspricht. Das Emporwerfen und namentlich das Niederwuchten des Kopfes, um die Enterhakenzähne des Unterkiefers einschlagen zu können, verlangt einmal sehr kräftige und freistehende Hinterhauptscondylen. Tatsächlich fallen an dem in London aufbewahrten *Dinotherium*schädel aus Eppelsheim in Rheinhessen die sehr breiten und hervorragenden Hinterhauptscondylen auf. Ihre Gelenkfläche umschreibt von oben nach unten nach ANDREWS¹¹ mehr als einen Halbkreis. Ventral und lateral sind die Condylen von einer tiefen Rinne begrenzt, während sie nach oben in die schräg nach vorn verlaufende Hinterhauptsfläche übergehen. Diese Vorwärtsneigung der Hinterhauptsfläche machte es möglich, den Kopf besonders weit nach hinten in den Nacken zu werfen. Der große Bewegungsradius in den Condylen von oben nach unten konnte voll ausgenutzt werden. Seitwärts

war die Bewegungsfreiheit nicht ganz so groß. Statt in die Höhe entwickelt, wie bei den rezenten Elefanten, ist der Schädel nach den Seiten stark verbreitert, um die Ansatzstellen für die für den schweren Schädel erforderlichen mächtigen Band- und Muskelmassen zu schaffen. Diese Ansatzstellen finden sich einmal in breiten Knochenwülsten, die post-tympanal, nach den Seiten ausladend, bogenförmig bis über das Squamosum nach vorn verlaufen, sodann in einer tiefen, nach vorn durch eine Crista lamboidea begrenzten Nackengrube des Hinterhauptes. Überhaupt ist die enorme Breitenentwicklung des niedrigen Schädels nicht nur in der Hinterhauptsfläche, sondern auch in den paradentalen Gaumenflächen sehr auffällig. Die Knochen der Schädeldecke enthalten zwar nur wenige, relativ kleinzellige Lufträume. Aber schon diese wenigen Lufträume können wir als Beweis dafür buchen, daß die Dinotherien keine im Wasser lebenden, ja nicht einmal amphibische Formen sein konnten. In unserer Arbeit über Lufträume des Schädels haben LOSSEN und ich 1936¹² röntgenologisch und vergleichend-anatomisch nachgewiesen, daß von Knochen umschlossene Nebenhöhlenlufträume in den Schädeln im Wasser lebender *Mammalia* fehlen. Als schroffen Gegensatz zu einem innerhalb der Knochen nebenlufttraumlosen Wassersäugetier verweise ich hier nochmals auf die Exzessivbildung von solchen Räumen bei der Giraffe. In Abb. 1 ist ein Querschnitt 1 cm vor dem Vorderrand der Orbitae durch die Nasenhöhle und deren Nebenräume bei *Giraffa camelopardalis* LINNÉ abgebildet. Der Schnitt gewährt Einblick in die vereinigten Stirn-, Tränenbein-, Gaumenbein- und Kieferhöhlen sowie in die von weitmaschigen Gitterknochenwänden umschlossenen und von gleichartigen Zwischenwänden durchsetzten Muschelhohlräume. Hier haben sich zum Zwecke der Erleichterung des hochgetragenen Schädels, der Luftkissenbildung unter den Stirnhöckern, der Oberflächenvergrößerung des Naso- und Maxilloturbinale, der Erweiterung der Nebennasenhöhlungen bis in das Palatinum hinein eine ganze Reihe von — auch noch unbekanntem — Faktoren dazu vereinigt, um ringsum den Nasengang ein, von außen nicht sichtbares, viel gekammertes System von Nebenlufträumen zu schaffen. Die Entwicklung dieser Luftkammern bei den fossilen Proboscidiern ist noch unerforscht. Sicher ist, daß es bei den frühen Mastodonten und beim *Dinotherium* nur geringen Umfang besitzt; bei den Elefanten (siehe die Abb. 7 in LOSSEN-WEGNER, 1936¹³) liegt der Hauptumfang in der Parietal- und Supraoccipitalgegend, um dort bei *Elephas primigenius* die höchste domartige Vorwölbung zu erfahren. Ihre Entwicklung steht einmal in Zusammenhang mit der riesigen Entwicklung der oberen Stoßzähne, sodann aber auch in einer noch näher zu ergründenden Korrelation zu der Ausbildung der Reibplattenfunktion der Molaren. Bei den Mastodonten mit starker Ausbildung der unteren Incisiven und Quetschfunktion der Molaren bleibt

die Bildung von Luftzellen im Innern des Schädels geringer. Der Tapir kommt in seiner noch geringeren Ausbildung solcher Luftzellen amphibischen Formen, wie dem Flußpferd, näher als das *Dinotherium*. Die geringe Luftzellenschicht ließ also keine der großen Luftzellenräume um die Gehirnkapsel entstehen, die bei den Elefanten, aber auch bei allen mit Hörnern und Geweihen bewehrten großen Ungulaten die Nebenfunktion von Stoßfängern haben, die wie Luftkissen wirken. Im Gegensatz zum Elefanten dürfte das im Oberkiefer stoßzahnlose *Dinotherium* auch keine Bäume durch Anlegen der Stirn und Rüsselvorderseite umgedrückt haben, sondern im Absprengen und Abreißen der Epiphytenstämme mittels der enterhakenförmigen unteren Incisiven sich sein Futter in Gestalt von Baumrinden verschafft haben.

Die hakenförmigen Unterkieferincisiven des *Dinotherium* waren auch zum sichelförmigen Zusammenhakeln gleich einer Anzahl mächtiger 4—6 m hoher Rohrstengel, wie sie ein Rohrgras erreicht, geeignet. Ein Hinweis auch auf dieses pflanzliche, auszuquetschende Rohrmaterial ist wichtig, weil ein südamerikanischer, in seinem allgemeinen Körperbau recht isoliert stehender Ungulate, das *Pyrotherium*,* trotzdem dem

* Die Pyrotherien lebten vom oberen Eozän (Casa-Mayor-Schichten) bis zum Oligozän (Deseado). Durch den Bau ihres epitympanalen Hohlraumes stehen sie den Notungulaten nahe. Leider gibt es von den Notungulaten noch keine genauere Untersuchung der paratympanaln Räume — wie ich sie auf Sägeschnitten für andere Ungulaten (siehe auch: WEGNER: Die Paukeninnenbeine [Endotympanicum und Epipterygoid] bei Säugetieren. Photographie und Forschung, Bd. 3, S. 289—303, mit 13 Abb. Dresden 1942) zu geben suchte. Es ist noch ungeklärt, in welchen Lagebeziehungen der squamosale Mittelohrraum und der Verbindungskanal von diesem zur eigentlichen Paukenhöhle zum Foramen cochleae stehen. Die Untersuchung dieser Räume ist ein wichtiges Desideratum, sie birgt einen Beitrag zur Aufhellung der systematischen Stellung von *Pyrotherium* in sich. Das Gebiß zeigt (LOOMIS, The Deseado Formation of Patagonia. Amherst Collection, Mass. 1914, pag. 179, Fig. 113) ein dichtes Aneinanderrücken der Zahnreihen, so daß sich die vorderen Prämolaren fast in der Mitte berühren. Zwischen die letzten Molaren schiebt sich nur eine schmale Gaumenpartie. Damit ist bei sehr schmalen Schädel trotzdem ein ungewöhnlich breiter Quetschapparat geschaffen. Das Vordergebiß mit zwei oberen und einem unteren Incisiven jederseits diente dem Abknipsen von Rohrstengeln etwa von der Art des Fächerschilfrohrs, Pfeil- oder Uvagrases (*Gynerium saccharoides*), das überall die Flußufer des tropischen Südamerika in ungeheuren Beständen mit bis über 5 m hohen Stengeln umsäumt. Ein langer und schmaler Kopf mit kurzem Gesichtsteil, in vertikaler (sagittaler) Richtung ausgedehnten, sonst dünnen Jochbögen, auf einem kurzen, kräftigen Nacken sitzend, begünstigte ein Vorschieben zwischen die stets sehr dicht stehenden Rohrbestände. Die weit längeren hinteren Extremitäten zeigen eine Anpassung an das ständige Stehen an schrägen Uferböschungen. Die massiven Vorderextremitäten dienten dem Niederdrücken des Schilfrohrs. Die Wirbel zeigen — entsprechend der Bewegungsart, die ja nur aus einem langsamen

Dinotherium sehr ähnliche Backenzähne besaß, in denen ich eine Anpassung an das Zerquetschen von Rohrstengeln zu finden glaube. Hier erscheint mir die Überlegung am Platz, daß alle die Riesenformen der Ungulaten, nicht nur die Proboscidier, sondern auch Formen wie *Baluchitherium* bei ihrem ungeheuren Nahrungsbedarf zum mindestens auch auf Futterpflanzen mit saftreicher Baumrinde angewiesen gewesen sein müssen. Die breiten Säulen der Vorderextremitäten bei *Baluchitherium*, wie sie das Niedertreten des Unterholzes erfordert, lassen in ihm schon einen Waldgänger vermuten. Die Stellung der zu Hauern ausgebildeten, sehr kräftigen, wenn auch kurzen oberen Incisiven spricht dafür, daß auch sie zum Absplittern und Abstemmen von Rindenstreifen von oben nach unten dienten, die dann von der Unterlippe erfaßt werden konnten. *Baluchitherium* ist also sehr wahrscheinlich weniger ein Laubblatt- als ein Rindenfresser gewesen, der diese Rinde allerdings nicht auspreßte, sondern zu Brei zermahlte.

Immer wieder davon ausgehend, daß die Vorliebe der heutigen Elefanten für Baumrinde auch ein besonderes Merkmal wenigstens einiger ihrer Vorläufergruppen aus der langen Reihe massiger fossiler waldbewohnender *Elephantidae* gewesen sein dürfte, wollen wir jetzt die zum Teil sehr eigentümlichen Anpassungen fossiler Mastodonten, und zwar der *Trilophodontidae*, dahingehend betrachten.

Ein Hauptunterscheidungsmerkmal der *Trilophodontidae* von anderen sich parallel zu dieser Familie entwickelnden Nachbarstämmen liegt in einer Abwandlung der Form der Backenzähne, obwohl sie sich im Grundbau bei allen *Mastodontidae* sehr ähneln. Bei den *Trilophodontidae* bestehen die Backenzähne, wie schon ihr Name sagt, aus drei Jochen ausschließlich des letzten Molaren. Die Querjochs sind mehr aus einzelnen Hügeln zusammengesetzt, die sich, durch Querrinnen unterbrochen, nur mit Zwischenfurchen zu Graten aneinanderschließen. Als Unterscheidungsmerkmal dienen kleinere Hügel oder Conuli in der Mitte der Quertäler. Durch ihren Anschluß an die Hügel der Querjochs erscheinen nach stärkerem Gebrauch der Backenzähne sehr charakteristische Abkautungsfiguren in Form eines einfachen oder doppelten Kleeblattes. Diese Backenzahnform ist zur Zerfaserung von Baumrinde hervorragend gut geeignet. Freilich tritt bei einer solchen Rindenzerkleinerung durch Zerpressen und Auffasern ein starker Verschleiß von Zahnschmelze ein. Ihr wird durch eine spezielle Einrichtung zu begegnen gesucht.

Weiterschieben — entlang den Rohrbeständen der Flußufer bestand, kräftige Breite, aber ganz niedrige Dornfortsätze, wie man ihnen bei den stets sehr beweglichen Ungulaten sonst nie begegnet. Bei der Ähnlichkeit der Dinotherien und Pyrotherienmolaren bei sonst weitgehenden anatomischen Verschiedenheiten mußte auch ein Deutungsversuch der Ernährungsweise der Pyrotherien zur Erörterung gestellt werden.

Während nämlich beim *Dinotherium* fünf Backenzähne, wenn auch von verschiedenem, von vorn nach hinten zunehmendem Abnutzungsgrad für das Zerquetschen zur Verfügung bleiben, rückte bei einer ganzen Reihe von Trilophodontiden immer nur ein Teil der Backenzähne, meist nur 1—2, in das Zentrum der Zerkleinerungstätigkeit ein. Im Laufe ihrer Entwicklung vom Oligozän Ägyptens bis zum Quartär Amerikas spezialisieren sie sich dahin, daß sich die Zahl der tatsächlich zum Kauen benutzten Backenzähne verringerte, wobei sie sich im Umfang zugleich

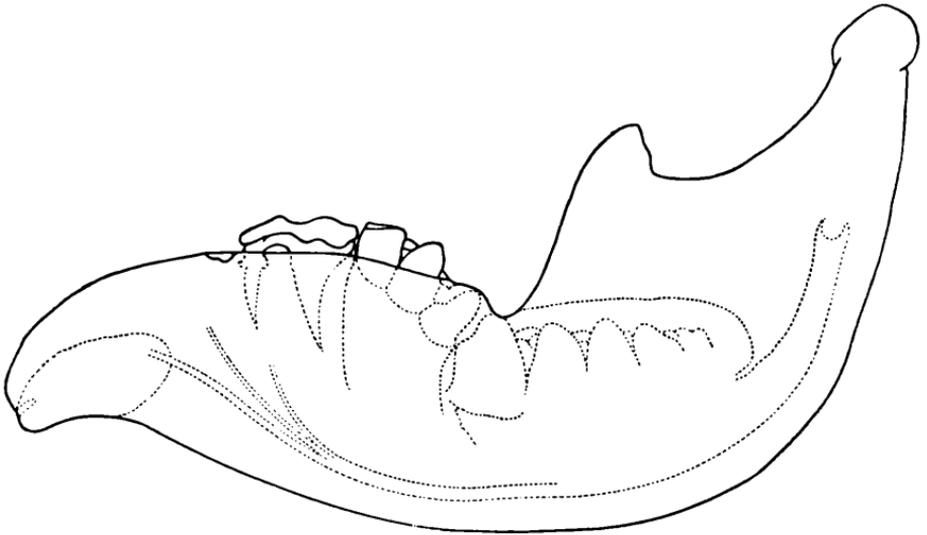


Abb. 3. Unterkiefer von *Cordillerion andium* CUVIER aus dem Pleistozän von Tarija, Südwest-Bolivien. Die durchsichtig gedachten Teile sind punktiert eingezeichnet. Am Vorderende der Symphyse eine kleine Alveole des ausgefallenen unteren I. Vom ausgefallenen P₁ ist noch ein Rest der Alveole zu sehen. M₁ ist völlig abgekaut, seine vordere Wurzel ist bereits arrodirt. Vom M₂ ist das vorderste Joch bereits angekaut, während das 3. Joch gerade aus dem Kiefer zu treten beginnt. Der noch wurzellose Keim des M₃ liegt noch in der Kieferbergung.

vergrößerten. Die hinter den zum Kauakt benutzten Zähnen folgenden Molaren wurden im Ausbildungstempo zurückgehalten. Sie rücken aus ihrer Keimbergung im aufsteigenden Kieferast erst wachsend, schubweise, nach Abnutzung und Ausfall ihrer Vorgänger, in die der Kauarbeit dienende Kiefermitte vor. Prämolaren gelangen nicht mehr zur Verwendung. Im Laufe der Stammesgeschichte rückt der Rest der Backenzähne nur so allmählich im Kiefer vor, daß nur noch zwei Molaren, davon der eine nur teilweise, sich gleichzeitig in Gebrauch befinden (Abb. 3), der vordere zeigt sich stark abgenutzt, der andere ist wesentlich weniger angeschliffen, und zwar zunächst nur an seinem Vorderende, während der Hinterrand noch vor dem Beginn seiner Kautätigkeit steht.

Bei *Mastodon (Cordillerion) andium* haben BOULE¹⁵ und DIETRICH¹⁶ an zahlreichen Kiefern die Entwicklung durch verschiedene Lebensalter

hindurch beobachten können. Aus ihren Berichten, durch eigene Beobachtungen geringeren Materials verstärkt, ergibt sich eine Aufeinanderfolge von 6 Backenzähnen mit folgenden Durchschnittsmaßen und Jochformen:

m 1	m 2	m 3	M 1	M 2	M 3
2,3	5,5	7,5	9,5	11,5	16,5 cm lang.
Dilophodont.	Trilophodont.			Tetralophodont	Talon.

Von diesen Zähnen sind immer nur insgesamt höchstens 4—5 Joche umfassende Teilstücke gleichzeitig in Funktion, also nur etwas mehr als eine Zahnlänge. Läßt man die allmählichen Übergänge von Joch zu Joch außer acht und greift nur jene Etappen aus dem Verlauf der sehr allmählichen horizontalen Verschiebung, wo volljochige Zustände zu je 5 Jochen erreicht wurden, willkürlich heraus, um die wirklich funktionierenden Kauflächen in ihrer ganzen jeweiligen Ausdehnung messen zu können, so erhält man folgende Längen:

7,8, 9,2, 10,5, 11,2, 12,6, 13,8, 15,8, 17,1, 18,7, 19,5, 19,7, 16,5 cm.

Die se Längen der Kauflächen halten bestimmte, kurz dauernde Lebenszustände fest, von denen wir leider nicht die Zeitdauer und die Jahresdauer, in denen sie erreicht wurden, kennen. Die nutzbare Kaufläche nimmt danach allmählich solange zu, bis auch der zweite Molar, völlig abgeschliffen, ausfällt. Dann steht nur mehr der letzte, wenn auch längste Molar allein noch im Dienste des Kauaktes, mit ihm hat sich die Kaufläche wieder verkürzt. Ist aber auch er bis auf die Wurzelsockeln herabgeschliffen, so ist das Tier unrettbar dem Marasmus verfallen.

Das jeweilige Vorschieben einer verkürzten, aber genügenden Kaufläche bringt eine sparsame Zurückhaltung im Verbrauch des zur Verfügung stehenden Zahnmaterials, verdeutlicht aber auch in eindringlicher Weise, daß dieser Verbrauch für ein sehr hartes Pflanzenmaterial benötigt wurde, als das wir die Baumrinde fanden.

Im übrigen Bau zeigt dieses einst sehr häufige, brevirostrine Andenmastodon einen breiten und niedrigen Schädel mit, im Vergleich zu den eigentlichen Elefanten, noch sehr mäßig entwickelten Nebenlufträumen. Es trägt ein Paar — von einigen aberranten Variationen abgesehen — lyraförmig gebogener oberer Stoßzähne, die sich erst nach außen biegen, dann schärfer nach innen krümmen und zuletzt wieder kurz nach außen — eine zum Abstoßen von Rindenborken verwendbare Krümmung.

Die eben geschilderte Verringerung der Zahl der funktionsfähigen Backzähne findet sich in der Familie der *Trilophodontidae* sowohl bei den, in der Mehrzahl auftretenden, longirostrinen Stämmen mit enormer Symphysenverlängerung bis auf zwei Drittel der ganzen Unterkieferlänge — wie bei wenigen anderen Formen mit Unterkiefern, die nach

Reduktion oder Verlust der unteren Incisiven stark verkürzt sind. Die Spezialisierung zur Verzugsentwicklung und Nacheinanderfolge von Molaren ist also nicht von Faktoren der Schädelumgestaltung allein abhängig, sondern vor allem von der Art der Beanspruchung der Kaufunktion.

Diese Spezialisierung zum horizontalen Zahnersatz findet sich nicht nur in der Familie der Trilophodontiden mit brachyodonten, oligolopho-



Abb. 4. Jochzähner tapiroider M^2 eines *Mastodon* aus dem Obermiozän von Chamberand bei La Trappe, Dép. Isère.

donten bis höchstens pentalophodonten Molaren, sondern auch bei jüngeren Gattungen, und zwar im ansteigenden Maße bei jüngeren Elefantenfamilien hinauf bis zu den eigentlichen Elefanten im engeren Sinne mit polylophodonten Lamellen. Diese können sich bei *Elephas primigenius* bis zu 18—27 Lamellen in oberen M^3 vermehren. Sie zeigen in ihrer starken Hypselodontie noch eine andere, bei vielen Ungulaten auftretende Anpassung gegen den Verschleiß durch Abkautung.

Ein solcher horizontaler Zahnersatz ist unter den Säugetieren nur bei Ungulaten bekannt und hier nur bei drei Gruppen, nämlich außer bei den *Mastodontoidea* und *Elephantoidea* noch bei einer anderen Subungulatenfamilie, den *Manatidae* unter den Sirenen und — in dürftigerer Form — bei *Phacochoerus*, einem Suiden unter den Artiodactyla, bei dem unter allmählichem Ausfall der vorderen Backzähne der letzte Molar unter Vermehrung der Schmelzzyylinder und erheblicher Verlängerung des ganzen Sockels zuletzt allein die Arbeit des Zerkauens leistet. Bei allen drei Gruppen handelt es sich stets um Formen mit fester und kräftiger Symphysenbildung des Unterkiefers und einer Bißform, die nicht als ein Quetschbiß allein, sondern, mit kurztourigen Reibebewegungen verbunden, als Knirschbiß zu bezeichnen ist. Dieser Knirschbiß bringt begreiflicherweise stets eine verstärkte Abnutzung der Zähne mit sich. Er ist zum völligen Zerquetschen und Zerfasern harter Pflanzen sehr geeignet. Bei den *Manatus*-Arten, in deren Tangnahrung leicht Sandkörner geraten, findet ein horizontaler Zahnnachschub mit gleichzeitiger Funktion einer größeren Zahl von Zähnen und unter Vermehrung ihrer Gesamtzahl statt. Am Kiefer kommen, nach Art und Alter wechselnd, höchstens acht dilophodonte Backenzähne gleichzeitig zur Funktion bei etwa 15—16 Backenzähnen, die im Laufe des Lebens gebildet werden. Während am Vorderende der Zahnreihe von Zähnen, die durch völliges Abschleifen der Kronen funktionslos wurden, die Wurzeln resorbiert werden, so daß sie ausfallen, rücken am Ende der Zahnreihe aus am Oberkiefer lateral, am Unterkiefer medial gelegenen Knochenaschen schon vorgebildete Molaren in die Reihe der arbeitenden Zähne vor.

Den horizontalen Zahnersatz finden wir, wenn auch nicht immer in gleich vorgeschrittenem Grad, sowohl bei den *Mastodontoidea* mit ausgesprochen tapiroidem Jochcharakter (Abb. 4) zum Zerquetschen als auch bei mehr bunodonter Bauart mit der Entwicklung dicker Sperrhöcker inmitten der Quertäler (*Trilophodontidae*) oder oben lingual und unten buccal (bei OSBORNS *Serridentidae*), die beide das Zerfasern der zerquetschten Rindenmassen fördern. Die Verzögerung des Funktionseintritts bei den letzten Molaren beginnt bereits bei einem oligozänen Vorläufer der Mastodonten, der Gattung *Phiomia*, bei der noch alle Molaren in Gebrauch treten, mit einer Verlangsamung des Ingebrauchtretens des letzten Molaren (Abb. 5).

Entscheidend für eine Feststellung der Art der Nahrung sind die vorgefundenen Einrichtungen zum Abspalten und Abschälen der Rinde, insbesondere der saftreichen Bastschicht im Vordergebiß.

Dafür finden sich nun tatsächlich bei den longirostrinen Trilophodontiden ganz erstaunlich passende Zahnwerkzeuge, besonders in der Ausbildung von Unterkieferincisiven zu Abschälmeißeln.

Bei dem ältesten, bis jetzt bekannten Vorläufer dieser Gruppe, *Phiomia* (Abb. 5), ist das Vordergebiß so gebaut, daß die oberen Schneidezähne, nach außen gekrümmt, seitwärts neben den gerade vor-

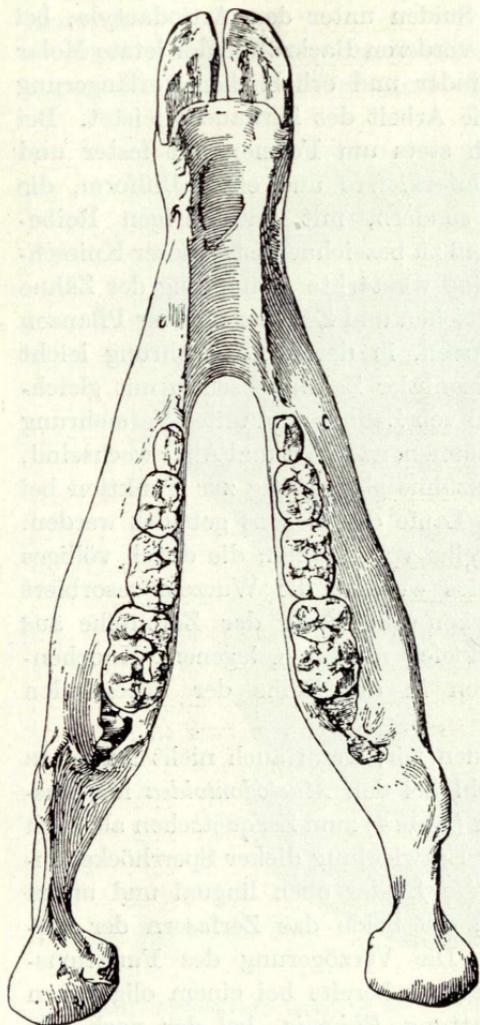


Abb. 5. Oberansicht des Unterkiefers von *Phiomia wintoni* ANDREWS aus dem Unteroligozän des Fayum, Ägypten. Nach OSBORN 1936.

wärts gerichteten, unteren kurzen meißelförmigen Incisiven vorbeistießen. Setzte das Tier sein Vordergebiß auf die Rinde eines Baumstammes an, so stießen die oberen Schneidezähne die Außenborke auf, während die unteren Meißel mit ihrer scharfen Kante die Bastschicht bis auf das Kernholz durchritzten, dann unter der weicheren Bastschicht den harten Stamm entlang schürften, um so die nahrhafteste und saftreichste Bastschicht vom Holzstamm abzulösen. Der Symphysenteil des Unterkiefers ist bei *Phiomia* schon ziemlich langgestreckt. Er wird mit den Schneidezähnen etwas länger als ein Drittel des ganzen Unterkiefers. Auf seiner Oberseite zeigt er eine breite, sich nach vorn ein wenig erweiternde Rinne (Sulcus sublingualis). Offenbar lagerte und glitt in dieser Rinne der vordere Teil der sehr wendigen und langgestreckten Zunge hin und her. Hinter dem Abschnitt, in dem die Wurzelspitzen endigen, wird der Symphysenkörper eingeschnürt. Das Tier dürfte auch einen Rüssel besessen haben, stark und lang genug, um den Anfang des abgestoßenen und mit den Meißeln des unteren Vordergebisses hochgestemmen Borkenteiles zu

erfassen und abziehen. Dabei half ihm die Zunge, die vielleicht imstande war, die Bastschicht darunter gesondert abziehen, zu knicken und zu falten und auf die Molaren nach hinten zu schieben. Dieser Apparat erlangte bei den Nachfolgern von *Phiomia*, den wahrhaft longirostrinen Trilophodontiden, eine weitere Vervollkommnung. Bei *Tetra-*

belodon angustidens, zahlreich und weitverbreitet im Miozän Europas, hat die Länge der Symphyse im Verhältnis zur Gesamtlänge des Unterkiefers zugenommen (Abb. 6). Auf ihrer Zungenseite ist die schutenartige Verbreiterung des Vorderendes der Rinne ausgeweitet. Während sich bei *Phiomia* die Incisiven mit ihren medialen Rändern fast berühren, trennt sie bei *Tetrabelodon angustidens* meist ein deutliches Diastema. Die Individuen variieren bald vom Konvergieren der Spitzen bis zum Zusammenschluß, bald bis zu erweitertem Abstand, stets aber bleiben die Alveolenränder durch einen Zwischenraum getrennt. Ein solches Diastema mußte das Anlegen und Anpassen dieser Schälzähne an die Rundung des Baumstammes erleichtern und vor seinem Abrutschen schützen. Die Form der unteren Incisiven, flach schaufelförmig mit sich stark verjüngenden Vorderkanten, ist sehr charakteristisch. Sie diente mir schon 1913¹⁷ bei der Bestimmung selbst kurzer Fragmente unterer Incisiven von *Tetrabelodon angustidens* aus dem Obermiozän von Neudorf bei Oppeln in Oberschlesien.

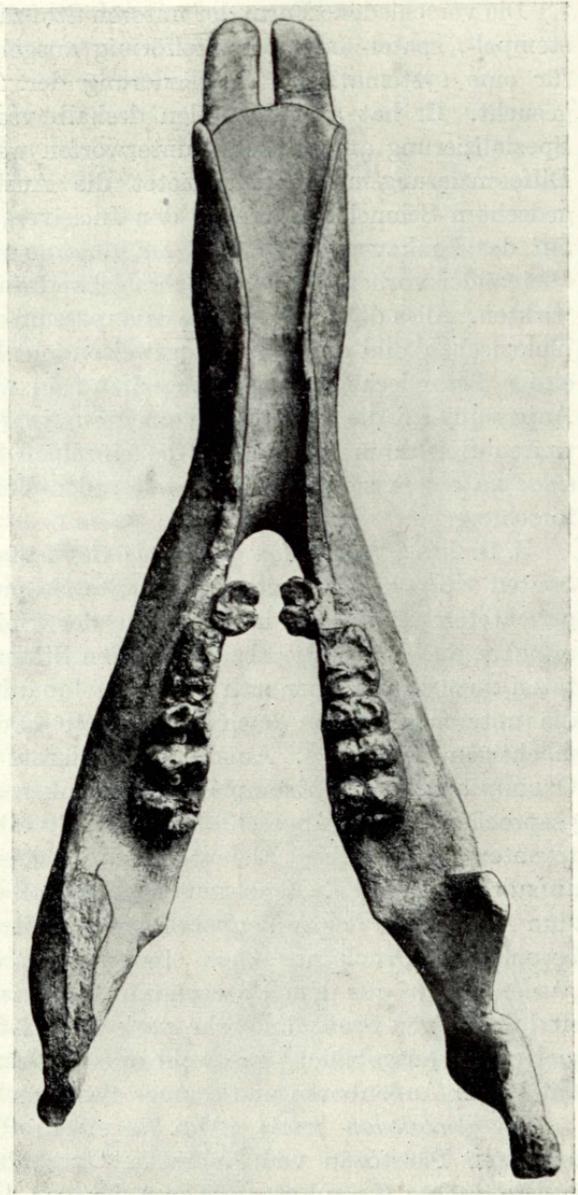


Abb. 6. Oberansicht eines Unterkiefers von *Tetrabelodon angustidens* aus dem Obermiozän von Sansan. Sammlung H. FILHOL. Original im Laboratoire de Paléontologie, Jardin des Plantes, Paris. Photographie des gleichen Stückes, das FILHOL in Mammifères de Sansan, Tafel 17, Paris 1890, abbildet.

Die verschiedene Form der unteren Stoßzähne, je nachdem sie pflock-, stempel-, spatel- oder schaufelförmig ausgebildet wurden, hat FRICK¹⁸ für eine systematische Aufgliederung der *Trilophodontidae* zu nutzen gesucht. Er hat also dazu den deshalb variabelsten Teil, weil er der Spezialisierung am stärksten unterworfen war, verwandt. Eine weitere Differenzierungsmöglichkeit bietet die Ausbildung von einander zugeordneten Schmelzbändern an den Incisiven, z. B. am oberen Stoßzahn auf der konkaven Unterseite, am unteren außen lateral, wodurch die aneinander vorbeischiebenden Schmelzbandränder wie eine Schneidezange wirkten. Alles das zählt zu Spezialanpassungen, die aus dem allgemeinen biologischen Bild der Ernährungsweise nicht herausfallen, aus denen nur einige Besonderheiten herauszugreifen sein werden. Die fortschreitende Anpassung an die jeweilig bevorzugten Nahrungsbäume eröffnete einen weiten Spielraum und macht die einzelnen longirostrinen *Trilophodontidae* zu einem sich ständig erweiternden Feld der biologischen Einzel- forschung.

Z. B. hat *Trilophodon productus* COPE einen stämmigen, niedrig gebauten Körper. Es besitzt eine breite Scapula mit auffallendem distal gerichtetem Processus hamatus an der Spina scapulae; es verstand offenbar auch noch, die abzuschälenden Stämme mit den Vorderextremitäten zuzurichten oder sich an ihnen hinaufzustämmen. Bei ihm sind die unteren Incisiven nach außen halb hochgekantet, wie bei einem mächtigen Riefeisen. ABEL¹⁹ macht darauf aufmerksam, daß das von OSBORN abgebildete Exemplar in dem linken oberen Incisiven einen ausgesprochen stärker abgeschliffenen Arbeitszahn zeigt, wie ihn auch die rezenten afrikanischen Elefanten und Schädel von *Cordillerion andium* aufzuweisen pflegen. Es ist gut möglich, daß die Haupteinritzungsfurche zum Aufbrechen der Außenborke gewohnheitsmäßig oder individuell mit besonderem Druck nur nach einer Seite angelegt wurde. Bei *Trilophodon osborni* aus dem Unterpliozän der Bristow Beds in Nordnebraska sind die oberen Stoßzähne sehr stark und kräftig, die unteren Stoßzähne viel zarter ausgebildet, was wohl auf ein Abziehen von Baumstämmen mit harter Außenborke und dünner Bastschicht schließen lassen könnte.

Bei *Ambelodon fricki* (Abb. 7), einem Trilophodontiden aus dem untersten Pleistozän von Nebraska,²⁰ verhält sich der außerordentlich langgestreckte Symphysenteil zum übrigen Unterkiefer wie 3:2, er ist also etwa ein Drittel länger als der übrige Unterkiefer, und der Schälapparat samt der Zungenrinne, die sich bis zum proximalen Ende der Symphyse immer mehr verengert, ist $4\frac{1}{2}$ mal länger als die ganze Kaufläche der Molaren. Das Diastema zwischen den beiden Doppelmeißeln der Incisiven ist noch weiter geworden, ermöglicht also ein gutes Anlegen des Schälapparats selbst an dickeren Stämmen und verhindert so ein Abrutschen von der Rundung.

Fast noch auffälliger ist die Spezialisierung bei *Torynobelodon barnumbrowni* aus dem Pliozän von Nebraska²¹ und bei *Platybelodon grangeri* aus dem Obermiozän des Taitrum Nor-Beckens in der Mongolei. Ihre Unterkieferincisiven zeigen abweichende Ausbildungen in die Breite, wahrscheinlich zum Abschälen von weichrindigen dicken Stämmen. Vor einer zu einem schmälern Stiel eingeschnürten Symphyse verbreitert sich bei *Platybelodon* die Unterkieferspitze zu einer um mehr als das Doppelte breiten Schaufel, die zwei flache, die ganze Kieferspitzenbreite einnehmende, an ihrem Vorderrand etwas halbmondförmig ausgeschliffene Schneidezähne trägt. Dabei ist das ganze Vorderende noch in leichtem Bogen nach oben gekrümmt. In der Tabelle zu seiner geistreichen Schrift über das Vordergebiß der Wirbeltiere bezeichnet ABEL²² dieses Vordergebiß als Schabschaufel, ohne allerdings im Text über *Platybelodon* (l. c., S. 50) diese so richtige Bezeichnung, wobei die Betonung auf die erste Silbe zu legen wäre, durch Angaben über die Art des abgeschabten Nahrungsmaterials weiter zu ergänzen. Nur beim Rindenabschälen konnten sich die Zähne gerade auf der Unterseite, und am stärksten gerade in der Mitte dieses Vordergebisses, dort, wo die beiden Zähne aneinanderstoßen, so abnutzen, wie die Funde es zeigen. Die relativ sehr große Schmalheit und Zartheit der Symphyse zeigt, daß dieses Vordergebiß nicht zu Stößen, sondern zum Abhobeln oder Abschaben der Rinde gebraucht wurde. Die in einer Grube der Symphyse ruhende, an ihrem Vorderende wahrscheinlich

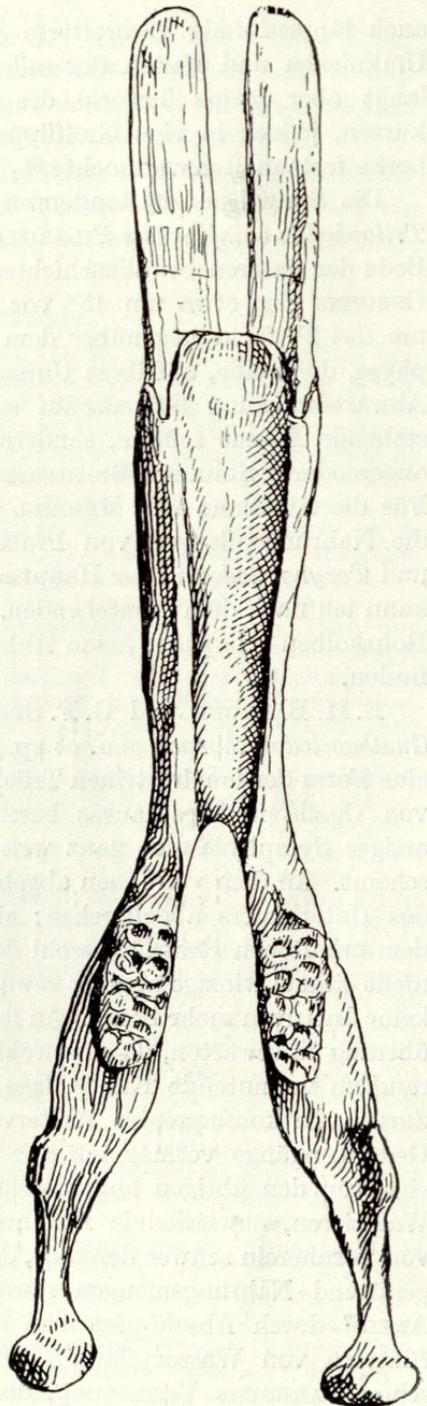


Abb. 7. Oberansicht des Unterkiefers von *Ambelodon fricki* BARBOUR aus dem Pliozän von Nebraska, USA. Nach BARBOUR 1929.

auch lappenförmig verbreiterte Zunge diene vermutlich zum Erfassen, Umknicken und Falten der milchsaftreichen Bastsschicht. Zuletzt verlangt aber meine Theorie des Rindenschälens einen möglicherweise kurzen, jedoch in eine Greiflippe ausgehenden Rüssel, der die Außenborke festzuhalten vermochte.²³

Die Spezialisierungstendenzen endeten aber auch damit keineswegs. *Trilophodon chinjinensis* PILGRIM aus dem Unterpliozän der Lower Chinji Beds der unteren Siwaliksichten im Punjab zeigt nach der Abbildung OSBORNS eine etwa um 45° vor den Molaren nach unten abgelenkte, um das 2 $\frac{1}{3}$ -fache gegenüber dem übrigen Unterkiefer verlängerte Symphyse, die kleine, auf ihrer Unterseite abgewetzte Incisiven trägt. Diese Abwärtsknickung läßt darauf schließen, daß der Träger nicht mehr stehende Bäume schälte, sondern sich auf umgestürzte, vielleicht auch angemoderte Stämme, Brettwurzeln oder dergleichen spezialisiert hatte. Für die Annahme von MERRILL (1934)²⁴ und CHANEY (1935),²⁵ daß für die Nahrungspflanzen von Proboscidiern wie *Ambelodon*, *Platybelodon* und *Torynobelodon* in der Hauptsache Wasserpflanzen zu vermuten seien, kann ich nach dem vorstehenden, mit Ausnahme des Zerquetschens von Rohrkolben (*Typha*), keine Anhaltspunkte im Bau des Vordergebisses finden.

E. H. BARBOUR und G. F. STERNBERG haben 1935 unter dem Titel: *Gnathabelodon thorpei*, gen. et sp. nov., a new mud-grubbing Mastodon²⁶ eine Form der longirostrinen Trilophodontiden aus dem mittleren Pliozän von Ogalla in Westkanas beschrieben, deren Unterkiefer mit löffelartiger Symphyse eine ganz weit getriebene Spezialisierung aufzuweisen scheint. An dem von ihnen abgebildeten Funde ist zwar das Vorderende des Unterkiefers abgebrochen; aber der Mangel an Alveolenspuren in dem erhaltenen Rest läßt wohl darauf schließen, daß derselbe am Ende nicht einmal winzige abortiv gewordene Stummel, sondern überhaupt gar keine Incisiven mehr besaß. An ihrer Stelle wäre dann ein Hornschnabelüberzug zu erwarten, da eine wohl mindestens über dem freien Knochenrand zu vermutende Knorpellage auch noch nicht genug Schutz bieten durfte. In konsequenter Weiterverfolgung der vorstehend entwickelten Gedankengänge vermag ich mir nicht vorzustellen, daß *Gnathabelodon* eine von den übrigen longirostrinen Trilophodontiden, ausgesprochenen Waldtieren, abweichende Ernährungsweise eingeschlagen hätte. Es ist von vornherein schwer denkbar, daß ein Waldbewohner von dieser Größe genügend Nahrungsmengen durch Gründeln im Schlamm oder nach ABEL²⁷ durch Abschöpfen von an der Wasseroberfläche flottierenden Blättern von Wasserpflanzen gefunden haben sollte. Näher liegt da schon BARBOURS Vermutung, daß der Unterkieferrand beim Abreißen von Zweigen und Abstreifen von Blättern geholfen habe. Ich glaube, darauf schließen zu müssen, daß *Gnathabelodon*, nachdem es mit seinen

Oberkieferstoßzähnen Palmstämme gespalten hatte, mit seinem löffelartigen Unterkiefer das weiche, sehr nahrhafte Palmenmark herauskratzte. Der Löffel ist ja in dieser Form viel mehr ein Auskratzergerät als ein Schöpfwerkzeug, für das eine Kelle besser geeignet wäre.

Darin, daß alle diese Formen arge Waldverderber waren und schließlich die von ihnen bevorzugten Baumarten ausrotteten, liegt bereits ein wesentlicher Grund dafür, daß sie, unfähig zu neuen Anpassungen, bald wieder aussterben.

Literaturverzeichnis.

- ¹ BREHMS Tierleben. Die Säugetiere, Bd. III, S. 526. Herausgegeben von HECK-HILZHEIMER. Leipzig 1915. — ² SCHILLINGS, C. G.: Mit Blitzlicht und Büchse im Zauber des Elelescho, 18. Aufl., S. 92. Leipzig: Koehler u. Voigtländer. 1940. — ³ HAACKE, W. und KUHNERT, W.: Das Tierleben der Erde. Siehe auch Bd. 2, S. 209. Berlin. — ⁴ STEFANESCU, G.: Annuaire Muzeului de Geologia si Palaeontologia, Tabla IV. Bukarest 1910. — ⁵ ABEL, O.: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum, S. 71. Berlin 1939. — ⁶ CUVIER, G.: Mémoire sur quelques dents et os trouvés en France qui paraissent avoir appartenu à des animaux du genre Tapir, S. 17. Paris 1812. — ⁷ WEGNER, R. N.: Indianerrassen und vergangene Kulturen, S. 56. Stuttgart 1934. — ⁸ WEGNER, R. N.: Zum Sonnentor durch altes Indianerland. Erlebnisse und Aufnahmen einer Forschungsreise in Nordargentinien, Bolivien, Peru und Yucatan. 2. Aufl., S. 221. Darmstadt 1936. — ⁹ KAPPLER, A.: Sechs Jahre in Surinam oder Bilder aus dem militärischen Leben dieser Kolonie und Skizzen zur Kenntnis seiner sozialen und naturwissenschaftlichen Verhältnisse. Stuttgart 1854. DERSELBE: Surinam, sein Land, seine Natur, Bevölkerung und seine Kulturverhältnisse, S. 82. Stuttgart: Cotta. 1887. — ¹⁰ ABEL, O.: l. c., S. 73. 1939. — ¹¹ ANDREWS, C. W.: Note on the Skull of Dinotherium giganteum in the British Museum. Proc. Zool. Soc. London 1921, 525. — ¹² LOSSEN, H. und WEGNER, R. N.: Über Lufträume des Schädels, röntgenologisch und vergleichend-anatomisch betrachtet. Fortschr. Röntgenstr. 54, H. 6, S. 541—559. Leipzig 1936. — ¹³ LOSSEN, H. und R. N. WEGNER: l. c., S. 548. 1936. — ¹⁴ STROMER, E.: Huftierreste aus dem unterstpliocänen Flinzsande Münchens. Abh. bayer. Akad. Wiss., mathem.-naturw. Abt., N. F. H. 44, S. 5, Taf. 1, Fig. 1b. München 1938. — ¹⁵ BOULE, M. et THEVENIN, A.: Mammifères fossiles de Tarija. Mission scientifique des Créqui-Montfort et Sénéchal de la Grange, S. 28. Paris 1920. — ¹⁶ DIETRICH, W. O.: Über den „horizontalen Zahnwechsel“ bei Mastodon und Elephas. Zbl. Mineralogie usw., Jg. 1921, Nr. 19, S. 595—602. Stuttgart 1921. — ¹⁷ WEGNER, R. N.: Tertiär und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien). Palaeontographica 60, S. 258. Stuttgart 1913. — ¹⁸ FRICK, CH.: New remains of Trilophodont-Tetralophont Mastodonts. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 59, S. 505—652. New York 1933. — ¹⁹ ABEL, O.: Studien über vergrößerte Einzelzähne des Vordergebisses der Wirbeltiere und deren Funktion. Palaeobiologica 8, H. 1/2, S. 56. Wien 1944. — ²⁰ BARBOUR, E. H.: The Mandible of Ambelodon Fricki. Nebraska State Museum Bull. Nr. 15, Vol. I, S. 139—146. 1929. — ²¹ BARBOUR, E. H.: The Mandible of Platybelodon Barnumbrowni. Nebraska State Museum Bull. 30, Vol. I, S. 251—258. 1932. — ²² ABEL, O.: l. c., S. 95, 1944. — ²³ OSBORN, H. F.: Proboscidea Vol. 1. New York 1936. — ²⁴ OSBORN, H. F.: l. c., S. 717, 1936. — ²⁵ CHANEY, R. W.: The Cucha 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. — ²⁶ BARBOUR, E. H. and STERNBERG, G. F.: Gnathabelodon thorpei gen. et sp. nov., a new mud grubbing Mastodon. Nebraska State Museum Bull. Nr. 42, Vol. I, S. 395—404. 1935. — ²⁷ ABEL, O.: l. c., S. 52, 1944.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1944

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Wegner Richard N.

Artikel/Article: [Zur Gebißfunktion und Ernährungsweise einiger fossiler Proboscidier. 283-303](#)