

***Microstonyx antiquus* aus dem Alt-Pliozän Mittel-Europas.
Zur Taxonomie und Evolution der Suidae (Mammalia)**

Von Erich THENIUS¹⁾)

(Mit 10 Textabbildungen und 3 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 15. Juni 1970

Inhaltsübersicht

	Seite
Zusammenfassung	539
Summary	540
Einleitung	540
Fundort und Altersstellung der Fundschichten	542
Beschreibung von Schädel und Gebiß	543
Taxonomische und phylogenetische Stellung von <i>Microstonyx</i>	555
Zur funktionellen Analyse des <i>Microstonyx</i> -Schädels	566
Lebensraum und Lebensweise von <i>Microstonyx</i>	574
Die zeitliche und räumliche Verbreitung von <i>Microstonyx antiquus</i>	575
Zur Evolution der Suidae	576
Ergebnisse	581
Literaturverzeichnis	581

Zusammenfassung

Aus altpliozänen (pannonischen) Schottern von Stratzing N Krems in der Molassezone Niederösterreichs wird ein Schädel von *Microstonyx antiquus* beschrieben. Es ist der erste Schädelrest dieser Art, die damit erstmalig sicher aus dem österreichischen Tertiär nachgewiesen ist. Ein Vergleich mit fossilen und rezenten Suiden zeigt die generische Sonderstellung von *Microstonyx*. Sie wird als Endform der Hyotheriinen und nicht als Angehörige der Suinae gedeutet und vom miozänen *Hyotherium* abgeleitet. Die Gattungs- und Art-Diagnose wird neu definiert.

Microstonyx antiquus ist als Mitglied der Hipparrionenfaunen vom Eppelsheim-Typ eine Waldform, *M. major* dagegen ein Savannenbewohner und Angehöriger von Pikermi-Faunen. Dies erklärt auch die bedeutenden morphologischen Unterschiede zwischen beiden Arten. Hinweise auf die systematische

¹⁾ Anschrift des Verf.: Prof. Dr. E. THENIUS, Paläontologisches Institut der Universität Wien, A-1010 Wien, Universitätsstraße 7/II.

Gliederung der Suidae, innerhalb derer sechs Unterfamilien (Hyotheriinae, Listriodontinae, Tetraconodontinae, Suinae, Babyrourinae und Phacochoerinae) unterschieden werden und die vermutlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der einzelnen Genera ergänzen die funktionelle und ökologische Analyse.

Summary

A skull of *Microstonyx antiquus* from Early-Pliocene (Pannonian) gravels of Stratzing N Krems in the Molasse-zone of Lower-Austria, is described. It is the first cranium of this species, and the first certain reference in the Pliocene of Austria. A comparison of the fossil and recent Suidae confirm the generically separated position of *Microstonyx*. *Microstonyx* is a final form of the Hyotheriinae (and not a member of the Suinae) and is descending from the Miocene *Hyotherium*. The diagnosis of genus and species is new defined.

Microstonyx antiquus is a form living in the woods, but *M. major* an inhabitant of grasslands, what is explaining the important morphological differences between the two species. Remarks about the taxonomical classification of Suidae and their probable relationships are completing the functional and ecological analysis of the skull of *Microstonyx*.

Einleitung

Der Fund eines nahezu vollständigen Schädel von *Microstonyx antiquus* aus dem Altpliozän von Niederösterreich war der Anlaß, in Zusammenhang mit der morphologischen Untersuchung nicht nur die taxonomische Stellung dieser Art innerhalb der Suiden zu überprüfen, sondern auch einen Überblick über den derzeitigen Stand unserer Kenntnis über die Phylogenetese der Suiden zu geben. Letzteres schien umso eher gerechtfertigt, als der Verf. bereits mehrfach Gelegenheit hatte, an Hand von Originalmaterial zu Fragen der stammesgeschichtlichen Beziehungen verschiedener Suiden untereinander Stellung zu nehmen. Darüber hinaus schien es auch angebracht, die gegensätzlichen Evolutionstendenzen zwischen Suiden und Tayassuiden (Dicotylden) aufzuzeigen, die deren taxonomische Trennung ebenfalls bestätigen.

Der hier besprochene Schädel ist der einzige dieser Art. Bisher waren von *Microstonyx antiquus* nur Zähne, Unterkieferknochen und einzelne Elemente des postcranialen Skelettes bekannt (HÜNERMANN 1968). Da der Schweineschädel verschiedene funktionell bedingte Merkmale besitzt, war es notwendig, in Zusammenhang mit der Diskussion der phylogenetischen Stellung innerhalb der Suiden auch die funktionelle Seite zu berücksichtigen. Dieses Vorhaben wurde wesentlich dadurch gefördert, daß nicht nur Schädelmaterial von *Microstonyx major* aus dem Alt-Pliozän von Pikermi herangezogen, sondern auch ein vollständiger Schädel (Calvarium) von dem gleichfalls altpliozänen *Hyotherium palaeochoerus* aus der Steiermark im Original verglichen werden konnte.

Für Überlassung des *Hyotherium*-Schädels bin ich Frau Kustos Dr. Maria MOTTI, Museum für Bergbau, Geologie und Technik am Joanneum, Graz, für die Überlassung des Unterkieferrestes zur Bearbeitung Herrn Dir. Prof. Dr. F. BACHMAYER, Wien, und Herrn Prof. Dr. H. ZAPFE, Wien, sehr zu Dank verpflichtet. Mein Dank gilt jedoch auch Herrn Doz. Dr. Fritz STEININGER, der in mühevoller Präparationsarbeit die durch einen kristallinen Sandstein verdeckte linke Orbitalregion und Teile der Schädelbasis des *Hyotherium*-Schädels freilegen konnte und dadurch den exakten Vergleich dieser Partien mit jenen bei *Microstonyx* erst ermöglichte. Auch Herrn Dr. F. GRÜNBERG, Tierärztliche Hochschule Wien, sei an dieser Stelle für Literaturhinweise und

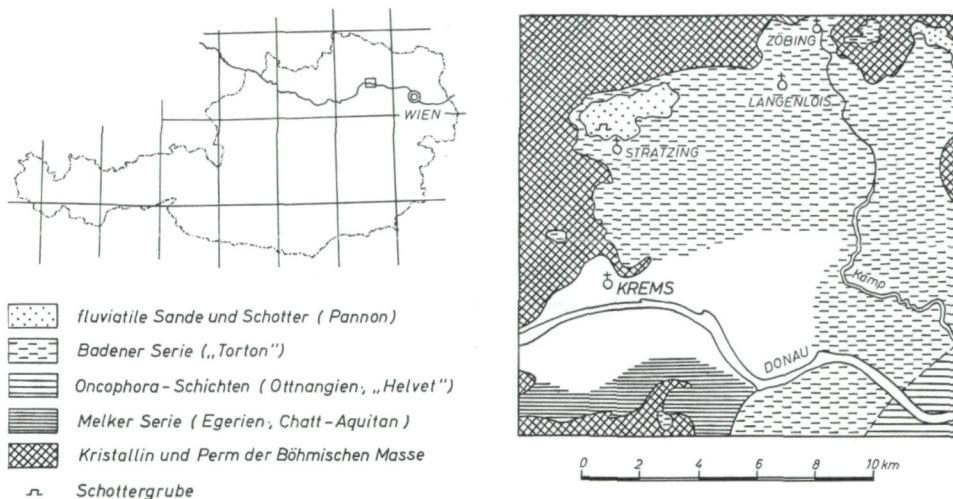


Abb. 1. Der Fundort Stratzing N Krems a. d. Donau in der Molassezone Niederösterreichs. Altplioäne Flusschotter als Rest des weiter im Osten flächig verbreiteten Hollabrunner Schotterkegels.

anatomische Auskünfte in Zusammenhang mit der hier beschriebenen Incisura infraorbitalis gedankt.

Weiters bin ich auch Frau M. Tschugguel, Wien, und Herrn Dr. M. G. Hertweck, dzt. Wilhelmshaven, für die Übersetzung russischer Literatur, Herrn P. Pervesler für die Anfertigung der Photos zu Dank verpflichtet.

Der Schädel von *Microstonyx antiquus* stammt aus der Sammlung E. WEINFURTER, die sich im Paläontologischen Institut der Universität befindet. Der in zahlreiche Trümmer zerbrochene Schädel selbst wurde anlässlich einer gemeinsam mit dem Chefgeologen der Geologischen Bundes-Anstalt Wien, Herrn Dr. Rudolf GRILL, durchgeföhrten Exkursion in einer Schottergrube bei Stratzing bereits vor mehreren Jahren geborgen.

Der abgebildete Unterkieferrest befindet sich in der Sammlung der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien (286/1957), ein weiterer Kieferrest im Museum Langenlois.

Fundort und Altersstellung der Fundschichten

Die hier beschriebenen Reste stammen aus Schottergruben NW Stratzing (Sandgrube Parisot und Löffler) nördlich von Krems a. d. Donau, in denen Sande und Schotter in einer Mächtigkeit bis zu 20 m anstehen. Diese Schotter sind, wie GRILL (1957) betont, „Im Bradenreis“ (Breitenreiß nach topographischer Karte, Bradenmais nach FINK 1966) hervorragend aufgeschlossen und auch fossilführend. Es sind Schotter der „Urdonau“, die im Bereich NO Krems in mehreren Niveaus auftreten, die bereits HASSINGER (1905) in absteigender Reihenfolge als Goldberg-, Maisberg- und Kremsfeldniveau unterschied. Die Schotter der einzelnen Niveaus sind auch nach ihrer Ausbildung und Korngröße verschieden. Fossilfunde geben wertvolle Hinweise auf die Altersstellung dieser Schotterfluren. Zu den genannten Schotterfluren, deren Niveau in 300–310 m (Kremsfeld), 330 m (Maisberg) und 360 m (Goldberg) Höhe über dem Meeresspiegel gelegen ist, kommen nach FINK (1966) noch das „Bradenmais“- (~ 380 m) und das westliche Mittelberg-Niveau (~ 410 m) (Abb. 1).

Die im Bereich des Goldberg- und „Bradenmais“-Niveaus aufgeschlossenen Schotter, aus denen der Schädel von *Microstonyx antiquus* stammt, sind feinkörniger als die Schotter der tieferen Niveaus. Es sind Quarzschorter mit im Durchschnitt nur bis hühnergroßen Komponenten, die vielfach feiner werden und reichlich von kreuzgeschichteten Sandlagen durchzogen sind, die wiederum stellenweise Schmitzen von grünlichblauen Ton enthalten (GRILL 1957). Es sind Restschotter einer einst viel weiter verbreiteten Schotterdecke, die weiter östlich flächig verbreitet ist und als „Hollabrunner Schotterkegel“ bezeichnet wird, den GRILL (1968) nach Mollusken- und Ostracodenfaunen in das Unterpannon einstuft. Dies gilt auch für die Schotter und Sande im „Bradenreis“ bei Stratzing (GRILL 1958: 88) und wird durch seitherige Untersuchungen bestätigt (ZAPFE, mündl. Mitteilung Jänner 1970¹). Die tieferen Schotterfluren sind etwas grobkörniger. Die Schotter des Maisberg-Niveaus sind durch den Nachweis von *Archidiskodon meridionalis* (= *Elephas planifrons* bei SCHLESINGER 1912) in das Ältest-Pleistozän einzustufen. Es sind durchwegs fluviatile Schotter und Sande, die im Bereich des Hollabrunner und des Mistelbacher Schotterkegels an zahlreichen Fundstellen Reste fossiler Säugetiere enthalten. Diese Säugetierfaunen sind typische altpliozäne (pannonische) Hipparionenfaunen, wie sie in ähnlicher Weise aus den Dinothereiensanden Rheinhessens bekannt sind.

Die bisher aus den Schottergruben des „Bradenreis“ bekannten gewordenen Säugetiere bestätigen das altpliozäne Alter. Abgesehen von *Microstonyx*

¹) Die Ablagerung des „Hollabrunner Schotterkegels“ (PIFFL 1955) hat nach ZAPFE (1957) wegen des Vorkommens von *Mastodon longirostris-arvernensis* (z. B. Hohenwarth) auch noch im jüngeren Pannon angedauert. Bisher vorliegende Analysen von *Hipparium* Zähnen lassen letztere allerdings etwas fraglich erscheinen (vgl. auch FORSTEN 1968). Nach MOTTL (1969) reicht das Vorkommen von *Mastodon longirostris-arvernensis* zum Nachweis von Ober-Pannon nicht aus.

antiquus, einer bisher nur aus dem Pannon bekannt gewordenen Art, liegen mit *Hipparion primigenium* (= *gracile*), *Mastodon (Bunolophodon) longirostris* und *Dinotherium giganteum* typische Leitformen des Pannon vor. Eine genauere Einstufung innerhalb des Pannons ist an Hand dieser Arten zwar nicht exakt möglich, doch ist durch das Vorkommen von *Microstonyx antiquus* das alt- bis mittel-pannonische Alter eher wahrscheinlich als ein jung-pannonisches.

Der Erhaltungszustand des Schädels ist als gut zu bezeichnen. Er ist seitlich etwas verquetscht und zeigt — abgesehen von der fehlenden Schädelbasis und dem rechten Jochbogen — nur Beschädigung an den Prämaxillaria und im Bereich des parietalen Schädeldaches. Letztere sind zweifellos Schleifspuren durch transportierte Sandkörner. Die Lage des Schädels im Sediment konnte nicht direkt beobachtet werden, da der Schädel in Form von Bruchstücken am Fuß der Wand aufgesammelt wurde. Nach der Art der Schleifspuren dürfte der Schädel mit der Basisfläche nach unten eingebettet gewesen sein, so daß nur das etwas erhöhte Schädeldach herausgeragt haben dürfte.

Beschreibung von Schädel und Gebiß

Der Schädel (Calvarium) ist bis auf die Schädelbasis, Teile des rechten Jochbogens, des Maxillare dext. und den Vorderteil der Prämaxillaria vollständig erhalten. Vom Backengebiß sind P^1 bis M^3 sin., P^{1-3} und M^3 dext. vollständig, vom P^4 und M^2 dext. nur die lingualen Abschnitte überliefert. Die Caninen und Incisiven fehlen völlig, doch lassen die Alveolen Aussagen über die Lage und Stärke dieser Zähne zu. Allerdings ist der Vorderrand der Alveolen der I^1 weggebrochen.

Gebiß: Das Vordergebiß läßt sich nur an Hand der Alveolen beurteilen. Die Incisiven waren vollzählig entwickelt, ihre Alveolen nehmen, wie allgemein bei Suiden, nach hinten an Größe ab. Der Abstand zwischen den Alveolen von I^1 und I^2 beträgt ca. 8 mm, jener zwischen I^2 und I^3 ca. 5—6 mm. Der Abstand zum Vorderrand der C-Alveole kann mit 16—17 mm angegeben werden. Größe und Tiefe der Alveolen nehmen vom I^3 zum I^1 zu. Die Divergenz der Alveolen ist gering, der Umriß der I^2 -Alveole länglich, jener von I^3 rundlich; sie lassen eine leichte Krümmung in annähernd mediolateraler Richtung erkennen.

Die Alveolen für die C sup. sind voluminös und von ihrem Vorderrand an gemessen, fast 45 mm tief, die maximale Breite beträgt 25 mm, die maximale Länge etwas über 20 mm. Damit ist ein wesentlicher Unterschied gegenüber *Microstonyx major* aufgezeigt, bei dem die C sup. stets beträchtlich kleiner sind. Die im Querschnitt gerundet-dreieckigen Canin-Alveolen verjüngen sich gegen die Tiefe zu und zeigen eine nur schwache Auswärtskrümmung. Dies bedeutet, daß die männlichen C sup. von *Microstonyx antiquus* bewurzelt waren, wie es etwa auch für *Hyotherium palaeochoerus* zutrifft (MOTTL 1966, THENIUS 1954), doch scheint der Querschnitt der Caninen etwas von dieser Art abzuweichen (s. Abb. 6).

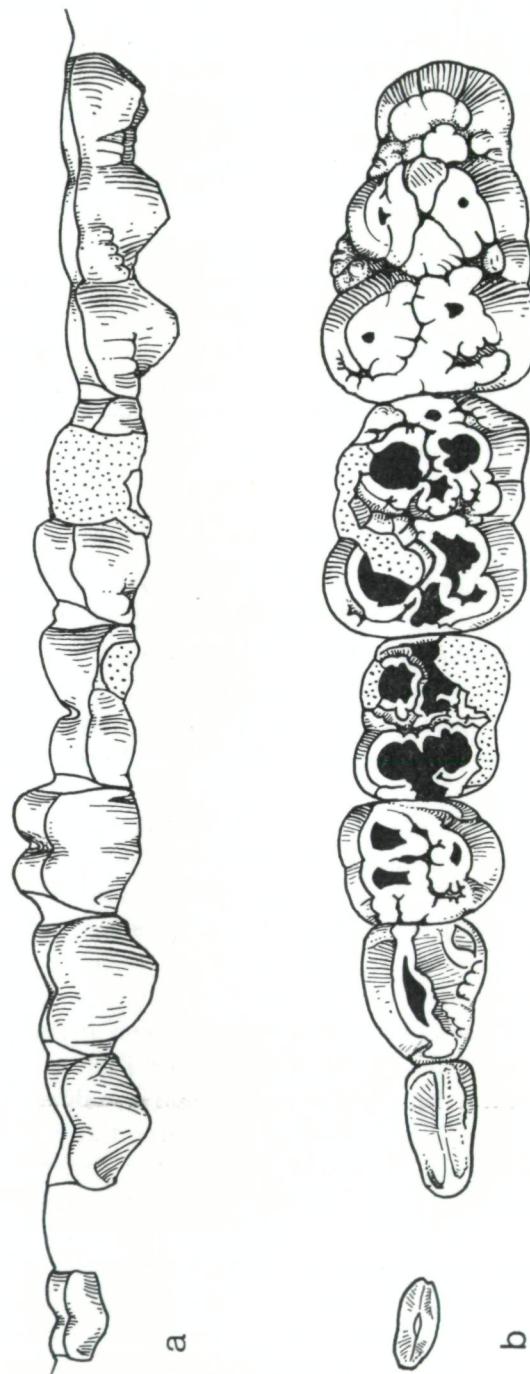


Abb. 2. *Microstonyx antiquus* (KAUP). Pl.—M³ sin. aus Stratizing. a) Labial, b) Occlusalansicht. $1/1$ nat. Größe. Orig. Paläont. Inst. Univ. Wien. Coll. Weinfurter.

Das Backengebiß ist vollständig (Abb. 2). Die Krone des P¹ ist niedrig und langgestreckt und mit einer Längskante versehen, die von dem knapp vor der Zahnmitte gelegenen Haupthügel nach vorne steiler, nach hinten flacher abfällt. Der Umriß des zweiwurzeligen Zahnes ist annähernd oval, mit einer ganz schwachen labialen Eindellung und einer lingualen Ausbuchtung. Der Zahn zeigt apical keine Usur, doch ist distal an beiden Zähnen eine Beschädigung vorhanden, die — zumindest beim P¹ dext. — wie eine Usurfläche aussieht. Der P¹ ist durch je ein Diastema von C und vom P² getrennt. Ersteres mißt ca. 12 mm, letzteres 10—12 mm.

Der zweiwurzelige P² ist bedeutend kräftiger als der P¹. Die nur ganz schwach usierten Zähne verbreitern sich distal. Der gleichfalls knapp vor der Zahnmitte gelegene Haupthöcker zeigt eine etwas steilere Vorder- und eine flachere Hinterkante. Sie gehen in ein kräftig entwickeltes Cingulum über, das außen weitgehend, innen nur lingual vom Haupthöcker aussetzt. Das Basalband ist innen distal als kräftiger, durch eine breite Furche von der Zahnkrone getrennter Wulst ausgebildet.

Der beträchtlich breitere P³ zeigt eine deutliche Usur am Längskamm des Haupthöckers und am Innencingulum. Distal sind zwei Wurzeläste vorhanden. Der Zahnumriß ist gerundet trapezförmig, indem das Basalband an der distalen Lingualhälfte des Zahnes sehr kräftig entwickelt ist. Die Längskante des Haupthöckers endet vorne innen in dem Vordercingulum, das labial in das gut entwickelte Innenbasalband übergeht. Dieses in sich gegliederte Lingualcingulum greift auf der Höhe des Paraconthöckers weit gegen die Zahnspitze. Den distalen Abschluß bildet eine knotenförmige Verdickung, die durch eine Furche deutlich vom übrigen Kronenteil getrennt ist und nicht direkt in das Hintercingulum übergeht. Dieses ist praktisch nur an der buccalen Kronenhälfte ausgebildet.

Der dreiwurzelige P⁴ besitzt trapezförmigen Umriß, bei querstehender Längsachse. Die Abkauung ist stärker als am P³, doch ist der Grundplan des Zahnes, zwei Außen- und ein Innenhöcker, deutlich zu erkennen. Außen ist die Kerbe noch sichtbar. Vorder- und Hintercingulum sind gut entwickelt. Der hintere Außenhöcker ist etwas kräftiger, die distale Zahnhälfte dadurch breiter als die mesiale. Innen- und Außencingulum fehlen.

Der vierwurzelige M¹ zeigt einen annähernd gerundet rechteckigen Umriß, doch sind die beiden Kronenhälften leicht gegeneinander versetzt, indem die distale Hälfte lingualwärts verschoben ist. Der M¹ ist — wie stets — der am stärksten abgekauten Backenzahn. Er zeigt den vierhöckrigen Bau, kräftiges Vorder- und Hintercingulum sowie buccal zwischen Para- und Metaconus deutliche Basalhöcker. Die starke Usur hat zu einer weitgehenden Verschmelzung der Kaumarken geführt.

Der im Grundplan ähnliche M² ist größer und weniger abgekaut. Die Haupthöcker zeigen die für Suiden typische Stellung, indem die Außenhöcker gegenüber den inneren etwas nach vorne verschoben sind. Durch die engere Stellung der hinteren Höcker ist die distale Kronenhälfte schmäler als die mesiale. Der Zentralhügel ist als kräftiger prismatischer Hügel entwickelt, der

die für *Sus* typische Querdehnung völlig vermissen läßt. Das starke Vordercingulum erstreckt sich über die ganze Zahnbreite, das Hintercingulum entspricht in der Breite den hinteren Haupthöckern. An den Ausgängen des Quertales sind sehr starke Basalhöcker ausgebildet. Die Abkauung läßt keine sichereren Aussagen über die Zwischenfurchen (HÜNERMANN 1968) zu.

Der M^3 ist durch eine breite Talonpartie stark verlängert und dadurch deutlich progressiver als der von *Hyotherium palaeochoerus*. Der Zentralhügel ist im Umriß dreieckig. Der Verbindungshügel (HÜNERMANN 1968) ist länger als der Zentralhügel und wird lingual und buccal von Cingularhöckern begrenzt. In diesem Bereich ist der Zahn am schmalsten. Den Abschluß bilden distal die wiederum etwas breiteren Talonhöcker, die nach den Kerben zumindest eine Dreiteilung erkennen lassen. Das Vordercingulum ist noch kräftiger als am M^2 , was auch für die Basalhöcker an den Ausgängen des Quertales gilt. Wie weit jedoch die Ausbildung der Talonpartie konstant ist, können erst weitere Funde zeigen. Bei *Microstonyx major* variiert die Talonbreite etwas.

Die Zähne des Mandibulargebisses fallen völlig in die von *M. antiquus* aus Rheinhessen bekannte Variationsbreite. Der P_3 ist breiter als der von *M. major*, das Parastyl deutlicher abgesetzt vom Haupthöcker. Die Incisiven ($I_{1,2}$) sind durch die kürzere Krone und die starke seitliche Kompression eher potamochoeroid als suin, wenn auch deutliche Unterschiede gegenüber *Potamochoerus* vorhanden sind. Das Talonid des M_3 entspricht durch den leicht asymmetrisch geteilten Schlußhügel dem von *Hyotherium palaeochoerus* und weicht von *Microstonyx major* ab.

Schädel: Der Schädel ist durch den Sedimentdruck zwar geringfügig seitlich verquetscht, ohne daß davon die Profillinie betroffen ist. Der Schädel gehört einem adulten männlichen Individuum an, wie die Verwachsung der Schädelnähte, der Abkauungsgrad des voll in Funktion stehenden Backengebissses und die Alveolen der Caninen erkennen lassen. Besondere Kennzeichen des Schädels bilden die weit ausladenden und verbreiterten Jochbögen, der kurze Gesichtsschädel, die breite Stirnfläche und das schwach konkave Profil. (Abb. 3b).

Die Abgrenzung des Fazialschädels zum Gehirnschädel erfolgt nicht einheitlich, wie auch die Bezeichnung Gehirnschädel diskutabel ist. Meist wird der Vorderrand der Orbita als Grenze angesehen¹⁾. Dieser steht jedenfalls bei den Suiden in einer weitgehenden konstanten Korrelation zum Vorderende des Gehirns, was vom Hinterende des M^3 keineswegs behauptet werden kann. Fällt dieser zwar bei *Sus* und *Potamochoerus* weitgehend mit dem Vorderrand der Orbita zusammen, so liegt er bei *Babyrousa* etwa in der Höhe der Mitte der Orbita, bei *Phacochoerus* dagegen um mindestens zwei Orbita-Längen vor dieser. Daher wird hier der Vorderrand der Orbita als Grenze zwischen Gesichts- und „Gehirn“-Schädel angesehen.

¹⁾ Eine ausführliche Diskussion über die Begriffe Fazial- und Gehirnschädel und deren unterschiedliche Abgrenzung findet sich bei VAN DER KLAUW (1946).

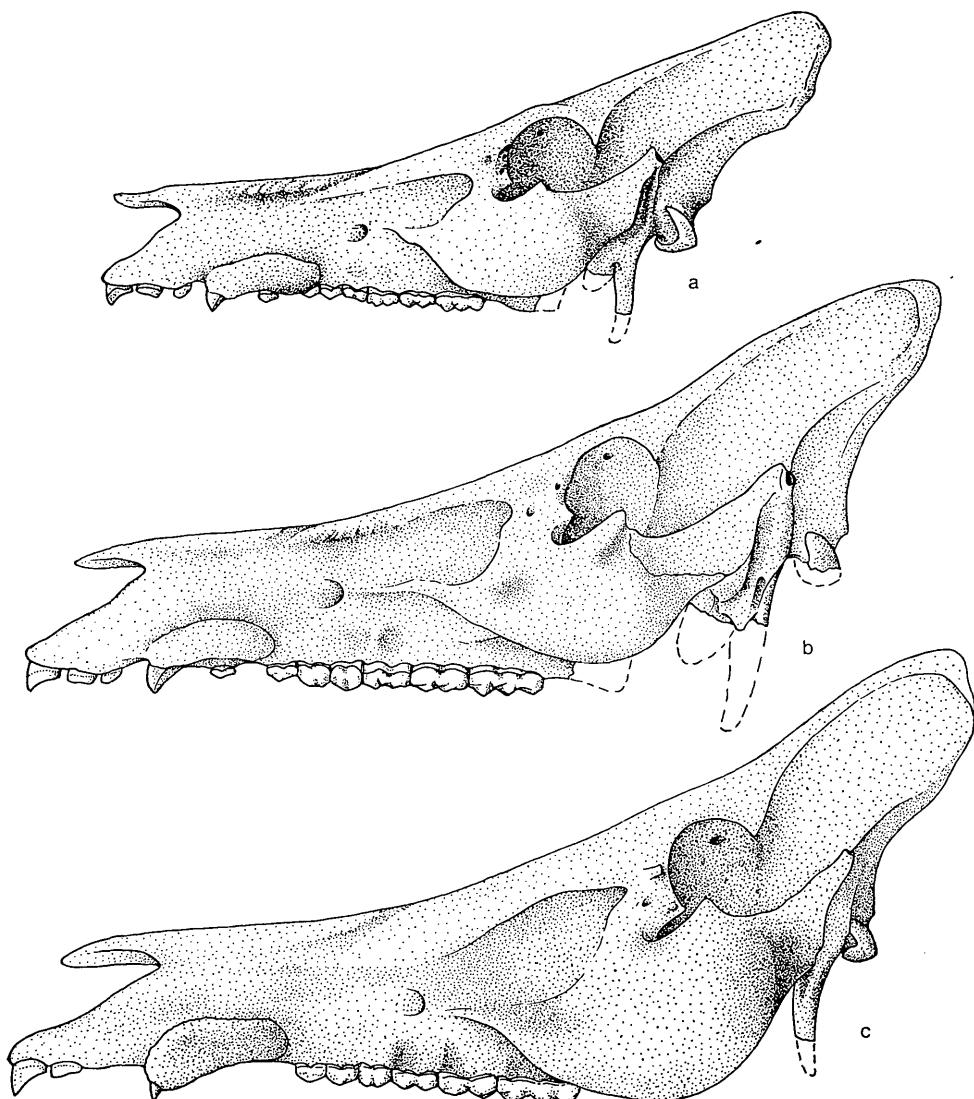


Abb. 3. Calvarium (Lateralansicht) von a) *Hyotherium palaeochoerus* (KAUP) aus Johns-dorf (Stmk.), Orig. zu MOTTL 1966, b) *Microstonyx antiquus* (KAUP) aus Stratzing und c) *M. major* (GERVAIS) aus Pikermi. Beachte Incisura infraorbitalis, Verbreiterung des Jochbogens, Verlängerung des Fazialschädels und Verschiebung der Orbita nach hinten sowie Reduktion der C sup. bei *M. major*. Maßstäblich verkleinert.

Die Länge von Fazial- zu Hirnschädel beträgt ca. 270 zu 215 mm²⁾) und entspricht damit annähernd der für *Tayassu* charakteristischen Relation. Die Hirnschädlänge erreicht etwa 82% der Fazialschädlänge, was als phylogene-

²⁾ Da der Vorderrand der Prämaxillaria beschädigt ist, ist der Wert für den Fazialschädel tatsächlich etwas größer.

tisch primitiv zu bewerten ist. Die Vergleichszahlen lauten nach MOTTI (1966) für *Palaeochoerus* 107—113%, für *Hyotherium palaeochoerus* 71%, für *Sus scrofa* 55—59 und für *Microstonyx major* 59% und sind für *Hylochoerus* und *Phacochoerus* noch niedriger (s. Tabelle I). Diese stark abweichenden Werte dokumentieren die für spezialisierte Suiden charakteristische Verlängerung des Fazialschädels. Dennoch können sie nur als Näherungswerte angesehen werden, da etwa beim Warzenschwein eine starke Gehirnelevation zu einer „Verkürzung“ des Hirnschädels geführt hat und damit die Verlängerung des Fazialschädels gegenüber dem Hirnschädel noch verstärkt wurde.

Microstonyx antiquus unterscheidet sich jedoch nicht nur durch den bedeutend kürzeren Gesichtsschädel und die geringere Verschiebung der Orbita nach hinten von *M. major*. In der bedeutend schmäleren Stirn- und Parietalregion und dem geringeren Reduktionsgrad des Gebisses liegen weitere markante Differenzen.

Das Nasen-Stirnprofil ist leicht konkav, indem etwas vor der Fronto-Nasalnaht und knapp hinter der Orbita je eine schwache Knickung vorhanden sind. Der Supraorbitalwulst tritt im Profil nur sehr schwach als ganz seichte Wölbung hervor. Die typische Profil „Knickung“ ist auch bei *Microstonyx major* angedeutet.

Die in der Rekonstruktionsskizze von TROFIMOV (1954) auf Grund von Schädelresten aus Grebeniki zum Ausdruck gebrachte Knickung trifft ebenso wenig zu wie die Steilstellung der Hinterhauptsfläche. Der Hirnschädel von *Microstonyx major* ist, wie sowohl aus den Arbeiten von GAUDRY (1862) und PAVLOW (1913) als auch aus Originalmaterial von Pikermi einwandfrei hervorgeht, zum Fazialschädel nicht abgeknickt und die Hinterhauptsfläche fällt dementsprechend in der Norma lateralis wesentlich flacher ein.

Die Oberseite der Nasalia nimmt bis über den Ansatz der Jochbögen an Breite zu, um sich vor der Höhe des Vorderrandes der Orbitae geringfügig zu verschmälern und dann fließend in die Stirnfläche überzugehen, die im Bereich der Proc. postorbitales ihre größte Breite erreicht. Die Nasalia selbst enden ungefähr 40 mm vor dem Vorderrand der Prämaxillaria und zeigen im vordersten Drittel eine mediane Furche, die der Knochengrenze entspricht. In diesem Bereich ist die Oberseite der Nasalia auch leicht konvex gewölbt. Die bereits erwähnte Verbreiterung im hintersten Drittel entspricht den von *Potamochoerus* bekannten Rugositäten, ohne daß jedoch von solchen gesprochen werden kann. Da richtige Rugositäten auch bei sehr alten Schädeln von *Microstonyx major* nicht auftreten, kann gleiches für *M. antiquus* angenommen werden. Der Verlauf der Supraorbitalrinnen ist recht charakteristisch. Sie beginnen caudal mit den auf der Höhe der Orbita-Mitte gelegenen Foramina supraorbitalia und verlaufen als breite, seichte Furchen leicht bogenförmig nach vorne, um vor der Verbreiterung der Nasalia deren Rand zu erreichen. Sie enden damit relativ weit vorne, nämlich über den P^3 . Bei *Sus* und *Potamochoerus* enden sie über den M^1 .

Die Stirnfläche ist median ganz schwach eingesenkt und geht breit in die eigentliche ebene Scheitelfläche über. Diese Fronto-Parietalflächen wird seitlich durch die caudalwärts nur schwach konvergierenden Lineae temporales be-

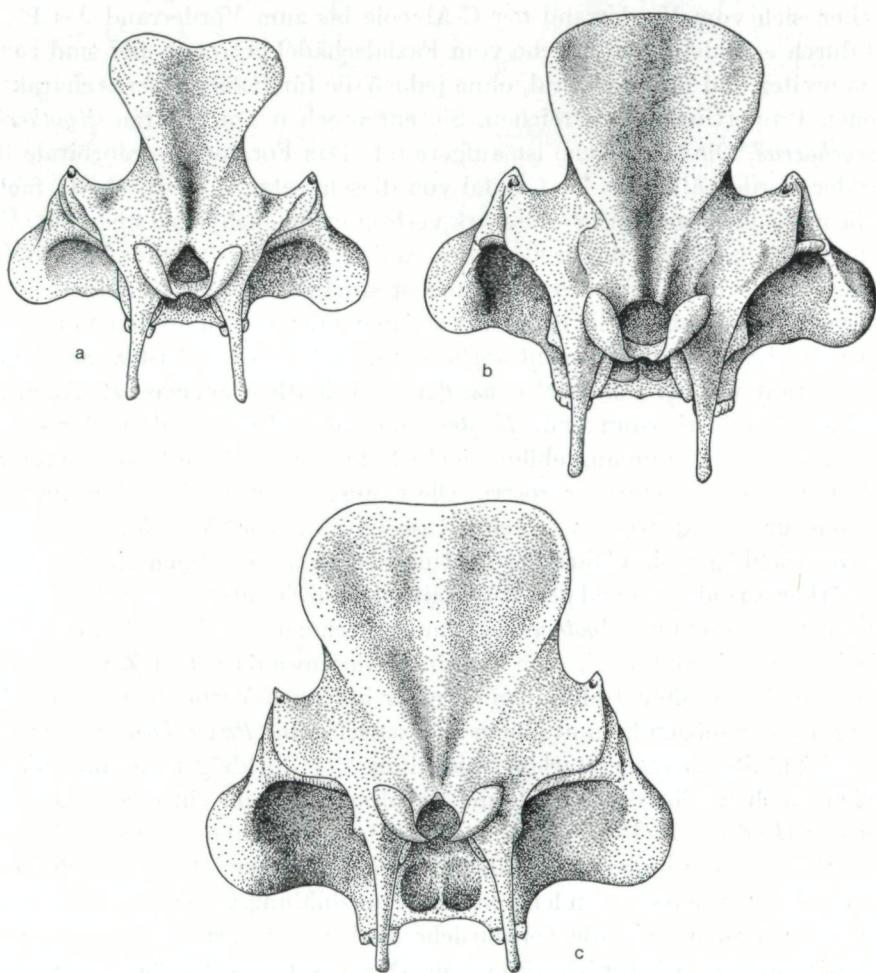


Abb. 4. Hinterhaupt von a) *Hyotherium palaeochoerus* (KAUP), b) *Microstonyx antiquus* (KAUP) und c) *M. major*. Teilweise ergänzt. Maßstäblich verkleinert.

grenzt, welche erst knapp vor dem Occipitalkamm stark divergieren und mit diesem verschmelzen. Dementsprechend fehlt eine Sagittalcrista. Das median konkave Planum nuchale verläuft in spitzen Winkel zur Fronto-Parietalfläche, der Occipitalkamm (= Linea nuchalis superior) zeigt median eine Excavatio occipitalis. Das Planum nuchale verjüngt sich gegen die Basis weniger stark als bei *M. major*, dessen Occipitalkamm jedoch bedeutend breiter ist (Abb. 4).

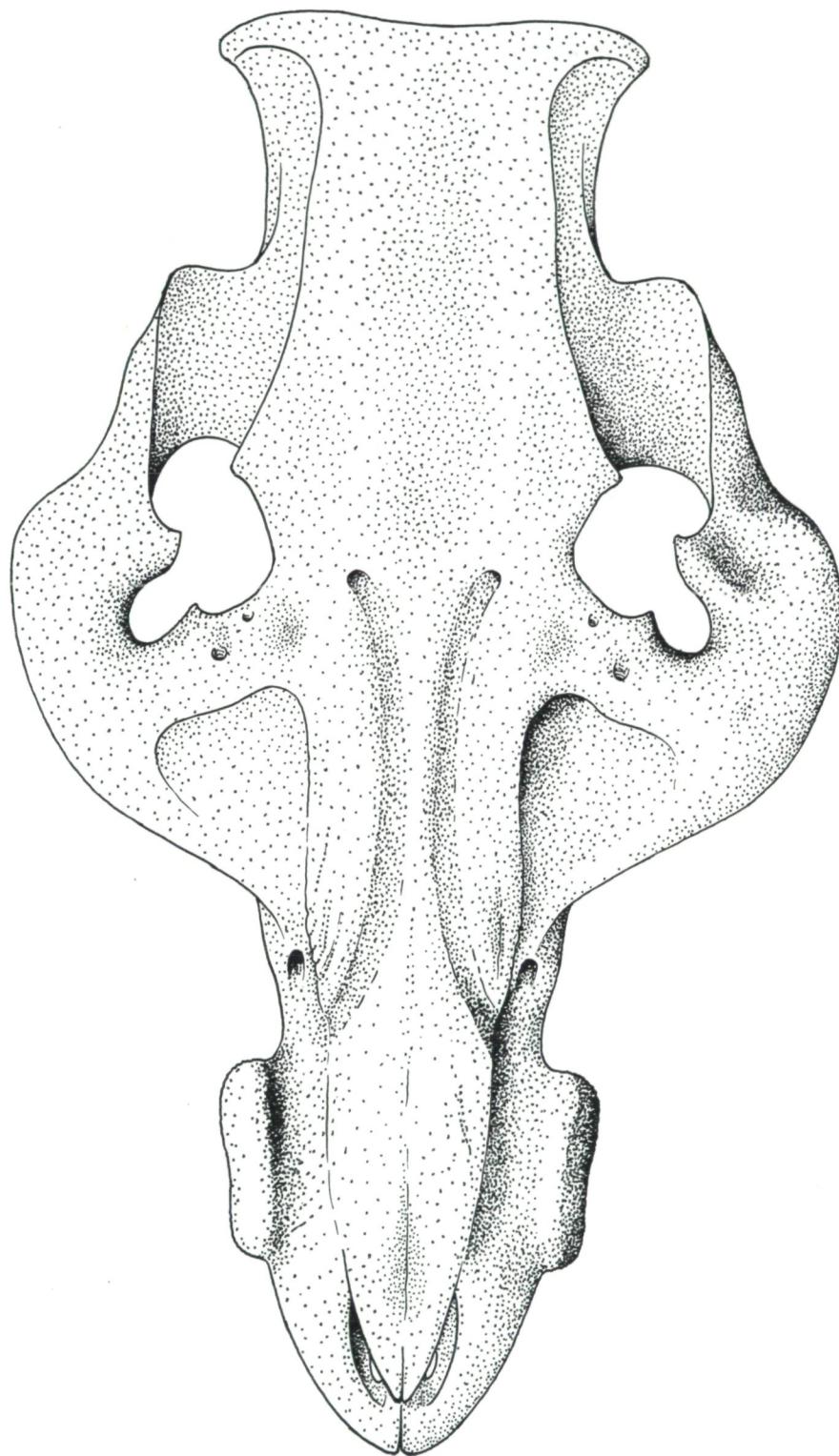
Die Schläfenregion ist, entsprechend der breiten Fronto-Parietalfläche, nur schwach eingeschnürt. Die Schläfenwände (Parieto-Temporalfächern) selbst

sind in beiden Richtungen leicht konkav gekrümmmt. Die Postorbitalfortsätze sind weggebrochen, doch dürften sie ähnlich *Potamochoerus* ausgebildet gewesen sein.

Die Alveolarkämme (Cristae alveolares) sind kräftig entwickelt, sie erstrecken sich vom Vorderrand der C-Alveole bis zum Vorderrand des P². Sie sind durch eine deutliche Furche vom Fazialschädel getrennt und sind caudal etwas breiter und höher als oral, ohne jedoch die für *Potamochoerus* charakteristischen Proportionen zu erreichen. Sie entsprechen am ehesten *Hyotherium palaeochoerus*. Die Oberfläche ist aufgerauht. Das Foramen infraorbitale liegt über der Vorderhälfte des P⁴. Caudal von diesem setzt auch die Crista facialis an, die in die kräftigen und vorne stark verbreiterten Jochbögen übergeht. Über der Crista facialis liegt die große Fossa canina für den Musculus levator labii maxillaris. Der Umriß der Levatorgrube ist annähernd dreieckig, indem er sich nach vorne zu verjüngt. Sie reicht bis auf ungefähr 30 mm an den Vorderrand der Orbita bzw. die Incisura infraorbitalis (s. u.) heran. Sie ist zwar nicht so stark vertieft wie bei *Potamochoerus*, dennoch deutlich abgegrenzt. Auch hier fällt die Übereinstimmung mit *Hyotherium palaeochoerus* auf. Unter der als scharfer Knochenkamm ausgebildeten Crista facialis liegt die Fossa als Ansatzstelle für den M. depressor rostri. Diese ausgeprägten Muskelansatzstellen sprechen für eine kräftig entwickelte Rüsselmuskulatur (Abb. 5).

Die Jochbögen sind stark verdickt und laden in der oralen Hälfte wesentlich stärker aus als im caudalen Abschnitt. Dadurch entsprechen sie nicht nur *Microstonyx major* und *Hyotherium*, sondern erinnern auch stark an jene von *Hylochoerus meinertzhageni*, dem rezenten Riesenwaldschwein Zentralafrikas, bei dem es bei adulten Individuen zu einer analogen Verbreiterung und Ausladung der Jochbögen kommt. Beim Warzenschwein (*Phacochoerus*) kommt es zwar gleichfalls zu einer starken Ausladung der Jochbögen im präorbitalen Bereich, doch weicht die Ausbildung der Jochbögen im einzelnen völlig von jener der *Hyotherium-Microstonyx*-Gruppe ab. Die Jochbögen sind im Bereich der stärksten Ausladung stark verdickt und aufgetrieben. Dieser Teil des Jochbogens ist nicht massiv, sondern enthält Sinusbildungen, wie aus den Bruchflächen hervorgeht. Auf die vermutliche Bedeutung dieser Jochbogenausbildung wird unten noch zurückgekommen. Der Ansatz der Jochbögen erfolgt im Bereich von M² und M³ und liegt etwas weiter vorne als bei *Hyotherium palaeochoerus*, *Potamochoerus* und *Sus* und entspricht unter den rezenten Suiden noch am ehesten *Hylochoerus*. Der hintere Jochbogenabschnitt ist durchaus „normal“ ausgebildet. Der Meatus acusticus externus mündet unmittelbar hinter dem kurzen Processus zygomaticus und wird caudal begrenzt vom Proc. nuchalis des Temporale. Der Unterrand des Jochbogens ist im Bereich des

Abb. 5. *Microstonyx antiquus* (KAUP). Rekonstruktion des Schädels, Dorsalsicht. Beachte breite Fronto-Parietalfläche, Incisura infraorbitalis und ausladende Jochbögen und kurzen Fazialschädel. $\frac{3}{5}$ nat. Größe.



Jugale stark konvex gekrümmmt, reicht jedoch nicht so weit ventral wie bei *M. major* und bei *Hylochoerus*.

Die Orbitae sind relativ klein. Sie werden caudal oben vom Proc. postorbitalis des Frontale und unten vom Proc. frontalis des Jugale begrenzt, doch zeigt der orale Ventralrand eine außerordentlich kennzeichnende, gut fingerbreite, 2 cm tiefe Ausbuchtung, die von der eigentlichen Orbita deutlich abgegrenzt ist. Sie findet sich etwas verstärkt bei *Microstonyx major*, ist aber auch bei *Hyotherium palaeochoerus* ausgeprägt. Diese Ausbuchtung wird in der Literatur für *M. major* zwar erwähnt (MECQUENEM 1924, TROFIMOV 1954), ohne daß jedoch ein Terminus angeführt wird. Auch in der zoologischen und veterinärmedizinischen Literatur konnten keine Hinweise auf diese morphologische Eigenheit gefunden werden, obwohl eine derartige Ausbuchtung nicht nur bei Wildschweinen (z. B. *Sus scrofa vittatus*, *S. verrucosus*) angedeutet, sondern bei hochgezüchteten Hausschweinen (z. B. Berkshireschwein) als deutliche und von der eigentlichen Orbita getrennte Rinne entwickelt ist. Bereits RÜTIMEYER (1864) weist auf das Vorkommen einer derartigen Rinne, „welche aus der Augenhöhle nach der Wangenfläche führt“, bei *Sus verrucosus* hin. Hier und bei Hausschweinen ist es eine deutliche Rinne, so daß eigentlich ein Sulcus infraorbitalis vorliegt. Bei *Microstonyx* entspricht ihr jedoch eine Ausnehmung im ventralen Orbitalrand. Sie liegt lateral von der Fossa muscularis im Jugale und wird median vom Lacrimale begrenzt. Über die Bedeutung dieser starken Ausbuchtung, für welche die Bezeichnung Incisura infraorbitalis hier vorgeschlagen sei, habe ich im paläontologischen Schrifttum lediglich die Bemerkung von MECQUENEM (1924: 154) gefunden, der schreibt: „Il y a, sur le bord antérieur de l'orbite dans l'os jugal, près de la suture avec le lacrymal, une échancrure très marquée, qui existe plus petite chez les sangliers d'Europe et les Potamochères, qui est à peine indiqué chez les Phacochères“. „Cette encoche sert de logement à un cordon graisseux qui borde antérieurement le masséter, faisant l'office de coussin amortisseur et de lubrifiant pour la mastication“. Wie mir Herr Dr. GRÜNBERG (Wien) freundlicherweise mitteilte, ist bei Hausschweinen in der Orbita außer der Tränendrüse auch die Harder'sche Drüse und eine Nickhautdrüse entwickelt (siehe PRINCE, DIESEM, EGLITIS & RUSKELL 1960). Sie liegen infralateral der Orbita. Ihr fettiges Sekret dient zum Anfeuchten der rudimentären Nickhaut. Damit und durch den histologischen Bau ist der Drüsenscharakter dieser äußerlich als organoide Fettgewebe wirkenden Organe erwiesen, womit im wesentlichen zwar der Befund, nicht aber die Deutung von MECQUENEM bestätigt wird. Mit dem Antorbitalorgan haben diese Drüsen nichts zu tun, da es sich hier um ein ebenes Drüsengebiet vor dem Auge handelt (SCHAFFER 1940).

Bei *Microstonyx* entspricht der Incisura infraorbitalis an der Innenseite des Jochbogens eine grubenförmige Vertiefung, die gleichfalls an das Vorhandensein einer Drüse denken läßt, doch können über deren Funktion nur Vermutungen geäußert werden. Sicher erscheint jedoch, daß diese Drüse nichts mit dem Kauakt zu tun hat.

Die Incisura infraorbitalis liegt vor dem Processus frontalis des Jugale, der am Ventralrand die caudale Begrenzung der Orbita bildet.

Die knöcherne Umrundung der Orbita ist viel weniger steil als bei *Sus* oder *Potamochoerus*, lediglich bei Hausschweinen kommt es zu einer ähnlichen Position und — wie schon erwähnt — zur Bildung eines deutlichen Sulcus infraorbitalis. Die Orbita ist im Vergleich zu *Microstonyx major* nur wenig nach hinten verschoben, was bereits aus der auf S. 548 gegebenen Relation zwischen Fazial- und Gehirnschädel hervorgeht.

Der Proc. zygomaticus des Squamosum läuft median in die Crista temporalis aus, die nicht wie bei *Sus*, *Potamochoerus* und auch bei *Microstonyx major* in den Nackenkamm übergeht und damit zugleich die Begrenzung der Nackenfläche bildet. Auch bei *Hyotherium palaeochoerus* verlaufen beide Knochenkämme getrennt. Die Crista temporalis endet bei *Microstonyx antiquus*, ohne den Nackenkamm erreicht zu haben.

Die Fossa glenoidalis bildet eine querstehende Rolle, die in transversaler Richtung konkav gekrümmmt ist. Eine tiefe Furche trennt sie von der Hinterhauptsschuppe bzw. dem kräftigen, knopfförmig ausgebildeten Proc. mastoideus. Diese Furche ist viel stärker ausgeprägt als bei *Sus* und entspricht damit *Microstonyx major*. Eine gewisse Ähnlichkeit mit *Phacochoerus* ist vorhanden.

Die Gaumenfläche wirkt gemäß der relativ kurzen Schnauze recht breit. Der knöcherne Gaumen ist oral, im Bereich der Foramina incisiva und caudal, hinter den M³ beschädigt bzw. weggebrochen, so daß über Lage und Ausbildung der genannten Foramina nichts ausgesagt werden kann. Die Lage der Choanenöffnung und der Ansatz des Pterygoidfortsatzes entsprechen weitgehend *Potamochoerus*. Der Gaumen ist in der vorderen Hälfte in der Längserstreckung und auch transversal leicht konkav gekrümmmt und läßt im vorderen Drittel (hinter dem For. incisiva) deutliche Querrillen erkennen (Abb. 6). Die Gaumenfläche ist im Bereich der Prämolaren breiter als zwischen den Molaren und erreicht die größte Breite zwischen den P¹. Sie erinnert damit im Umriß entfernt an Hausschweine ohne, daß es jedoch zu einer Divergenz der Zahnreihen oder einer Gaumenaufbiegung (Simognathie) kommt. Das Foramen palatinum liegt wie bei *Hyotherium palaeochoerus* auf der Höhe der M²/M³-Grenze und weicht dadurch sowohl von *Microstonyx major*, als auch *Potamochoerus* und *Sus* ab. Der prämaxillare Anteil ist gleichfalls hyotherin und ist gegenüber den Maxillaria etwas abgesenkt. Reste der Naht zwischen Prämaxillare und Maxillare sind an der Ventralseite lateral noch sichtbar.

Von der Schädelbasis ist mit Ausnahme eines isolierten Bruchstückes, das Reste des Basioccipitale, Sphenoid und Pterygoid umfaßt, der stark beschädigten Bulla, dem Ansatz der Proc. paroccipitales und Teilen der Condyli occipitales nichts erhalten. Größe und Gestalt der spongiosen Bulla tympani sind weitgehend potamochoerid, was auch für die breite Anlagerungsfläche für die Proc. paroccipitales gilt. Allerdings weicht der stark knopfförmig entwickelte Proc. mastoideus von *Potamochoerus* ab. Bemerkenswert ist, daß bei *Microstonyx major* die Bulla tympani bedeutend kleiner ist und dadurch eher an

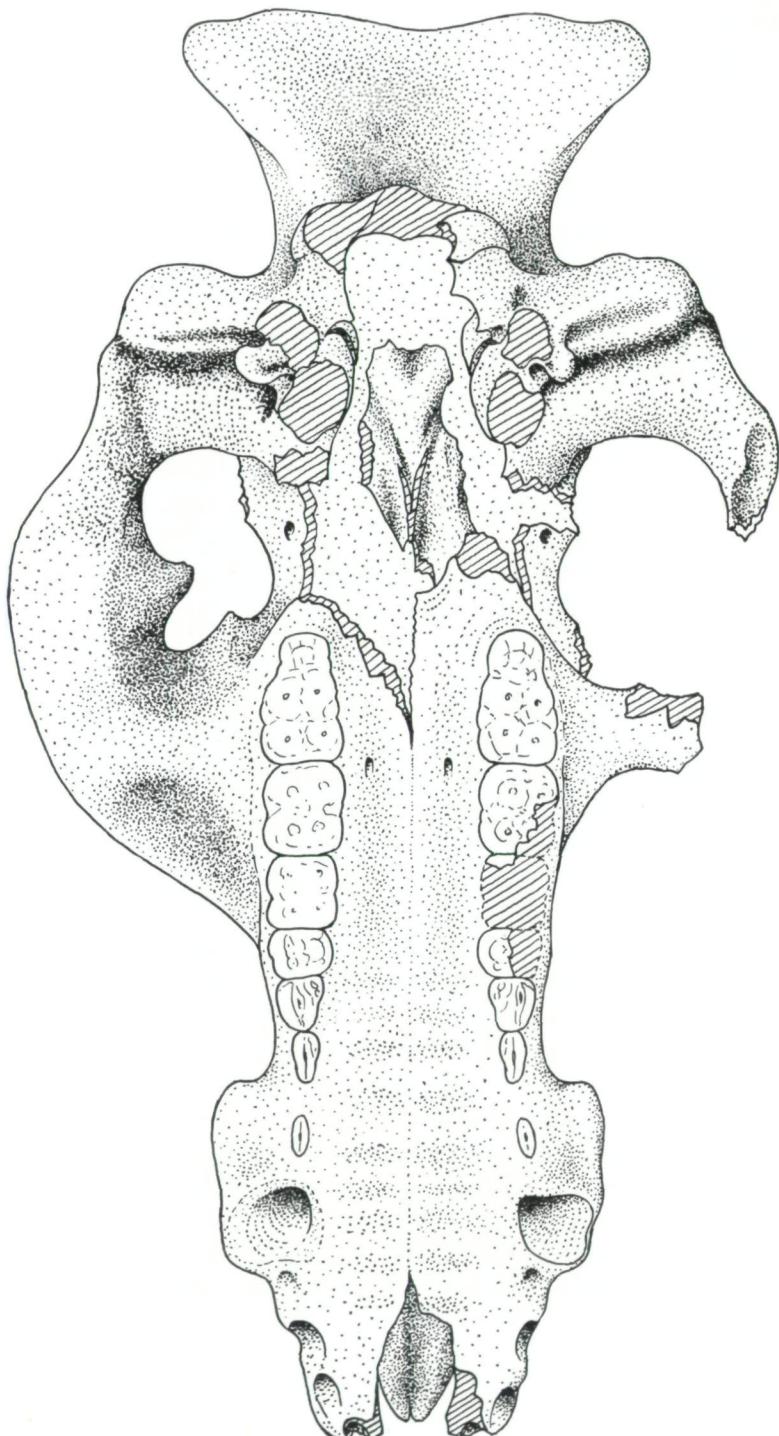


Abb. 6. *Microstonyx antiquus* (KAUP) aus Stratzing. Schädel von ventral. Bruchstellen schraffiert. $\frac{3}{5}$ nat. Größe.

Phacochoerus erinnert. Das Petrosum weicht morphologisch deutlich von *Sus* und *Phacochoerus* ab. Leider liegen keine Vergleichsobjekte von *Potamochoerus* und *Hylochoerus* vor.

Taxonomische und phylogenetische Stellung von *Microstonyx*

Wenn der oben beschriebene Schädel auch bisher stets als *Microstonyx antiquus* bezeichnet wurde, so sind doch einige Bemerkungen über die spezifische und generische Zugehörigkeit notwendig, wie auch im Zusammenhang mit dem Vergleich mit anderen Gattungen eine Diskussion der phylogenetischen Stellung wünschenswert erscheint.

Diese Vergleichsstudien wurden — abgesehen von dem im Originalmaterial vorliegenden fossilen und rezenten Suiden — durch die monographische Bearbeitung von *Microstonyx major* durch TROFIMOV (1954) erleichtert.

Die Art *Microstonyx antiquus* beruht auf Unterkieferresten, die durch KAUP (1833) als *Sus antiquus* beschrieben wurden. Eine Beschreibung des Lectotypus (Mandibel dext. von Eppelsheim), der Paratypen und der Hypotypoide hat erst kürzlich HÜNERMANN (1968) gegeben. Der Lectotypus entspricht dem sog. ♀ Individuum bei KAUP (1859), das jedoch, wie bereits STEHLIN (1899) vermutete, ein ♂ ist. Dies wird bestätigt durch die sog. ♂ Mandibel (KAUP 1859, Tf. IV, Fig. 2 und Tf. V), die mit STEHLIN (1899) einem ♀ Individuum zuzuordnen ist, deren Caninen allerdings disloziert eingesetzt sind, wie ich mich an Hand des Originals überzeugen konnte (vgl. auch HÜNERMANN 1968: 46). Somit ist nur eine indirekte Beweisführung für die Zugehörigkeit des Schädels zu *M. antiquus* möglich.

Außer dem Schädel liegen aus den Schottergruben von Stratzing noch zwei Unterkieferreste vor, die zweifellos auf *Microstonyx antiquus* zu beziehen sind. Ein Mandibelfragment mit den P_4 - M_3 konnte bereits im Jahre 1948 über Vermittlung durch das NÖ.-Landesmuseum begutachtet werden. Der Rest umfaßt nur den dorsalen Teil des Ramus horizontalis und reicht vom Beginn des aufsteigenden Astes bis in den Bereich der Symphysenansatzes, der unterhalb des (weggebrochenen) P_2 begonnen haben dürfte.

Der zweite, etwas vollständigere Rest aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien (Geol.-Paläont. Abt. No. 286/1957) umfaßt praktisch die ganze Symphyse und den Ramus horizontalis dext. Vom Gebiß sind I_{1-2} sin. et dext., C sin. und P_3 - M_3 erhalten (Abb. 7). Der C inf. sin. ist auf der Höhe der Alveole abgebrochen. Ansatz und Länge der Symphyse sowie der kurze Abstand zwischen dem P_3 und dem C inf. lassen erkennen, daß hier nicht eine langsnauzige Form wie *M. major*, sondern eine kurznauzige Art, nämlich *M. antiquus* vorliegt. Dies wird auch durch den Bau des P_4 und des M_3 sowie durch die Dimensionen bestätigt, die allerdings hinter denen des Schädels zurückbleiben. Damit war zwar die Zugehörigkeit der Mandibelreste zu *M. antiquus* gesichert, nicht jedoch die des Schädels. Die Zuordnung des Schädels zu *M. antiquus* ist jedoch durch folgende Kriterien sichergestellt: Der Schädel zeigt nämlich neben verschiedenen morphologischen Übereinstimmungen mit

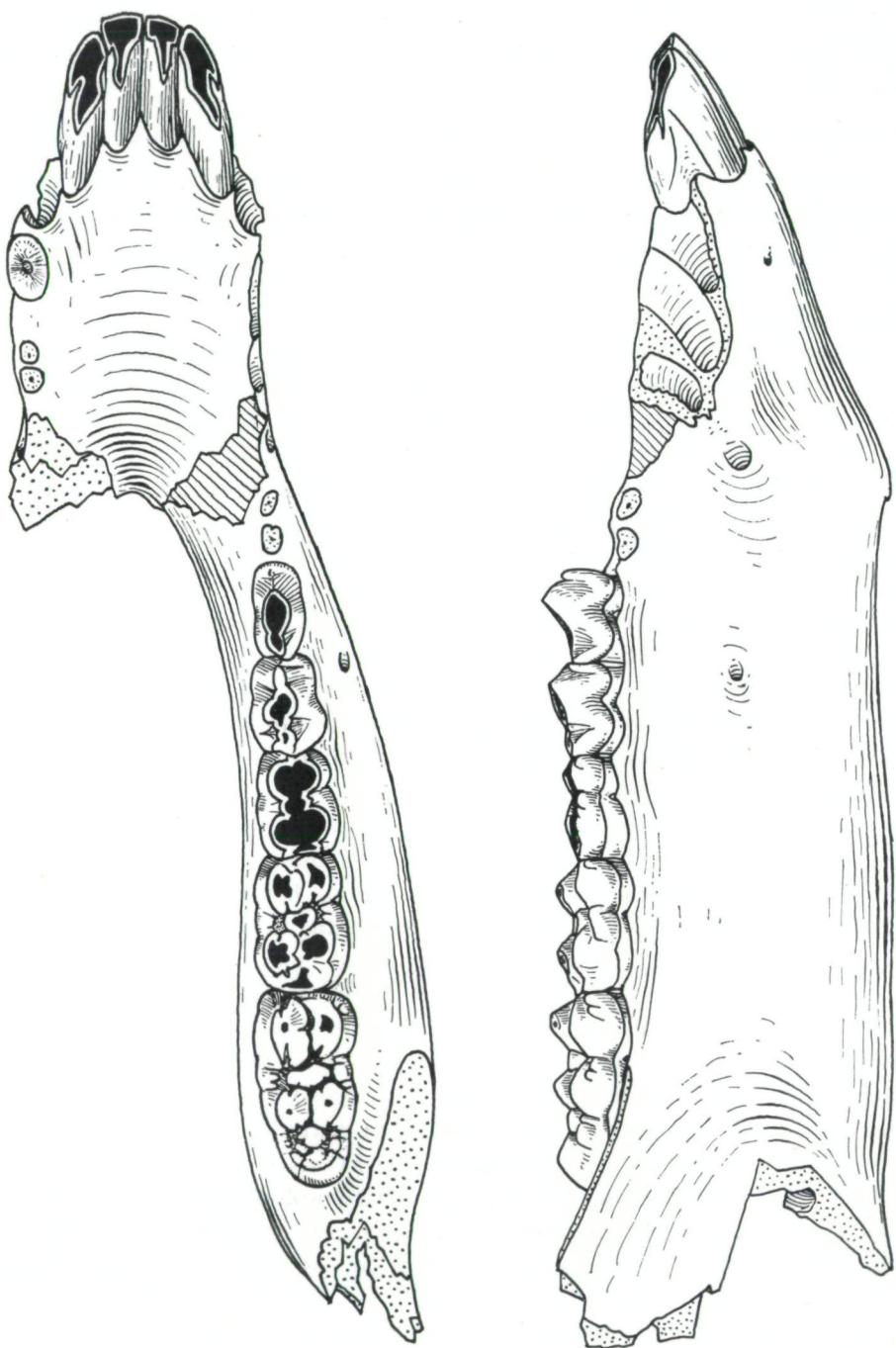


Abb. 7. *Microstonyx antiquus* (KAUP). Unterkiefer aus Stratzing (NHM Wien, Geol.-Paläont. Abt. 286/1957) mit I_{1-2} sin. et dext., P_3-M_3 dext. Oben: Aufsicht, unten: Außenansicht. Beachte relativ kurze Symphyse. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.

Microstonyx major, bemerkenswerte Unterschiede, wie sie bereits aus dem Bau der Mandibel ersichtlich werden. Zu diesen Unterschieden zählen vor allem die kürzere Symphyse, ein kürzeres Diastema und das Vorhandensein eines gut entwickelten P_1 . Gleches gilt für den Schädel aus Stratzing, dessen Fazialschädel und Diastema deutlich kürzer sind als jene von *Microstonyx major* und bei dem die P^1 gut entwickelt sind. Dazu kommen noch die für *Microstonyx antiquus* kennzeichnenden, enormen Dimensionen. Bestätigt wird die Zugehörigkeit zu *Microstonyx antiquus* auch noch durch die Begleitfauna. Aus dem Bereich des Hollabrunner Schotterkegels (zu dem auch die Restschotter von Stratzing gehören) und von Stratzing selbst sind bisher nur pannonische Säugetierfaunen vom Eppelsheim-Typ bekannt geworden. Pikermi-Elemente fehlen aus dem Pannon der Molassezone. Funde von solchen Arten (z. B. *Diceros pachygnathus*, *Gazella „deperdita“*) sind bis jetzt vereinzelt aus dem (? jüngeren) Pannon des Wiener Beckens bekannt geworen. Im Südburgenland und in Ungarn macht sich der Einfluß der Steppe durch etwas vermehrte Auftreten von Pikermi-Elementen stärker bemerkbar.

Auf Grund obiger Argumente ist die spezifische Zugehörigkeit einwandfrei erwiesen und zugleich der Artname *antiquus* zutreffend. Eine nur subspezifische Abtrennung von *M. major* oder gar eine Zuordnung zu dieser Art, wie sie in der Literatur verschiedentlich geäußert wurde (ARAMBOURG & PIVETEAU 1929), ist auf Grund obiger Merkmalsunterschiede abzulehnen. *Sus antiquus* KAUP (1833) besitzt vor den weiteren Arten der Gattung *Microstonyx* („*Sus*“ *major* GERVAIS [1848–52] = *erymanthius* ROTH & WAGNER [1854] und *choeroides* POMEL [1848]) die Priorität.

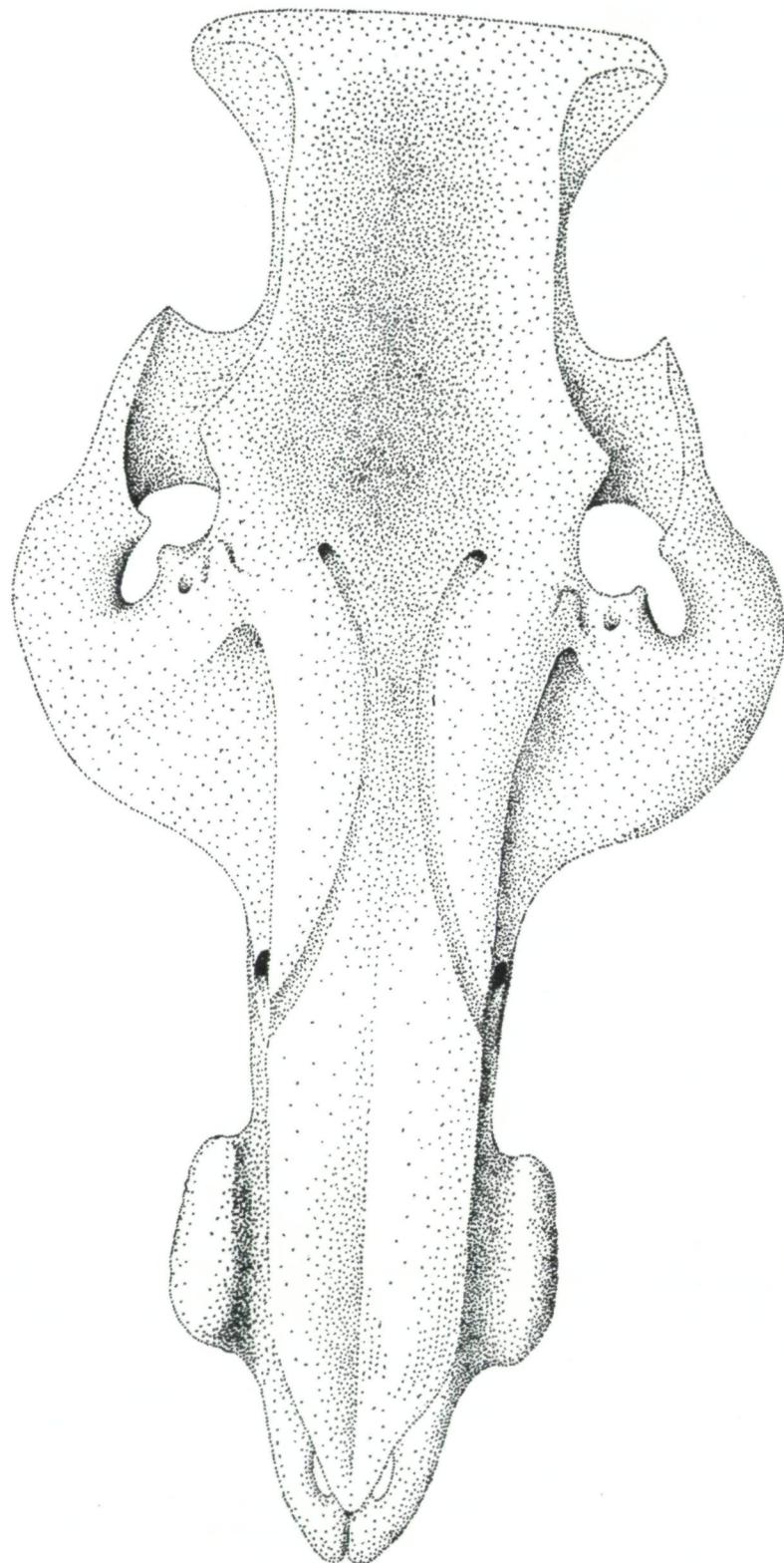
Wie steht es nun mit der generischen Zuordnung; ist „*Sus*“ *antiquus* ein Angehöriger dieser Gattung?

Die Gattung *Microstonyx* wurde 1926 von PILGRIM für die *Sus major erymanthius*-Gruppe auf Grund der kleinen, verrucosen Caninen und der stark verlängerten Schnauze errichtet. PILGRIM hat weiters die Arten *choeroides* und *antiquus* diesem Genus zugeordnet. Diese Auffassung wird auch gegenwärtig allgemein vertreten, indem auch TROFIMOV neuerdings „*Sus*“ *choeroides* als Angehörigen von *Microstonyx* ansieht (siehe HÜNERMANN 1968: 48), nachdem er (1954) diese Art noch zur Gattung *Hyotherium* stellte.

Das Calvarium aus Stratzing ermöglicht nunmehr einen viel eingehenderen Vergleich mit anderen Suiden und damit auch entsprechend gesicherte Aussagen über die phyletische Position von *M. antiquus*.

Wie bereits aus der Beschreibung hervorgeht, sind sowohl Übereinstimmungen mit *Microstonyx (major)* als auch mit *Hyotherium* vorhanden, die eine Diskussion der generischen Zugehörigkeit notwendig machen.

Typus-Art der Gattung *Microstonyx* ist *M. major* (= *erymanthius*). PILGRIM trennte diese Suiden „on account of their small verrucose male lower canines and the exceptional elongation of their snout“ als eigenes Genus ab. TROFIMOV (1954) ergänzte diese Diagnose, die hier nur verkürzt wiedergegeben sei, an Hand von *M. major* aus Südrussland: Sehr große Suiden; Schädel mit



breiter Stirnfläche und hohem Hinterhaupt, Orbitae klein und weit nach hinten verschoben, Jochbogen stark verbreitert, Unterrand in der Höhe des M³ oder darunter, Alveolarcristae fast immer stark entwickelt; I³ reduziert, C sup. klein, P¹ meist fehlend, Diastema zwischen C sup. und P² lang, C inf. klein und verrucos, M^{3/3} mit langem Talon(id).

Für den Suiden aus Stratzing treffen die wesentlichsten Merkmale der Diagnose allerdings nicht zu. Die Schnauze ist nicht verlängert, der Abstand zwischen C sup. und P² dementsprechend bedeutend kürzer und die C sup. sind normal entwickelt, wie aus den großen Alveolen hervorgeht. Der Querschnitt des C inf. ist nicht, wie bereits STEHLIN (1899: 249) bemerkt, typisch verrucos, sondern eher „von sehr gemäßigt scrofischer Form“ (vgl. auch HÜNERMANN 1968: 45 und Abb. 47). An der Mandibel aus Stratzing, die von einem weiblichen Individuum herrührt, ist die Krone des C inf. sin. abgebrochen (s. o.). Der Zahnquerschnitt ist an der Bruchfläche oval, läßt also weder einen verrucosen noch scrofischen Typ erkennen. Der Zahn selbst war, nach der Alveole (dext.) zu schließen — wie allgemein bei ♀♀ — bewurzelt.

Die Orbitae sind kaum nach hinten verschoben, das Hinterhaupt ist nur mäßig erhoben, die Nackenfläche fällt nicht senkrecht ein¹⁾, die wohl stark verbreiterten Jochbögen reichen nicht so stark herab wie bei *M. major*.

Übereinstimmung mit *Microstonyx major* besteht somit lediglich in folgenden Merkmalen (s. Abb. 3 c, 4 c und 8):

1. Größe
2. Flache und breite Stirnfläche
3. Stark verbreiterte Jochbögen
4. Alveolarcristae stark entwickelt
5. M^{3/3} mit langem Talon(id).

Ein Vergleich mit *Hyotherium palaeochoerus* zeigt, daß zwar mehr Merkmale gemeinsam sind, diese jedoch im wesentlichen als primitive (symplesiomorphe) Merkmale gewertet werden müssen (s. Abb. 3 a, 4 a und 9):

1. Kurze Schnauze
2. Konkaves Schädelprofil
3. Gut entwickelte P¹
4. Kräftige, bewurzelte C sup.
5. Alveolarcristae stark entwickelt
6. Jochbogen stark verbreitert
7. Incisura infraorbitalis ausgeprägt
8. I³ „normal“ entwickelt.

¹⁾ Wie bereits oben erwähnt, ist die von TROFIMOV (1954, Fig. 1) gegebene Rekonstruktion des Schädels von *M. major*, die auch bei GROMOVA (1962, Fig. 459b) reproduziert ist, nicht korrekt.

Abb. 8. *Microstonyx major* (GERVAIS) aus dem Alt-Pliozän. Rekonstruktion des Schädels, Dorsalansicht. $\frac{3}{5}$ nat. GröÙe.

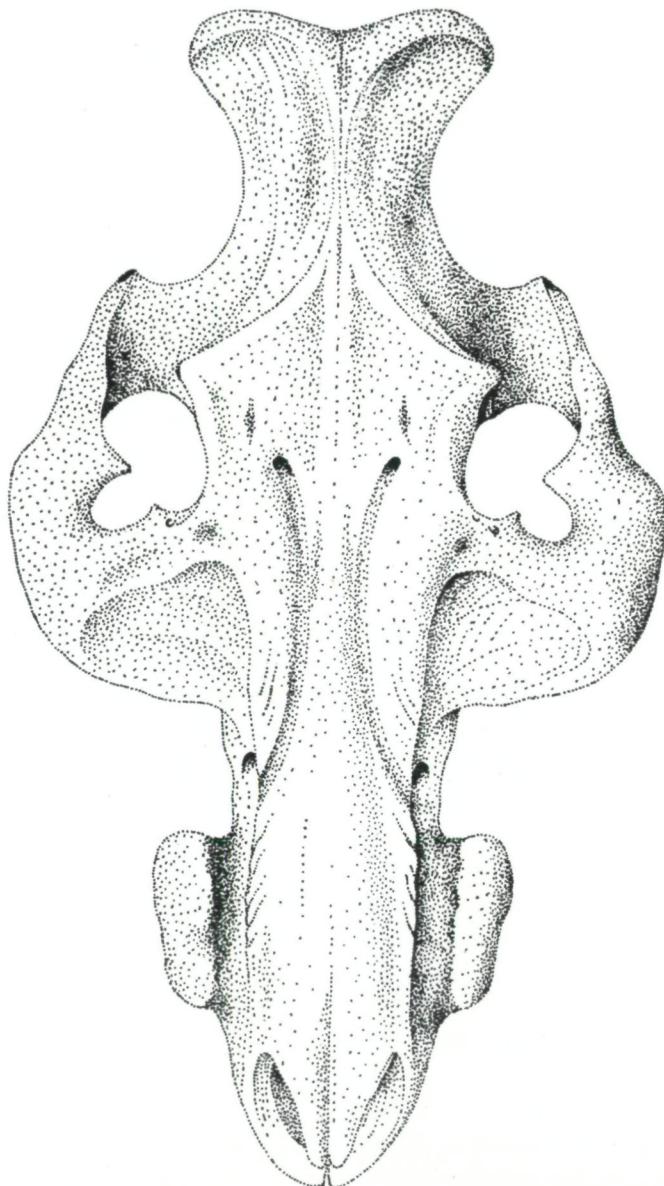


Abb. 9. *Hyotherium palaeochoerus* (KAUP) aus dem Alt-Pliozän. Rekonstruktion des Schädels, Dorsalansicht. $\frac{3}{5}$ nat. Größe.

Damit ist zwar indirekt die nahe morphologische Verwandtschaft mit *Hyotherium* zum Ausdruck gebracht, ohne daß die Frage nach der generischen Zugehörigkeit entschieden ist. Die Unterschiede gegenüber *Hyotherium palaeochoerus* (größere Dimensionen, breite Stirnfläche, längeres $M^3/3$, Talon[id]) betreffen praktisch fast durchwegs evolvierte Merkmale und sind nur zum Teil allometrisch bedingt. Es sind allerdings keine grundsätzlichen Differenzen,

sondern nur graduelle Unterschiede. Während für den Phylogenetiker auf Grund der morphologischen Übereinstimmung die Formen *Hyotherium*, „*Sus*“ *antiquus* und *Microstonyx major* als Angehörige einer Spezialisationsreihe gedeutet werden können, die zugleich einer Stufenreihe entspricht, ergibt sich für den Taxonomen die Frage, ob „*Sus*“ *antiquus* zu *Hyotherium* oder zu *Microstonyx* gestellt werden soll.

Die allein für *Microstonyx major* typischen Merkmale (verlängerte Schnauze, nach hinten verschobene Orbitae, Reduktion des Vordergebisses) fehlen bei „*Sus*“ *antiquus* völlig, die übrigen, bisher als gattungstypisch angenommenen Eigenheiten (stark verbreiterte Jochbögen und kräftige Alveolarcristae), zu denen auch die ausgeprägte Incisura infraorbitalis kommt, sind fast durchwegs bereits bei *Hyotherium* (z. T. in etwas abgeschwächter Form) vorhanden. Somit bleiben nur die absolute Größe, die breite Stirnfläche und das breitere M^3 Talon sowie sonstige geringfügige Unterschiede im Bau der Backenzähne übrig (z. B. P_4 , Basalelemente der Molaren; vgl. HÜNERMANN 1968). Da damit jedoch der von der *Hyotherium palaeochoerus*-Linie abweichende und mit *Microstonyx major* übereinstimmende „trend“ aufgezeigt ist, ist „*Sus*“ *antiquus* nicht als Angehöriger von *Hyotherium*, sondern als *Microstonyx* zu klassifizieren. *Hyotherium palaeochoerus*, die zum Vergleich herangezogene altpliozäne Art, ist morphologisch wiederum eng mit dem miozänen *Hyotherium soemmerringi* verbunden, so daß kein Zweifel über die generische Zugehörigkeit besteht. *Hyotherium palaeochoerus* und *M. antiquus* sind Zeitgenossen, die sich allerdings im Vorkommen und in der Lebensweise unterschieden haben (s. u.).

Damit ist nichts über die taxonomische Stellung von „*Sus*“ *choeroides* aus dem jüngsten Miozän (? ältestes Pliozän)¹⁾ der Toskana ausgesagt, doch scheint diese Art in mancher Hinsicht spezialisierter zu sein als *M. antiquus*.

Auf eine Diskussion dieser Frage wurde in diesem Rahmen schon deshalb verzichtet, da diese Art von K. A. HÜNERMANN eingehend bearbeitet wurde, deren Ergebnisse jedoch bei Abfassung dieses Manuskriptes noch nicht publiziert waren und da mir kein Originalmaterial vorliegt²⁾.

Mit der Zuordnung von „*Sus*“ *antiquus* zu *Microstonyx* ist auch die Frage nach der generischen Selbständigkeit von *Microstonyx* positiv entschieden. Gleichzeitig sind damit auch die von PILGRIM (1926), TROFIMOV (1954) und

¹⁾ „*Sus*“ *choeroides* findet sich in den unteren Schichten der Kohlenserie von Baccinello zusammen mit *Oreopithecus*, *Paludotona*, *Antilope gracillima* und *A. haupti*. Erst in den hangenden, durch eine Schichtlücke getrennten Partien folgt *Hipparrison* und *Hyotherium palaeochoerus* (LORENZ 1968). Daher ist ein jüngstmiozänes Alter für „*Sus*“ *choeroides* nicht auszuschließen.

²⁾ Die Reste von „*Sus choeroides*“ aus dem Pannon des Wiener Beckens gehören zu *Hyotherium palaeochoerus* (THENTIUS 1954). In der nach Abschluß des Manuskriptes erschienenen Arbeit von HÜNERMANN (1969) wird „*Sus*“ *choeroides* von diesem wegen der kleineren C inf., der Molarenproportionen und des $M_3 +$ Talonides zu *Microstonyx* gestellt. Diese Art erweist sich durch diese Merkmalskombination als fortschrittlicher als *M. antiquus*.

HÜNERMANN (1968) gewonnenen Ergebnisse bestätigt. Allerdings trifft weder die durch PILGRIM (1926) gegebene Gattungsdiagnose noch die Diagnose von TROFIMOV (1954) zu. Als Diagnose der Gattung *Microstonyx* sei daher vorgeschlagen: Meist großwüchsige Suiden, Schädel mit konkaver Profillinie, breiter, flach bis leicht konkaver Fronto-Parietalfläche ohne Sagittalkamm, proximal stark verbreiterten Jochbögen, ausgeprägter Incisura infraorbitalis, kräftigen Alveolarcristae, M³ mit langem Talon(id). P₄ mit zweihügeliger Hauptspitze, Tendenz zur Verlängerung der Schnauze, zur Reduktion des Vordergebisses und zur Verschiebung der Orbitae nach hinten oben vorhanden.

Differentialdiagnose für *Microstonyx antiquus*: Art der Gattung *Microstonyx* mit kurzer Schnauze, kräftigen, wurzellosen C sup. und vollständig entwickeltem Vordergebiss, Fronto-Parietalfläche nur mäßig verbreitert, Orbitae nicht nach hinten verschoben. Mandibelsymphyse kürzer und Ramus ascendens mandibulae etwas niedriger als bei *M. major*.

Mit der taxonomischen und phyletischen Position von *Microstonyx antiquus* sind aber noch weitere Fragen verknüpft. Sie betreffen die Selbständigkeit von *Dicoryphochoerus* und die Zuordnung der Gattung *Microstonyx* zu den Suinae, die zuletzt von MOTTL (1966) und HÜNERMANN (1968) diskutiert wurden.

Die Gattung *Dicoryphochoerus* wurde gleichfalls von PILGRIM (1926: 7) aufgestellt. Die Typus-Art ist nach PILGRIM *Sus titan* LYDEKKER (1884) aus dem Mittel- bis Jung-Pliozän (Dhok Pathan; vgl. COLBERT 1935). Da — wie auch AZZAROLI (1954) feststellt — die Zugehörigkeit der übrigen *Dicoryphochoerus*-Arten zu dieser Gattung nicht ganz gesichert erscheint¹⁾, sei der Vergleich auf *D. titan* beschränkt, von dem auch der Schädel bekannt ist (LYDEKKER 1884, PILGRIM 1926). Das Hinterhaupt von *Dicoryphochoerus titan* ist zwar relativ hoch, doch weichen Profillinie, Stellung der Nackenfläche, Ausbildung der Schläfenregion und der Alveolarcristae sowie vor allem die der Jochbögen völlig vom *Microstonyx*-Typ ab. Dies gilt auch für die Incisiven. Diese Unterschiede sind derart gravierend und von den bei *Hyotherium* und *Microstonyx* feststellbaren „trends“ völlig verschieden²⁾, daß weder an eine Ableitung der Gattung *Microstonyx* vom *Dicoryphochoerus*-Stamm noch an eine nähere Verwandtschaft zu *Dicoryphochoerus* zu denken ist, wie sie etwa von PEARSON (1928: 75) auf Grund von Kieferresten aus dem Alt-Pliozän Chinas vermutet worden war. *Dicoryphochoerus (titan)* ist nach AZZAROLI (1954)

¹⁾ Eine Revision von *Dicoryphochoerus* ist durch das Paläontologische Institut der Universität München im Gange.

²⁾ Die von TROFIMOV (1954) angenommene Gleichaltrigkeit der ältesten „*Dicoryphochoerus*“-Arten (z. B. „*D.*“ *chisholmi*, „*D.*“ *haydeni* und „*D.*“ *instabilis*) trifft allerdings nicht zu, da der Chinji-Horizont nicht mit dem Alt-Pliozän (= Pannon), sondern mit dem Jung-Miozän zu parallelisieren ist (vgl. THENIUS 1959). Wie HUSSAIN (1969) zeigen konnte, sind die angeblich (COLBERT 1935) aus dem Chinji-Horizont stammenden Hipparrionen wesentlich evoluerter als *H. nagriensis* aus dem Nagri und daher, wie bereits DEHM vermutete, ortsfremd. Sie stammen aus dem Dhok Pathan. Dadurch bestätigt sich die auf Grund der übrigen Säugetierfauna gewonnene Parallelisierung.

die Endform einer eigenen Linie und nicht Verbindungsglied zur Gattung *Sus*. Damit ist jedoch weiters zum Ausdruck gebracht, daß aus der Gebißevolution nicht unbedingt auf die Phylogenetese geschlossen werden kann (vgl. THENIUS 1969). Nach den morphologischen Merkmalen im Bau des Schädels und des Gebisses kann vielmehr kein Zweifel darüber bestehen, daß *Microstonyx* vom *Hyotherium*-Stamm abzuleiten ist (THENIUS 1950), womit auch die Auffassung von TROFIMOV (1954) bestätigt ist. Weiters ist damit auch der seinerzeit von STEHLIN (1899/1900) geäußerten Vermutung einer afrikanischen Herkunft der „*Sus*“ *antiquus-major-erymanthus*-Gruppe weitgehend der Boden entzogen. Hyotheriinen sind zwar auch aus dem afrikanischen Miozän bekannt geworden (*Potamochoerus* (?) sp. bei HOOIJER 1963 = *Hyotherium* sp.), doch ist dieser Stamm mit *Hyotherium soemmerringi* — *palaeochoerus* im Jungtertiär Europas endemisch.

Mit der Annahme der Ableitung von *Microstonyx* von *Hyotherium* ist jedoch durchaus nichts über etwaige, innerhalb der Gattung *Microstonyx* zu unterscheidende Linien ausgesagt. Wenn auch *Microstonyx antiquus* eher als altpannonische und das typische *M. major* (Pikermi) als jungpannonische Art bezeichnet werden kann, so dürften sich die beiden Arten in der Lebensdauer doch zeitlich überdeckt haben (z. B. *M. major* aus dem Mäot von Grebeniki). Es sind daher — auch unter Berücksichtigung von „*Sus*“ *choeroides* — im Alt-Pliozän mindestens zwei Linien innerhalb des Genus *Microstonyx* zu unterscheiden, von denen die *antiquus*-Linie die primitivere, die zu *M. major* führende die spezialisiertere war.

Nach unserer bisherigen Kenntnis ist der *Microstonyx*-Stamm im Pliozän, ohne Nachkommen hinterlassen zu haben, ausgestorben. Es lassen sich weder *Potamochoerus* und *Hylochoerus* noch *Phacochoerus* ableiten. Gegen derartige phylogenetische Beziehungen sprechen zahlreiche morphologische Merkmale (z. B. Fehlen der Incisura infraorbitalis und Ausbildung der Orbitae, Gebiß-Morphologie und abweichende Reduktionstendenz). Einzelne Übereinstimmungen und Ähnlichkeiten sind zumeist funktionell bedingt (Verlängerung der Schnauze, Verlagerung der Orbitae, Verbreiterung der Stirnfläche und des Jochbogens).

Die für *Microstonyx* typische Merkmalskombination erübrigert einen Vergleich mit weiteren, bisher nicht oder nicht weiter erwähnten Suiden-Gattungen, wie (*Pro-*)*Palaeochoerus*, *Chleuastochoerus*, *Propotamochoerus*, *Celebochoerus*, *Conohyus*, *Tetraconodon*, *Sivachoerus*, *Bunolistriondon* (= „*Kubanochoerus*“), *Listriodon*, *Lophochoerus*, *Hyosus*, *Hippohyus*, *Sus* (einschließlich *Porcula*) und *Babyrousa* sowie die fossilen *Phacochoerinen*.

Bevor jedoch auf den vermutlichen Lebensraum, Vorkommen und Lebensweise von *M. antiquus* eingegangen sei, noch einige Bemerkungen zur taxonomischen Gliederung der Suidae.

Innerhalb der rezenten Suiden werden — sofern überhaupt — bis zu drei Unterfamilien unterschieden, indem außer den Suinae, gelegentlich die Pha-

cochoerinae (VAN HOEPEN 1932) mit *Phacochoerus aethiopicus*¹⁾, dem afrikanischen Warzenschwein (z. B. VIRET 1961) und die Babirussinae mit *Babyrousa babirussa*, dem Hirscheber von Celebes (HILZHEIMER & HECK 1925) als eigene Subfamilien abgetrennt werden. So nimmt auch HALTENORTH (1963) keine weitere Gliederung vor. Meist werden alle rezenten Suiden zur Unterfamilie der Suinae vereint, also auch *Babyrousa* und *Phacochoerus* (SIMPSON 1945, GROMOVA 1962), indem vor allem die bei den ♂ Individuen wurzellosen und meist nach außen gedrehten Maxillarcaninen und der gegenüber dem „Hirn“-schädel verlängerte Fazialschädel als wesentliche Merkmale gewertet werden. Lediglich VAN HOEPEN (1932) zieht die Zahnkronenhöhe heran und klassifiziert die Suiden mit brachyodonten und bunodonten Molaren als Suinae, jene mit hypsodonten Molaren als Phacochoerinae.

Diese Gliederung ist zweifellos berechtigt, da *Phacochoerus* noch durch andere Merkmale von den übrigen Suiden abweicht und auch nicht durch Übergangsformen mit diesen verknüpft ist. Vermeintliche fossile Ahnenformen (z. B. *Sus falconeri* aus Südasien) sind Parallelentwicklungen im Gebiß, während die meist als (morphologisches) Bindeglied zwischen *Potamochoerus* und *Phacochoerus* gedeutete rezente Gattung *Hylochoerus* nur ein spezialisierter Angehöriger der Flusschweine (*Potamochoerus*-Gruppe) und demnach in völlig anderer Richtung spezialisiert ist (s. EWER 1958).

Aber auch *Babyrousa* unterscheidet sich morphologisch beträchtlich von den übrigen Suiden (schwache Rüsselscheibe, primitives Backengebiß, Stellung und Ausbildung der C sup.). Diese morphologischen Unterschiede dokumentieren die frühzeitige Abspaltung und rechtfertigen die taxonomische Abtrennung als eigene Unterfamilie (Babyrousinae).

Die Gliederung der fossilen Suiden erfolgt nicht weniger uneinheitlich. Hier sind bis zu sieben Unterfamilien unterschieden worden (Hyotheriinae, Listriodontinae, Tetraconodontinae, Suinae, Kubanochoerinae, Phacochoerinae, Sanitheriinae; vgl. SIMPSON 1945 mit fünf, VIRET 1961 mit sechs Subfamilien, die nur zum Teil übereinstimmen). Wertet man die durch COLBERT (1935) unterschiedenen Gruppen indischer Suiden als Unterfamilien, so kommt noch eine weitere für *Lophochoerus* hinzu. Wenn auch in diesem Rahmen keine Revision der Suidae beabsichtigt ist, so erscheint der Versuch einer möglichst natürlichen Gliederung schon im Hinblick auf die Zuordnung der Gattung *Microstonyx* notwendig.

Von *Lophochoerus*, *Diamantohyus* und *Sanitherium* (= „*Xenochoerus*“, s. THENIUS 1956) ist die Dokumentation noch zu dürftig, um definitive Aussagen zuzulassen. Dennoch erscheint für *Sanitherium* die Zugehörigkeit zu den Tayassuiden eher wahrscheinlich als zu den Suiden. *Lophochoerus* und *Diamantohyus* werden mit SIMPSON (1945) als inc. sed. angesehen.

Die übrigen fossilen Suiden lassen sich auf folgende fünf Unterfamilien verteilen:

¹⁾ ARAMBOURG (1947) rechnet auch *Hylochoerus* zu den Phacochoerinen, was jedoch nicht richtig ist (s. u.).

Hyotheriinae mit *Palaeochoerus*, *Propalaeochoerus*, *Hyotherium*, *Chleuastrochoerus* und *Microstonyx*,

Listriodontinae mit *Bunolistriodon* (= „*Kubanochoerus*“ GABUNIA 1960, = „*Libycochoerus*“ ARAMBOURG 1961, s. ARAMBOURG 1963), *Listriodon* und *Schizochoerus*,

Tetraconodontinae mit *Conohyus*, *Tetraconodon* und *Sivachoerus* (s. PILGRIM 1926),

Suinae mit *Propotamochoerus* (= *Nyanzachoerus*), *Potamochoerus* (= „*Ectopotamochoerus*“) *Potamochoeroides*, *Mesochoerus* (= „*Omochoerus*“, „*Promesocherus*“), *Hylochoerus* und *Celebochoerus*, *Hyosus*, *Sivahyus* und *Hippohyus*, *Dicoryphyopichoerus* und *Sus*,

Phacochoerinae mit *Metridiochoerus* (= ? „*Tapinochoerus*“ = *Kolpochoerus*“ = „*Pronotochoerus*“); *Notochoerus* (= „*Gerontochoerus*“, *Afrochoerus*) und *Phacochoerus* (= „*Stylochoerus*“ = „*Synaptochoerus*“, *Orthostonyx*).

Die Zuordnung einzelner Genera zu bestimmten Unterfamilien erfordert einige ergänzende Bemerkungen. Für „*Kubanochoerus*“ konnte ARAMBOURG (1963) die Identität mit *Bunolistriodon* nachweisen und damit die U-Fam. Kubanochoerinae (GABUNIA 1960) einziehen. *Schizochoerus* aus dem Alt-Pliozän ist ein Angehöriger der Listriodontinae, der allerdings eine eigene Linie repräsentiert (NIKOLOV & THENIUS 1967). „*Promesocherus*“ und „*Ectopotamochoerus*“ aus dem Ältest-Pleistozän Ostafrikas wurden durch LEAKEY (1965) wegen der bewurzelten und nicht hypsodonten Caninen als aberrante Suiden bzw. Angehörige eines seit dem Miozän in Afrika persistierenden *Hyotherium*-Stammes angesehen. Sie beruhen jedoch lediglich auf ♀♂ Individuen von Pota-mochoerinen (s. THENIUS 1969a: 432). Die Gattung *Mesochoerus* hat — sofern sie tatsächlich kongenerisch ist — vor *Omochoerus* die Priorität, *Tapinochoerus* und *Kolpochoerus* sind Synonyma von *Metridiochoerus*, *Gerontochoerus* von *Notochoerus*, während *Synaptochoerus* und *Stylochoerus* auf isolierten M^3 von Phacochoerus-Arten beruhen (ARAMBOURG 1947). *Nyanzachoerus kanamensis* LEAKEY aus dem Villafranchium Ostafrikas ist nach ARAMBOURG (1969) der letzte Vertreter des im Pliozän nach Afrika eingewanderten *Propotamochoerus*-Stammes.

Somit bleibt nur mehr *Microstonyx* über. Angehörige dieser Gattung wurden ursprünglich fast durchwegs auf *Sus* bezogen und das Genus selbst stets zu den Suinae gestellt. Wie aus der obigen Übersicht hervorgeht, betrachte ich *Microstonyx* als Angehörigen der Hyotheriinae. Diese Auffassung sei hier noch kurz begründet. Wohl hat *Microstonyx* im Bau der Unterkiefer-Prämolaren („trend“ zur Hypsodontie), der Molaren (Talon-id der M^3) und der Fazialschädellänge (zumindest bei *M. major*) ein suines Evolutionsniveau erreicht. Durch die völlig von den Suinae abweichende Merkmalskombination und die fließenden Übergänge zu *Hyotherium* erscheint es richtiger, die *Microstonyx*-Arten als Endform des *Hyotherium*-Stammes und damit als evolvierte Angehörige der Hyotheriinae zu klassifizieren, denn als Suinae und damit die Suinae lediglich als Stadium „polyphyletischer“ Entstehung zu bewerten. Die in ein-

zernen Merkmalen vorhandenen Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen (z. B. Verbreiterung des Jochbogens, Verschiebung der Orbitae nach hinten oben, flache, breite Frontoparietalfläche, Reduktionstendenzen im Gebiß: $I^3/3, P^1/1$) mit Vertretern der Suinae sind nur Parallelerscheinungen, die zum Teil funktionell bedingt sind und sich auch bei Angehörigen der Phacochoerinae beobachten lassen. Damit dürfte aufgezeigt sein, daß es innerhalb der Suiden mehrfach zu Parallelerscheinungen gekommen ist, auf die unten noch zurückgekommen sei.

Zur funktionellen Analyse des *Microstonyx*-Schädels

Eine funktionelle Analyse des Schädels von *Microstonyx major* hat bereits TROFIMOV (1954) versucht. *M. antiquus* verhält sich jedoch viel ursprünglicher als *M. major* und gibt dadurch weitere interessante Hinweise auf die funktionelle Bedeutung und damit auf Lebensweise und Lebensraum dieser ausgestorbenen Suiden. Dazu kommen die Untersuchungen über Adaptationerscheinungen an rezenten afrikanischen Suiden durch EWER (1958), ethologische Beobachtungen an wildlebenden Suiden (FRÄDRICH 1965) und nicht zuletzt zahlreiche Studien an Hausschweinen, die sich mit den Domestikationserscheinungen (NATHUSIUS 1864, BAIER 1928, HERRE 1938, KELM 1938, LAMBERTIN 1939) befassen, die angeblich vor allem im Schädelbau zu Parallelen zu *Microstonyx* geführt haben, worauf u. A. PAVLOW (1913) und MECQUENEM (1924) hingewiesen haben. Sie alle haben wesentlich zum funktionellen Verständnis des Suidenschädels beigetragen. Da der knöcherne Bau des Kauapparates und die Bezahlung in einem unmittelbaren Verhältnis zur Kaumuskeldifferenzierung stehen (BIEGERT 1956) und weiters der Rüsselmuskulatur eine entscheidende Rolle an der Formung des knöchernen Schweineschädels zu kommt, erscheint der Schädel der Suiden für eine funktionelle Betrachtung besonders geeignet. So zeigt sich auch bei den Suiden, daß Kiefer- und Hirnabschnitt des Schädels sich im Laufe der Phylogeneze weitgehend unabhängig voneinander entwickeln können, wie dies von anderen Säugetieren bekannt ist (vgl. HOFER 1953).

Mit der funktionellen Analyse des Säugetierschädels haben sich u. A. besonders MATTHEW (1910), WEIDENREICH (1925), MARINELLI (1931, 1938), STARCK (1953) und HOFER (1952, 1953, 1960) befaßt.

Suiden sind primär omnivor; nur innerhalb einzelner Linien kommt es einseitigen herbivoren Ernährungsweise, sei es als Weichpflanzenäser (*Hylochoerus*) oder sei es als Grasfresser (*Phacochoerus*) (MOHR 1960, EWER 1958, FRÄDRICH 1968). Mit dieser Ernährungsweise steht primär der Bau des Backen gebisses und der Mandibel in Korrelation, während der Bau des Schädels noch von verschiedenen weiteren Faktoren beeinflußt wird.

Da bekanntlich bei hochspezialisierten Formen eher eine funktionelle Analyse Erfolg verspricht, so sei von *Microstonyx major* ausgegangen, umso eher als TROFIMOV (1954) eine solche bereits durchgeführt hat. TROFIMOV weist auf die grundsätzlichen Schwierigkeiten hin, die einer funktionellen Analyse fossiler Säugetierschädel entgegenstehen. Die Suiden erscheinen jedoch besonders ge-

eignet für eine solche Analyse, da sich im Bau des Schädelskelettes die funktional bedingte starke Ausbildung der Gesichts- und Nackenmuskulatur wider-spiegelt und die Ausbildung des Gebisses weitere Hinweise gibt. Die progressive Verlängerung des Fazialschädel steht nach TROFIMOV in direktem Zusammenhang mit dem Wühlen, während KOWALEWSKI (1874) die Vergrößerung des Gesichtsschädel mit der Hypsodontie der Backenzähne in Verbindung bringen will. Bei den Suiden erfolgt dieser Prozeß (Gesichtsschädelverlängerung) zweifellos unabhängig davon, wie TROFIMOV hervorhebt. Das beste Beispiel dazu bietet *Microstonyx major* selbst. In Zusammenhang damit erscheint die während der Domestikation auftretende Verkürzung der Schnauze und die Abwinkelung des Oberkiefers zum Gehirnschädel interessant, ist sie doch einer experimentellen Untersuchung zugänglich (vgl. dazu HERRE 1938). Eine Erscheinung, die durchaus nicht mit der im Hausstand (oft) fehlenden Möglichkeit zum Wühlen in Zusammenhang steht, sondern eher konstitutionell bedingt ist, wobei der Ernährung Auslesewirkung zukommt (HERRE 1938). Behalten doch sog. „Hungerformen“ unter den Hausschweinen den phyletisch primitiveren langsnauzigen und nicht dorsalabgeknickten Schädelbau bei. Abgesehen davon, zeigt *Hylochoerus meinertzhageni* einen gut entwickelten und nicht abgeknickten Fazialschädel, obwohl diese Art überhaupt nicht wühlt (MOHR 1942, FRÄDRICH 1968).

Tatsache ist, daß es innerhalb verschiedener Stämme der Suiden unabhängig voneinander zur Fazialschädelverlängerung kommt. So verschiebt sich das Verhältnis von Fazial- zu „Hirn“-Schädel von 80: 100 beim jung-oligozänen *Palaeochoerus* bis zu 230: 100 beim rezenten *Phacochoerus*. *Microstonyx antiquus* liegt mit 145: 100 im Mittelfeld zwischen *Palaeochoerus* und *Sus* bzw. *Potamochoerus* mit Werten ungefähr von 165 bis 195: 100. Diese Art verhält sich damit etwas fortschrittlicher als *Hyotherium palaeochoerus* mit 128: 100, aber wesentlich primitiver als *Microstonyx major* mit 200: 100. Weitere Werte siehe Tabelle I. Es ist allerdings bei diesen Werten zu beachten, daß eine verschiedenen starke Knickung der Schädelachse bzw. eine starke Verschiebung der Augenhöhlen nach hinten zu einer scheinbaren Verkürzung des Hirnschädels führen kann, die etwa bei *Phacochoerus* extreme Werte bedingt. Diese Erscheinung kann jedoch bei der *Microstonyx*-Gruppe weitgehend vernachlässigt werden.

Mit dem Wühlen steht nach TROFIMOV die Verstärkung der Nasalia und Prämaxillaria in Zusammenhang. Der Rüsselknochen (os rostri) dürfte nach STEHLIN (1899/1900) bei den Suiden im Miozän entstanden sein, ohne daß das Vorhandensein eines os rostri auf die Wühlaktivität und ihre Intensität Rückschlüsse zuläßt. Bei *Hylochoerus* kommt es gewöhnlich zu einer Verwachsung mit den Nasalia und Prämaxillaria und damit zu einem Rhinarium, das zum Wühlen ungeeignet ist (EWER 1958: 152). Dies war — sofern überhaupt ein os rostri ausgebildet war — bei *Microstonyx* zweifellos nicht der Fall. TROFIMOV nimmt jedenfalls für *M. major* einen Rüsselknochen und eine rundlich-ovale Rüsselscheibe an, ähnlich den Vertretern von *Sus*, aber etwas weniger breit.

Weiters schließt TROFIMOV auf mehr sagittale Wühlbewegungen und weniger seitliche, wie sie etwa für *Phacochoerus* typisch sind.

Die für die meisten Suiden typischen Alveolarcristae über den C sup. sind meist mit gut entwickelten Eckzähnen gekoppelt. Da diese bei *Microstonyx major* jedoch sehr klein sind, die Alveolarcristae hingegen nicht reduziert sind, schließt TROFIMOV, daß sie ihre ursprüngliche Stützfunktion (für die C sup.) verloren und bis zu einem gewissen Grad die Funktion der Eckzähne übernommen hätten, ohne allerdings eine Schutzfunktion für die Rüsselmuskulatur auszuschließen.

Tabelle 1. Relation von Gehirn- zu Gesichtsschädel *)

Gattung (Art)	„Hirn“- : Fazial-schädel	Werte nach
<i>Palaeochoerus</i>	100 : 80—90	FILHOL 1890
<i>Tayassu</i> (rez.)	100 : 105—130	Original
<i>Conohyus</i>	100 : 110	COLBERT 1935
<i>Hippophyus</i>	100 : 110	PILGRIM 1926
<i>Dicoryphochoerus</i>	100 : 115—120	LYDEKKER 1884
<i>Hyotherium palaeochoerus</i>	100 : 128	Original
<i>Chleuastochoerus</i>	100 : 130	PEARSON 1928
<i>Babyrousa</i> (rez.)	100 : 130—145	Original
<i>Microstonyx antiquus</i>	100 : 145	Original
<i>Sus scrofa-barbatus</i> (rez.)	100 : 165—195	Original
<i>Potamochoerus</i> (rez.)	100 : 180—185	Original
<i>Hylochoerus</i> (rez.)	100 : 200—210	BOUET & NEUVILLE 1931
<i>Microstonyx major</i>	100 : 200—220	PAVLOW 1913
<i>Phacochoerus</i> (rez.)	100 : 220—230	Original

Microstonyx antiquus verhält sich wesentlich ursprünglicher als *M. major* und liegt damit unter den für *Sus* typischen Werten. *M. major* hingegen kommt als hochspezialisierte Art *Phacochoerus* nahe.

Als weitere Besonderheit fällt bei *Microstonyx* die hypertrophe Entwicklung der Jochbögen, die breite und flache Stirn, die große Nackenfläche und das konkave Schädelprofil auf. TROFIMOV deutet die enorme Vergrößerung des Jochbogens als Anpassung an stärkeres Wühlen, indem außer der besseren Schutzfunktion (Augen, Kiefergelenk) eine funktionell günstigere Keilform sowie eine größere Ansatzstelle für die Rüssel- und Kaumuskulatur erreicht sei. Die Vergrößerung der Nackenfläche — und damit auch die breite Stirnfläche — wird gleichfalls mit dem Wühlen in Zusammenhang gebracht. Das konkave Schädelprofil ¹⁾ steht nach TROFIMOV möglicherweise mit den reduzierten C sup. in Zusammenhang.

*) Wie im Text erwähnt, ist als Grenze zwischen Fazial- und „Hirn“-Schädel der Vorderrand der Orbitae angenommen. Der „Hirnschädel“ ist auf gleiche Länge gebracht. Sämtliche Werte beruhen auf Schädeln adulter Individuen.

¹⁾ Wie schon oben erwähnt, kann von einer Abknickung des Schädels bei *M. major*

Nach den Ansatzstellen der Rüsselmuskulatur waren Rüsselheber (M. levator rostri) und Rüsselsenker (M. depressor rostri) gut entwickelt. Problematisch ist die als Incisura infraorbitalis bezeichnete Ausnehmung des unteren Orbitarandes, die bei *Microstonyx* besonders stark ausgebildet ist, aber auch bei *Hyotherium palaeochoerus* deutlich ist. TROFIMOV schließt sich MECQUENEM (1924) an, der anscheinend an ein zur Durchfeuchtung der Nahrung („lubrifiant pour la mastication“) beim Kauakt dienendes Kissen denkt (s. S. 552).

Von den Kaumuskeln sind nach TROFIMOV der M. masseter und der M. pterygoideus kräftig, der M. temporalis hingegen nur schwach entwickelt. Dies bedeutet, daß die lateralen und propalinalen Kieferbewegungen gegenüber den vertikalen dominierten (vgl. BECHT 1953). Die kräftige Nackenmuskulatur bringt TROFIMOV mit den großen Dimensionen des Kopfes, aber auch mit dem Wühlen in Verbindung. Der M. rectus capitis lateralis ist schwächer als bei *Sus* ausgebildet.

Zusammenfassend kommt TROFIMOV zu dem Ergebnis, daß *Microstonyx major* ein Bewohner sumpfigen Geländes war, der sich hauptsächlich von weicheren Pflanzen ernährte, aber auch harte Nahrung (siehe Abkauung) nicht verschmähte. *M. major* war ein Weichbodenwühler, der für das Leben in trockenen Savannengebieten nicht geeignet war und daher auch mit der zunehmenden Ausbreitung von Savannen und Halbwüsten und dem Auftreten von besser angepaßten Konkurrenten (*Potamochoerus*, *Sus*) ausstarb.

Eine Analyse der rezenten Suiden und ein Vergleich mit dem auf einem wesentlich niedrigeren Evolutionsniveau stehenden *Microstonyx antiquus* führt jedoch zu etwas abweichenden Ergebnissen.

Zuerst einige Bemerkungen zur Fazialschädellänge und zur Lage der Orbitae. Die Verlängerung des Fazialschädels ist für die Suiden typisch. Sie ist kein Gradmesser für die Wühlaktivität, wie etwa *Babyrousa* und *Hylochoerus* zeigen, bei denen der Fazialschädel trotz schwacher oder gänzlich mangelnder Wühlaktivität mehr oder weniger stark verlängert (s. Tabelle I) und auch die Orbita zumindest bei *Hylochoerus* stark nach hinten verlagert ist. Die Lage der Orbitae hängt jedoch nicht nur mit dem erhöhten Schutz der Augen bei der Wühlaktivität zusammen, sondern dürfte bei *Phacochoerus*, wo es zu einer teleskopähnlichen Ausbildung der Augenränder kommt, auch mit der besseren Sicht (erhöhte Position der Augen) dieser Steppenbewohner in Zusammenhang stehen. Wäre die Verschiebung der Orbita nur zum Schutz der Augen erfolgt, so wäre die teleskopförmige Ausbildung nicht verständlich.

Die Verlängerung des Fazialschädels ist jedoch zweifellos geeignet, Aussagen über die Evolutionshöhe zu machen. Einen weiteren Fragenkomplex bildet das konkave Nasen-Stirnprofil (s. S. 548), die breite Stirnfläche und die Ausbildung des Hinterhauptes.

Bei den rezenten Wildsuiden ist das Nasen-Stirnprofil fast stets gerade,

nicht die Rede sein. Das Stirnprofil ist lediglich durch die geringe Entwicklung von Sinusbildungen leicht konkav.

nur bei *Babyrousa* und auch bei *Sus barbatus* kommt es zu einen schwach konkaven Profil, das zweifellos durch die etwas konvexe Stirnfläche verstärkt wird. Es scheint hier einerseits das hohe Hinterhaupt und die Steilstellung der Hinterhauptsfläche bzw. die geringe Ausbildung von Stirnhöhlen von ausschlaggebender Bedeutung zu sein, wie mediane Sagittalschnitte erkennen lassen. Die Wühlaktivität ist jedenfalls bei *Sus barbatus* nicht geringer als bei *Sus scrofa* und fällt daher als Ursache für das konkave Nasen-Stirnprofil weg. Auch eine kausale Verknüpfung mit der Reduktion der C sup. ist nicht anzunehmen, wie *Microstonyx antiquus* und *Hyotherium palaeochoerus* mit durchaus normal entwickelten Caninen und konkaven Nasen-Stirnprofil dokumentieren.

Die bei *Microstonyx major* breite, flache bis schwach konkave Stirnfläche hat unter den rezenten Suiden nur bei *Hylochoerus* und *Phacochoerus* vergleichbare Gegenstücke. Bei *Hylochoerus meinertzhageni* ist auch das Hinterhaupt verbreitert, bei *Phacochoerus* nur die Stirnfläche. Bei *M. antiquus* sind Stirnfläche und Hinterhaupt zwar bedeutend schmäler als bei *M. major*, weichen aber dennoch von *Hyotherium palaeochoerus* wesentlich ab. Die Vergrößerung des Gehirns ist zweifellos nicht die Ursache. Läßt sich die Breite und die Stellung der Nackenfläche mit den riesigen Dimensionen und dem Gewicht des Schädels, welche eine entsprechend vergrößerte Nackenmuskulatur notwendig machte, erklären, so dürfte die breite und flache Stirnpartie mit dem Frontalkampf, wie er als innerartliche Auseinandersetzung von *Phacochoerus* und *Hylochoerus* bekannt ist (vgl. FRÄDRICH 1968), in Zusammenhang stehen. Diese Möglichkeit hatte bereits EWER (1958) für *Hylochoerus* vermutet, als derartige Frontalkämpfe bei dieser Form noch nicht bekannt waren und dies ist wohl auch für *Notochoerus* aus dem Pleistozän Afrikas anzunehmen. Die Ausbildung der Nackenfläche ist — abgesehen von der Nackenmuskulatur — von der Tragart des Schädels und der Haltung des Halses abhängig (MARINELLI 1929, ZEUNER 1934).

Als nächster Fragenkomplex seien Jochbögen, Alveolarkämme und das Geißbiss diskutiert. Ähnlich stark verbreiterte und aufgetriebene Jochbögen wie bei *Microstonyx* sind unter den rezenten Suiden nur von *Hylochoerus* bekannt. Bei *Phacochoerus* ist der Jochbogen weder aufgebläht noch so stark verbreitert wie bei *Microstonyx* oder *Hylochoerus*. Bei *Hylochoerus* erhält der Jochbogen die typische Ausbildung erst bei adulten Individuen. Auf den Jochbögen liegen beim lebenden Tier die riesigen infraocularen Gesichtswarzen, die nach MOHR (1960) wie Zunderschwämme wirken. Sie bestehen aus einem knorpeligen Hautgewebe und haben keine knöcherne Grundlage. Da Riesenwaldschweine keine Wühler sind, erscheint eine reine Schutzfunktion kaum verständlich. Dazu kommt, daß die Jochbögen in ihrem verbreiterten Abschnitt keineswegs massiv, sondern pneumatisiert sind (s. S. 550). Für eine Vergrößerung der Ansatzstellen für die Rüsselmuskulatur ist die exzessive Verbreiterung an der ventralen Seite zweifellos nicht notwendig. Bei *Potamochoerus* sind die Jochbögen knapp unterhalb der Orbitae verdickt, was EWER (1958) als Kompensationsschutz für die nicht wie bei *Phacochoerus* stark nach oben-hinten verschobenen Augen deutet.

Demgegenüber kommt den Alveolarkämmen über den C sup. sicher eine richtige Schutzfunktion für die Sehnen der Rüsselmuskulatur zu. Wie eine Analyse der rezenten Suiden zeigt, sind Alveolarcristae nur bei stark wühelnden Schweinen entwickelt und bilden etwa bei *Potamochoerus* durch knorpelige Verbindung mit den knöchernen Rugositäten des Nasenrückens eine Art Röhre. Sie fehlen praktisch bei *Hylochoerus*, bei dem lediglich die Alveolarränder der C sup. verdickt sind. Dies gilt auch für *Phacochoerus*, wo die stark vergrößerten und gekrümmten C sup. einen derartigen zusätzlichen Schutz überflüssig machen. Nur so wird verständlich, warum die Alveolarkämme bei *Microstonyx major* trotz stark reduzierter Caninen nicht auch rückgebildet sind. Dadurch und aus der kräftigen Rüsselmuskulatur ergibt sich zwangsläufig, daß *Microstonyx major* ein Wühler war, ohne daß jedoch die Alveolarkämme als „Ersatzhauer“ funktionierten, wie TROFIMOV annimmt.

Das Gebiß ist bei *Microstonyx antiquus* vollständig entwickelt. Bei *M. major* bahnen sich die auch bei anderen Suiden bekannten Reduktionstendenzen im Bereich der Schneidezähne ($I^3/3$) und der vorderen Prämolaren an. Die Backenzähne zeigen zwar die Tendenz zur Vergrößerung der Krone, doch bleiben sie brachydont. Mit der Verlagerung der Orbitae bei *Microstonyx major* kommt es auch zu einer leichten Verschiebung des Kiefergelenkes und dadurch zu einem etwas höheren Ramus ascendens mandibulae, ohne daß jedoch etwa die für *Phacochoerus aethiopicus* typische hohe Lage des Gelenkes eintritt. Beim Warzenschwein liegt, wie EWER (1958) hervorgehoben hat, die Fossa glenoidalis bedeutend höher als bei *Potamochoerus* und den übrigen Suiden. *Phacochoerus* weicht auch als vorwiegender Grasfresser durch seitliche, kauende Kieferbewegungen stark von den übrigen Wildschweinen ab. *Microstonyx antiquus*, *Potamochoerus* und *Sus scrofa* zeigen dadurch den Beißtyp mit quetschendem Gebiß, während bei *M. major* der „trend“ zum bei *Phacochoerus* typisch entwickelten Kautyp mit mahlendem Gebiß vorhanden ist. Parallelen dazu finden sich nicht nur bei Huftieren, sondern auch bei den Proboscidiern, Xenarthren und Primaten (z. B. *Glyptodon*, *Hadropithecus*, Hominiden; vgl. MARINELLI 1931, LEBEDINSKY 1938, BIEGERT 1956, STARCK 1968, VOGEL 1969). Je höher das Kiefergelenk, desto eher wirkt der Unterkiefer als Pendel, was beim Öffnen und Schließen des Kiefers eine bedeutende Energieersparnis mit sich bringt bzw. den Kaudruck gleichmäßig auf die Backenzähne verteilt (MARINELLI 1931, LEBEDINSKY 1938). Allerdings sind beim Warzenschwein die Molaren hypsodont. Da bei *M. major* keine Anzeichen zur Hochkronigkeit der Molaren vorhanden sind, diese jedoch bei erwachsenen Exemplaren oft bis an die Wurzeln abgekaut sind, kann angenommen werden, daß diese Art infolge der nicht gelungenen Umstellung auf härtere Nahrung als Savannenform auf die Dauer nicht konkurrenzfähig war¹⁾.

Es scheinen an dieser Stelle noch einige zusätzliche Bemerkungen zu die-

¹⁾ Die Ursache ist somit nicht, wie TROFIMOV annimmt, in der Unmöglichkeit, im harten Boden zu wühlen, zu suchen, sondern im brachydonten Backengebiß.

sem Problemkreis am Platze, die zugleich die von einigen Autoren betonte (angebliche) Ähnlichkeit von *M. major* mit Hausschweinen betreffen. Diese oberflächlichen Ähnlichkeiten beruhen im wesentlichen auf dem konkaven Nasen-Stirnprofil. Bei hochgezüchteten Hausschweinerassen (z. B. Berkshire-, Yorkshire-, Suffolk-Rasse) kommt es zu der kennzeichnenden Kurzschnauzigkeit, die mit einer Knickung des Oberkiefers verbunden ist und die beide Anlaß zu dem ursprünglich verwendeten Begriff „Mops“-Schädel bzw. „Mops“-Typ waren. Mediane Schädel-Sagittalschnitte an solchen Hausschweinen zeigen jedoch, daß hier ein von *Microstonyx* völlig verschiedenes Bild vorliegt, indem Hirnschädel und Oberkiefer gegeneinander abgeknickt sind. Hochdomestizierte Schweinerassen lassen gegenüber dem weitgehend orthokranialen Typ der Wildschweine (Gattung *Sus*) eine Oberkiefererelevation (Airorhynchie, HOFER 1952) erkennen, zu der noch eine Aufbiegung der oralen Oberkieferpartie (Simognathie SELENKA) kommen kann¹⁾. Gleichzeitig zeigen Wildschweinschädel, daß hier kein primär orthokranialer Typ vorliegt, sondern ein klinokranialer (HOFER 1953), da eine Gehirnelevation eingetreten ist. Dies geht aus dem nach vorne offenen Winkel hervor, den cerebrale und pharyngeale Fläche der Basis cranii einschließen und den Sinusbildungen im Sphenoid.

Die Ursachen der vom Hausschwein bekannten Domestikationserscheinungen, unter denen die „Mopsköpfigkeit“ besonders auffällig ist, sind wiederholt diskutiert worden (mangelndes Wühlen etc.). Da hiebei der Oberkiefererelevation eine entscheidende Rolle zukommt, sei auf folgende Beobachtung hingewiesen, die geeignet sein dürfte, diesen Erscheinungskomplex funktionell verständlich zu machen. Wie STARCK (1953) mit Recht betont, muß die Kurzkiefrigkeit (bei Haushunden) keineswegs mit einer Oberkiefererelevation verknüpft sein, ebenso wenig wie Zwergwüchsigkeit Kurzkiefrigkeit bedeutet. Demgegenüber ist bei allen airorhynchen Schädeltypen, sowohl bei rezenten (*Phascolarctos*, einzelne Haushund- [Pekinesen; STARCK 1953] und Hausschweinerassen [Berkshire, Yorkshire]) als auch bei fossilen Säugetieren (*Megaladapis*, *Glyptodon*²⁾, *Cadurcodon*, *Coelodonta*) die Oberkiefererelevation mit einer Erhöhung des Ramus ascendens mandibulae gekoppelt, was durch die veränderte Lage der Fossa glenoidalis bedingt ist³⁾. Diese Erhöhung tritt gegenüber nächst verwandten Arten ohne Oberkiefererelevation deutlich in Erscheinung. Nun findet sich, wie bereits auf S. 571 erwähnt, ein hoher Ramus ascendens bei Säugetieren mit seitlichen, mahlenden Kieferbewegungen, die als Pflanzen- oder Allesfresser ihre Nahrung besser aufschließen können. Bemerkenswert ist, daß bei den ge-

¹⁾ Die Orientierung des Schädels erfolgte dabei jeweils nach der Schädelbasis. Eine Diskussion über die Möglichkeiten zur Feststellung einer weitgehend konstanten und „natürlichen“ Kopfhaltung bei Vögeln und Säugetieren findet sich bei HOFER (1953); vgl. auch DE BEER (1947).

²⁾ Bei *Glyptodon* vermutete bereits HOFER (1953) die Airorhynchie (s. BURMEISTER 1874).

³⁾ Eine Kieferverkürzung allein bedeutet keine Verlagerung der Fossa glenoidalis, wie Kurzkopfhaushunde (z. B. Bulldogge, Boxer) erkennen lassen.

nannten Hausschweinerassen die C inf., wie bei *Phacochoerus* flacher eingepflanzt sind als beim Wildschwein. Dadurch sind auch stärkere seitliche Kieferbewegungen möglich.

Unter diesem Gesichtspunkt gesehen, würde in der Oberkieferelevation bei Hausschweinen letztlich ein „trend“ zur verbesserten Nahrungsaufschließung zu sehen sein. Nun aber wieder zurück zu *Microstonyx major*.

Mit der bei dieser Art angebahnten, aber nicht gelungenen Umstellung auf eine härtere Nahrung ist allerdings noch nichts über die Reduktion der Eckzähne ausgesagt. Es sei jedoch folgende Arbeitshypothese zur Diskussion gestellt.

Die Eckzähne der Suiden zeigen im Gegensatz zu den Tayassuiden einen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus. Untersuchungen an Wildsäugern haben gezeigt, daß derartige Geschlechtsdimorphismen vor allem eine ethologische Bedeutung besitzen und der diesen Organen zugeschriebene taxonomische Wert meist nur gering ist.

Stirnwaffen sind, phyletisch gesehen, nur bei höher organisierten Huftieren vorhanden, während sie bei niedrig organisierten Paarhufern (z. B. Schweine, Zwerghirsche) fehlen (PORTMANN 1959)¹⁾. Bei diesen übernehmen die stark ausgebildeten Eckzähne die Rolle von Imponierorganen bzw. auch Waffen. Doch ist auch hier ein „trend“ zur „Cephalisation“ dieser Organe vorhanden, der bei den Suiden besonders deutlich wird. Hier läßt sich nach GEIST (1966) eine zunehmende „Cephalisation“²⁾ von Imponierorganen von *Sus scrofa* mit relativ wenig differenziertem Kopf über *Sus verrucosus* mit größeren Caninen und stark differenzierten Gesichtswarzen zu *Phacochoerus* mit riesigen „Hauern“ und äußerst hochdifferenzierten Gesichtswarzen beobachten. Innerartliche Auseinandersetzungen (Paarungs- und Territorialkämpfe, Rangordnung) finden bei *Sus scrofa* als Lateralkämpfe (vgl. Schild in der Schultergegend), bei *Phacochoerus* als Frontalkämpfe statt (FRÄDRICH 1968). Ein weiterer Zusammenhang kann zwischen der Ausbildung von Imponierorganen und der Art des Sozialverbandes vorhanden sein, indem hier bedeutende Unterschiede zwischen im Herden- und im Familienverband lebenden Huftieren auftreten können, die vom völligen Fehlen von Stirnwaffen bei weiblichen Individuen (z. B. *Cervus elaphus*, *Capreolus*, *Antilope cervicapra*, *Ammendorcas clarkei*) über solche mit einem Geschlechtsdimorphismus (z. B. *Gazella granti*, *Antidorcas marsupialis*) bis zur völlig gleichwertigen Ausbildung bei beiden Geschlechtern (z. B. *Rangifer tarandus*) führen kann.

Da die rezenten Suiden praktisch ausschließlich in Familienverbänden leben (die Zusammenrottung der Bartschweine erfolgt nur vorübergehend zu Wanderungen; FRÄDRICH 1968), die heutigen Nabelschweine hingegen in großen Rotten vorkommen, scheint auch hier ein gewisser Zusammenhang zwischen

¹⁾ Ausnahme Listriodonten (s. u.).

²⁾ Der Ausdruck wird in verschiedenem Umfang gebraucht. GEIST meint die zunehmende Konzentration und Differenzierung derartiger Organe auf den Kopf.

dem Geschlechtsdimorphismus der Caninen bei den Suiden und dem Sozialverband zu bestehen. Während die scharfkantigen C inf. als Waffen dienen, sind die C sup., abgesehen von ihrer Funktion als zusätzliche Wühlorgane, eigentlich Imponierorgane, denen vor allem im Familienverband Bedeutung zukommt. Sofern diese Feststellung auch für die fossilen Schweineartigen trifft, müßte *Microstonyx antiquus* in Familienverbänden, *M. major* hingegen in größeren Rudeln oder Herden gelebt haben. Wie weit dies tatsächlich zutraf, wird im folgenden Kapitel diskutiert werden.

Als Ergebnis der funktionellen Analyse sei festgehalten: *Microstonyx antiquus* und *M. major* waren richtige Wühler. Während *M. antiquus* reiner Weichpflanzenfresser war, hat *M. major* auch härtere Pflanzen (? Gräser) verzehrt. Der Bau des Kiefergelenkes und die Kaumuskulatur spricht für stärkere seitliche Kieferbewegungen, ohne daß jedoch — wie bei härterer Pflanzennahrung erforderlich — eine Hochkronigkeit der Molaren eingetreten ist.

Lebensraum und Lebensweise von *Microstonyx*

Reste von *Microstonyx antiquus* sind bisher nur aus Faunen vom Eppelheim-Typ oder aus Braunkohlenablagerungen (Sophades) bekannt geworden¹⁾. Sie sind stets selten. Demgegenüber ist *M. major* für die südeuropäischen und vorderasiatischen Hipparionfaunen vom Pikermi-Typ charakteristisch und keineswegs selten.

Eine Analyse der altpliozänen Hipparionfaunen des Wiener Beckens und der österreichischen Molassezone zeigt, daß *Hyotherium palaeochoerus* die Charakterform unter den Suiden ist und nach dem Vorkommen und der Morphologie mit den heutigen Flußschweinen (*Potamochoerus*) verglichen werden kann. *Hyotherium palaeochoerus* dominiert auch in den Randbildungen des Pannon-Sees und ist zweifellos eine feuchtigkeitsliebende Form gewesen. Sie fehlt den Faunen vom Pikermi-Typ, wo sie durch *Propotamochoerus* (*Postpotamochoerus*) *hyotherioides* ersetzt ist, eine Form mit der Tendenz zum suinen Bau der Backenzähne, der sich etwa in den hochkronigen Prämolaren äußert.

Der Art der Vorkommen und der Seltenheit nach beurteilt, war *Microstonyx antiquus* eine richtige Waldform, die — ökologisch vergleichbar mit dem rezenten Riesenwaldschwein — das weniger feuchte Hinterland bewohnte. Es war ein Weichpflanzenfresser, der — entsprechend dem Lebensraum — in kleinen Familienverbänden gelebt haben dürfte. Demgegenüber war der Lebensraum von *M. major* zweifellos die offene Savannenlandschaft. Wenn auch das Leben in unterirdischen Höhlen, wie es für *Phacochoerus* als Bewohner von verlassenen Erdferkelbauen typisch ist, nicht ausgeschlossen werden kann, so ist dies schon der bedeutend größeren Dimensionen wegen sehr unwahrscheinlich. Die relative Häufigkeit der Reste dieser Art spricht eher für ein Leben in

¹⁾ Aus Csakvar wird *Microstonyx cf. antiquus* angegeben (KADIC & KRETZOI 1927, KRETZOI 1951), doch handelt es sich nach HÜNERMANN (1961: 29) um *M. major*. Der von HÜNERMANN abgebildete C sup. ist jedenfalls für *M. antiquus* zu klein.

größeren Verbänden, also in Rudeln, so daß die obige Arbeitshypothese über die Ursache der Reduktion der Caninen durchaus fundiert erscheint.

Die Suiden haben aber nicht nur mit den Phacochoerinen und *Microstonyx major* den Versuch gemacht, trockenere Gebiete zu „erobern“, sondern auch mit *Listriodon splendens* unter den Listriodonten. *Listriodon splendens* aus dem „Torton“ und Sarmat ist nach dem Vorkommen und der Begleitfauna ein typisches „Trockenstandortselement“ (THENITUS 1956) und war zweifellos ein Bewohner der offenen Landschaft. Ob dies auch für *Schizochoerus* gilt, kann derzeit noch nicht mit Sicherheit gesagt werden, da die Fossildokumentation noch zu gering ist, ist aber wahrscheinlich.

Microstonyx antiquus und die speziell zum Vergleich herangezogenen, annähernd gleichaltrigen Suiden lassen sich ökologisch folgendermaßen kennzeichnen:

Hyotherium palaeochoerus = feuchtigkeitsliebende Form ähnlich den rezenten Potamochoeren

Microstonyx antiquus = Urwaldform, vergleichbar mit *Hylochoerus*

M. major = Savannenform, ökologisch mit gewissen Parallelen zu *Phacochoerus*.

Die zeitliche und räumliche Verbreitung von *Microstonyx antiquus*

Nach den jüngsten, von HÜNERMANN (1968, 1969) gegebenen Übersichten ist *Microstonyx antiquus* bisher nur aus altpliozänen (= pannonischen) Fundorten West- (Südfrankreich), Mittel- (Rheinhessen, Süddeutschland, Wiener Becken) und Südosteuropas (Thessalien) bekannt geworden.

Der Nachweis aus dem Wiener Becken beruht auf einem Metapodium aus Wien-Inzersdorf (PIA & SICKENBERG 1934, No. 1783, sub *Sus palaeochoerus*), das vom Verf. 1948 (S. 125, Fußnote 4) auf *Listriodon splendens* bezogen wurde. Dimensionell kommt nur eine großwüchsige Form in Betracht, die von *M. major* durch etwas schlankere Metapodien abweicht, wie dies für *Microstonyx antiquus* angenommen werden kann.

Die hier beschriebenen Reste von *Microstonyx antiquus* stammen nicht aus dem Inneralpinen Wiener Becken, sondern aus der Molassezone, die sich zwischen dem Kristallin der Böhmischem Masse und den Nördlichen Kalkalpen erstreckt.

Das Verbreitungsgebiet von *M. antiquus* entspricht dem der Hipparionfaunen vom Eppelsheimer Typus. Daher fällt der Fund aus Thessalien zwar räumlich, nicht aber ökologisch etwas aus dem Rahmen (s. o.). Aus dem dazwischen liegenden Gebiet wird lediglich aus Csakvar (Ungarn) *Microstonyx cf. antiquus* angeführt (KADIC & KRETZOI 1927, KRETZOI 1951). Wie schon auf S. 574 erwähnt, wird diese Form von HÜNERMANN (1961) als *M. major* bezeichnet. Der C sup. ist beträchtlich kleiner als bei *M. antiquus*, jedoch etwas größer als vom typischen *M. major*. Er nimmt dadurch eine Art morphologische Mittelstellung zwischen *M. antiquus* und *M. major* ein, nähert sich jedoch mehr

der letzteren Art. Dies gilt auch für die Gesamtfauna von Csakvar, die ökologisch zwischen den Faunen vom Eppelsheimer- und Pikermi-Typ vermittelt.

Ähnliches dürfte auch für die durch PEARSON (1928) als *Microstonyx erymanthius* beschriebenen Kieferreste zutreffen, die durch eine kurze Schnauze und das vollständige Milchgebiß gekennzeichnet sind.

Über die zeitliche Verbreitung sind — entsprechend der dürftigen Dokumentation — zwar auch keine definitiven Angaben zu machen, doch ist für die bisherigen Vorkommen von *M. antiquus* eher mit einem alt- bis mittelpannonischen (= Cherson + Mäot) als mit einem jungpannonischen (= Pont) Alter zu rechnen. Ein präpannonisches Alter ist für diese Art bisher ebensowenig nachgewiesen, wie ein sicher pontisches.

Zur Evolution der Suidae

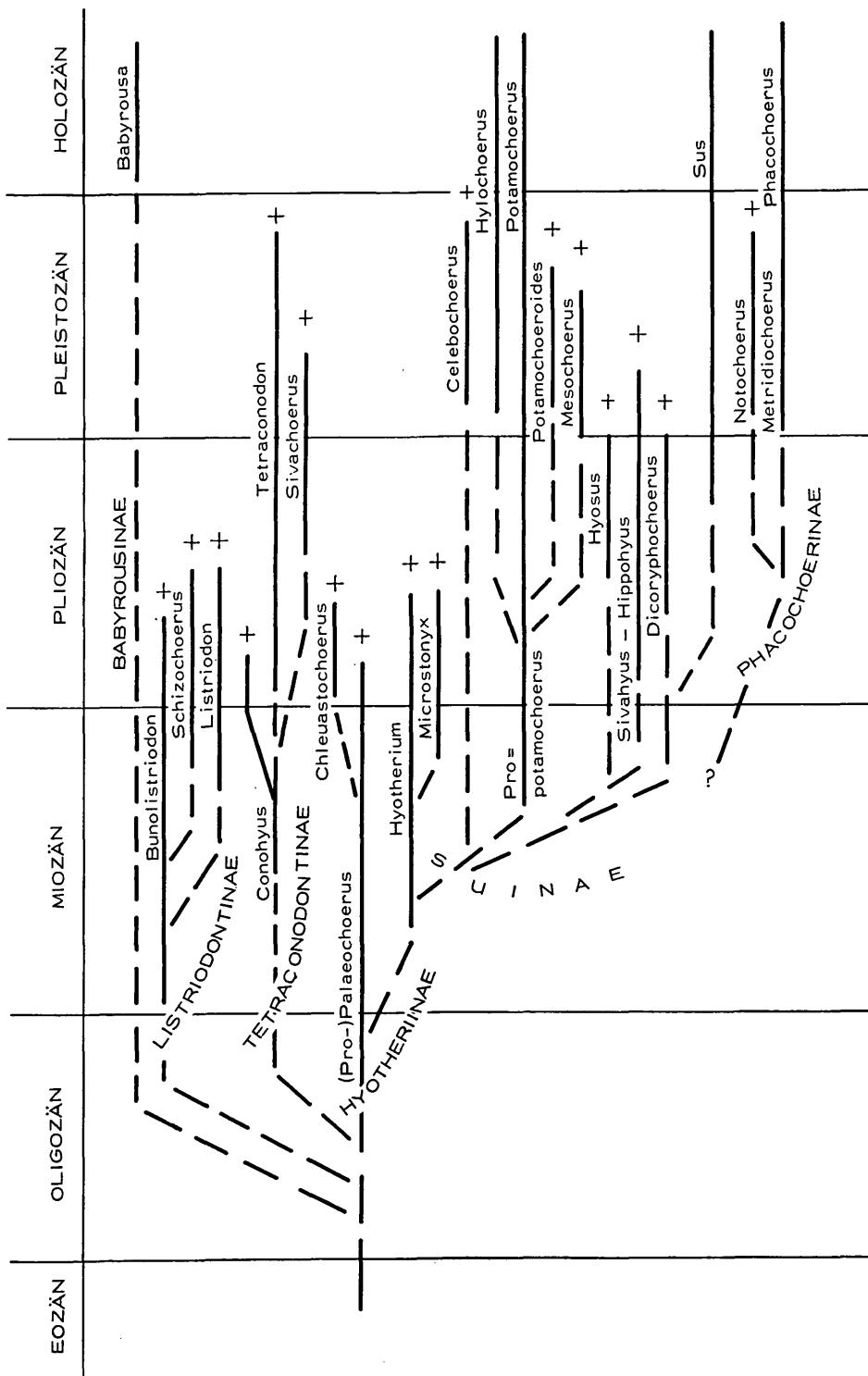
Zur stammesgeschichtlichen Entwicklung der Suiden ist bisher auf Grund von Fossilfunden von verschiedenen Autoren Stellung genommen worden (STEHLIN 1899/1900, PILGRIM 1926, DEHM 1934, COLBERT 1935, ARAMBOURG 1947, COOKE 1949, THENIUS 1950, AZZAROLI 1954, EWER 1956, LEAKEY 1958, MOTTL 1966, HÜNERMANN 1968), ohne daß Einhelligkeit erzielt werden konnte.

Die bereits seit Jahren vorgenommenen Untersuchungen an jungtertiären Resten von Tayassuiden und Suiden schienen dem Verf. in Zusammenhang mit der nunmehrigen Studie an *Microstonyx antiquus* eine geeignete Grundlage für einige Bemerkungen zur Evolution der Suiden zu bieten (Abb. 10).

Wenn hier von Evolution die Rede ist, so ist damit zum Ausdruck gebracht, daß es sich primär nur um eine Merkmalsevolution (z. B. Gebiß) handelt, die nicht unbedingt dem stammesgeschichtlichen Ablauf entsprechen muß. Dies zeigt sich vor allem in Fällen, in denen der Schädel und damit zahlreiche weitere Merkmalskomplexe bekannt sind.

Die Geschichte der Suiden und Tayassuiden läßt sich seit dem Oligozän verfolgen. Während bei den Suiden vor allem Schädel und Gebiß stärkere evolutionäre Veränderungen erfahren, verhält sich das Gebiß bei den Tayassuiden weitgehend konservativ (außer der Molarisierung der Prämolaren) und das postcraniale Skelett wird in Zusammenhang mit der Anpassung an eine mehr laufende Fortbewegung modifiziert (Reduktion seitlicher Zehenstrahlen, Verschmelzung von Metapodien). Diese gegensätzlichen „trends“ finden sich bereits bei den oligozänen Suiden und Tayassuiden angedeutet. Dazu kommen noch zahlreiche anatomische Unterschiede (z. B. Rückendrüse, Ausbildung des Verdauungstraktes bei Tayassuiden). Sie bestätigen die familienmäßige Trennung beider Gruppen, ohne eine gemeinsame Wurzelgruppe auszuschließen.

Abb. 10. Die Evolution der Suidae (Schema). Primäre Radiation im Oligozän führt zur Entstehung der Babyrousinae, Listriodontinae und Tetraconodontinae, sekundäre Radiationen im Miozän und Pliozän (Suinae und Phacochoerinae). *Babyrousa* steht innerhalb der rezenten Suiden isoliert, die Ableitung der Phacochoerinae ist fraglich.



Die Suidae sind stets auf die Alte Welt beschränkt geblieben. Sie fehlen nur dem nördlichsten Bereich der Paläarktis und der australischen Region (die Schweine Neuguineas und der Nachbarinseln sind erst durch den Menschen dort eingeführt worden). Die ältesten Suiden treten mit *Propalaeochoerus* im Mittel-Oligozän Europas auf. Es sind fünffingrige Formen mit kurzem Fazialschädel und nicht hypsodonten Backenzähnen. *Propalaeochoerus* ist der älteste Angehörige des Hauptstammes (Hyotheriinae), der sich über *Palaeochoerus* (Oligo-Miozän) zu *Hyotherium* (Mio-Pliozän) einerseits, zu *Chleuastochoerus* (Pliozän Asiens) und *Microstonyx* (Mio-Pliozän Eurasiens) verfolgen läßt.

Innerhalb der Hyotheriinae kommt es wohl zu einer Verlängerung des Fazialschädels, zur Verbreiterung der Jochbögen und bei *Microstonyx* zur Bildung einer breiten Stirnfläche, doch bleiben die C sup. bewurzelt und die P₄ doppelhöckrig. So sehr durch die Verlängerung des Fazialschädels die Verbreiterung der Jochbögen und die Verschiebung der Orbitae nach hinten oben eine Ähnlichkeit zwischen *Microstonyx* und *Phacochoerus* gegeben ist, so ist dies nur eine Parallelentwicklung, wie nicht nur Unterschiede im Detail, sondern auch die völlige abweichende Gebißdifferenzierung erkennen läßt.

Die pliozänen Hyotheriinen sind zu spezialisiert, um als Stammformen fossiler oder rezenter Suiden in Betracht zu kommen. Deren Ursprung ist daher innerhalb oligo-miozäner Hyotheriinen zu suchen.

Als in mancher Hinsicht primitivste Suiden gelten die Hirscheber (*Babirousa*) von Celebes und den Nachbarinseln, deren Abspaltung vom Hauptstamm sehr frühzeitig erfolgt sein muß. Fossilfunde dieser Gattung sind bisher nur aus dem Pleistozän bekannt geworden.

Mit den Listriodonten ist ein mio-pliozäner Stamm genannt, der durch knöcherne Stirnfortsätze (*Bunolistriodon* = „*Kubanochoerus*“) einerseits, durch die Ausbildung von Formen mit semilophodonten (*Schizochoerus*) und bilophodonten Molaren (*Listriodon*) sehr hochspezialisierte Suiden hervorgebracht hat, die im Jungtertiär in Afrika und Eurasien verbreitet waren. Während *Listriodon splendens* des Jung-Miozäns direkt von bunodonten Listriodonten abgeleitet werden kann, verbindet „*Listriodon*“ *michali* aus dem Jung-Miozän *Bunolistriodon* und *Schizochoerus*. Das Entstehungsgebiet der Listriodonten ist möglicherweise in Afrika gelegen. Sie erscheinen plötzlich im Alt-Miozän (Burdigal) Europas.

Eine weitere aberrante Seitenlinie bilden die Tetraconodontinen, bei denen es zur Vergrößerung von Prämolaren (P³/₃ und P⁴/₄) kommt. Dieser Stamm erscheint mit *Conohyus betpakdalensis* im jüngeren Oligozän Asiens (Kasachstan). *Conohyus*-Arten waren im eurasischen Jungtertiär verbreitet. Den phyletischen Höhepunkt erreichen die Tetraconodontinae jedoch erst im Plio-Pleistozän mit *Tetraconodon mirabilis* und *T. magnum*. *Sivachoerus* bildet eine Seitenlinie, die im Jung-Pliozän bis nach Nordafrika verbreitet war.

Den artenreichsten Stamm bilden jedoch die Suinae, unter denen verschiedene Linien zu unterscheiden sind. Es sind dies die Potamochoerini mit

Potamochoerus und *Hylochoerus* als rezenten Überlebenden, die ausgestorbenen Hippohyini und die Suini mit der Gattung *Sus* als Endform.

Die Gattung *Potamochoerus* wird fast allgemein von *Propotamochoerus* aus dem südasiatischen Jungtertiär (Chinji bis Dhok Pathan) abgeleitet (PILGRIM 1926, COLBERT 1935, THENIUS 1950). Zweifellos existierten jedoch mehrere Linien, die einerseits durch *Postpotamochoerus* und *Celebochoerus*, aus dem eurasiatischen Plio-Pleistozän bzw. dem südostasiatischen Pleistozän, andererseits durch *Potamochoeroides*, *Propotamochoerus* (= *Nyanzachoerus*) und *Mesochoerus* aus dem afrikanischen Pleistozän dokumentiert werden (EWER 1958a, HOOIJER 1954, LEAKEY 1965). *Mesochoerus* (= *Omochoerus*) ist ein im Gebiß spezialisierter Potamochoerine (M_3 verlängert, Tendenz zur Hypodontie und zur Reduktion der Prämolaren) und kein primitiver Phacochoerine. Auch *Hylochoerus* ist ein Angehöriger der Potamochoerinen, dessen Gebiß zwar auch Reduktionserscheinungen im P-Bereich zeigt, doch durch den Bau der Molaren von *Mesochoerus* abweicht. *Potamochoerus* selbst ist ein im Backengebiß primitiv gebliebener Suide, der hauptsächlich durch die Ausbildung der Schnauze als Wühlinstrument spezialisiert ist.

Mit *Potamochoerus majus* ist — ähnlich wie bei *Hylochoerus* und *Phacochoerus* — eine pleistozäne Großform nachgewiesen.

Einen eigenen, meist als Übergangsform zu *Phacochoerus* gedeuteten, Typ bildet *Hylochoerus meinertzhageni*, das rezente Riesenwaldschwein Zentralafrikas. Wie jedoch EWER (1958) gezeigt hat, sind die Ähnlichkeiten im Schädelbau und im Vordergebiß (weitgehende Reduktion der Incisiven und der Prämolaren, Vergrößerung der C sup.) nur Parallelbildungen. Dies geht auch aus der funktionellen Lophodontie des Molarengebisses mit kaum verlängerten M^3 s hervor, das keine Tendenz zum Pfeilertyp der *Phacochoerus*-Molaren zeigt. *Hylochoerus* ist ein Weichpflanzenfresser mit rein vertikalen, quetschenden Kieferbewegungen, *Phacochoerus* hingegen mehr Gras- und Wurzelfresser mit seitlichen und kauenden Kieferbewegungen. Auch hier sind die pleistozänen Formen robuster als die rezenten (LEAKEY 1958). Bei *Hylochoerus* ist ein spezialisierter Schädeltyp mit einem primitiven Molarengebiß gekoppelt.

Demgegenüber zeigen die Hippohyinen aus dem südasiatischen Plio-Pleistozän (Nagri bis Tatrot) bei primitivem Schädelbau eine komplizierte Molarenstruktur und ein vollständiges P-Gebiß mit dem „trend“ zur Hypodontie¹⁾.

Bei der *Sus*-Linie, die meist von *Dicoryphochoerus*-Formen aus dem südasiatischen Jungtertiär abgeleitet wird, werden Schädel und Gebiß spezialisiert, ohne daß es zur Reduktion im P-Bereich kommt. Es sind lang schnauzige Suiden mit verlängerten Molaren und schneidend differenzierten P inf. *Dicoryphochoerus* selbst bildet eine eigene, mit *D. titan* endende Linie (AZZAROLI 1954).

¹⁾ „*Porcula*“ *salvana*, das rezente Zwergschwein, von PILGRIM (1926) mit *Hyosus* und *Sivahyus* in Verbindung gebracht, ist weder ein Vertreter einer eigenen Gattung oder Untergattung, sondern eine Kleinform von *Sus* (HERRE 1962).

Damit sind die gegensätzlichen „trends“ innerhalb der verschiedenen Linien der Suinae aufgezeigt. Wenn auch Ansätze zur Hypsodontie der Molaren vorhanden sind (z. B. *Potamochoeroides*), ist es doch nie zu einer richtigen Hypsodontie gekommen, wie bei den Phacochoerinae.

Die Phacochoerinae sind auf Afrika beschränkt geblieben. Die durch COLBERT (1935) versuchte Ableitung der Gattung *Phacochoerus* von *Sus falconeri* (wegen der ähnlich *Phacochoerus* erhöhten Lage des Kiefergelenkes und damit des höheren Ramus ascendens mandibulae) aus dem Pleistozän (Pinjor) Südasiens ist nicht nur aus zeitlichen Gründen unmöglich. Sind doch aus dem Ältestquartär Afrikas bereits verschiedene Stammlinien innerhalb der Phacochoerinae nachgewiesen. Wenn gegenwärtig zwar auch noch kein endgültiges Urteil über die Herkunft und die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Phacochoerinae untereinander möglich ist, so ist bereits im Ältest-Pleistozän neben der (?) Hauptlinie mit *Metridiochoerus* (= „*Pronotochoerus*“) eine weitere Linie mit *Notochoerus* vorhanden. Während *Metridiochoerus* durch die nur schwach hypsodonten Molaren, aber bereits typische Reduktion des Vordergebisses ein primitives Phacochoerinenstadium repräsentiert, sind die Molaren von *Notochoerus* bereits hypsodont und die „Höcker“ säulenförmig (cylindrical teeth), jedoch richtig bewurzelt. Die Reduktion des Vordergebisses ist bei diesen süd- und ostafrikanischen Großformen jedoch weiter fortgeschritten als beim rezenten Warzenschwein. Dies gilt auch für den Hirnschädel, dessen überaus breite Stirnfläche sogar jene von *Hylochoerus* weit übertrifft und an die von *Microstonyx major* erinnert. Verschiedentlich wird *Tapinochoerus* als der Vorläufer von *Phacochoerus* oder als ein der gemeinsamen Stammform nahestehender Phacochoerine angesehen (COOKE 1949; vgl. dagegen EWER 1956), da es sich auch hier meist um Großformen (z. B. *T. meadowsi*) handelt. Dazu kommt noch, daß eine definitive Beurteilung durch die meist nicht im Verband vorliegenden Molaren- und Kieferfunde (wegen Vordergebiß) erschwert wird, ganz abgesehen davon, daß vollständige Schädel praktisch unbekannt sind. EWER (1956) sieht in *Phacochoerus (Potamochoerops) antiquus* aus dem Altquartär Südafrikas auf Grund der primitiveren Schädelstruktur einen Vorläufer der rezenten Warzenschweine (*Ph. africanus* = *aethiopicus*).

Die Häufigkeit von Phacochoerinen im Ältestpleistozän Afrikas und das Fehlen von Vorfahren in Eurasien läßt eine Entstehung der Phacochoerinen im Pliozän Afrikas annehmen. Eine Lösung dieser Frage dürften innerafrikanische Pliozänaufnahmen bringen, die bisher praktisch unbekannt sind (Fort Ternan = jüngstes Miozän). Entstehung und Radiation der Phacochoerinen steht in direktem Zusammenhang mit der „Eroberung“ von Savannen- und Steppenlandschaften. Die Warzenschweine sind die einzigen an derartige Lebensbereiche angepaßten Suiden, ohne daß es allerdings im Extremitätenbau zu weitreichenden Umbildungen gekommen ist (vgl. POCOCK 1923), was — wie etwa die Elefanten zeigen — durchaus nicht notwendig ist.

Ergebnisse

Eine morphologisch-funktionelle Analyse des Schädels von *Microstonyx antiquus* und eine Analyse des Vorkommens und der Verbreitung dieser Art hat zu folgenden Ergebnissen in taxonomischer, phylogenetischer und ökologischer Hinsicht geführt.

Microstonyx antiquus aus dem Alt-Pliozän Europas ist ein primitiver Angehöriger der Gattung, der morphologisch und ökologisch stark von *M. major* verschieden ist.

Microstonyx ist vom *Hyotherium*-Stamm abzuleiten und bildet eine evolvierte Endform der Hyotheriinen, bei denen bereits etliche „Sonder“merkmale von *Microstonyx* (z. B. Ausbildung der Jochbogen, Incisura infraorbitalis, Nasen-Stirnprofil) vorhanden sind. Die Gattung *Microstonyx* kann auf Grund der Merkmalskombination nicht zu den Suinae gestellt werden. Gewisse Übereinstimmungen und Ähnlichkeiten mit Angehörigen der Suinae sind Parallelerscheinungen. Im Zusammenhang mit der notwendig gewordenen Neu-Definition der Gattungsdiagnose von *Microstonyx* wird eine Gliederung der Suidae versucht. Weiters werden die vermutlichen stammesgeschichtlichen Beziehungen erläutert.

Die für *Microstonyx major* typische Reduktion der C sup. fehlt bei *M. antiquus* ebenso wie die Verlängerung der Schnauze und die Verschiebung der Orbitae nach hinten. Bei *M. antiquus* ist weder das Kiefergelenk nach oben verlagert noch der Ramus ascendens mandibulae erhöht worden. Jochbögen, Stirnfläche und Hinterhaupt sind etwas weniger typisch als bei *M. major* ausgebildet, das Gebiß ist vollständig. *Microstonyx antiquus* ist ein Waldschwein der Hipparionfaunen vom Eppelsheimer Typ, das etwas weniger feuchte Standorte bevorzugte als *Hyotherium palaeochoerus*. *M. antiquus* war ein Wühler und Weichpflanzenfresser.

In Zusammenhang mit der funktionellen Analyse wird versucht, die Reduktion der Eckzähne bei *Microstonyx major* ethologisch zu erklären wie auch die Ursache der Oberkiefererelevation der Hausschweine diskutiert wird. Die angebliche Übereinstimmung des *Microstonyx*-Schädels mit Hausschweinen (Nasen-Stirnprofil) hat verschiedene Ursachen. Bei *Microstonyx* fehlen Sinusbildungen in der vorderen Stirnregion, beim Hausschwein führt eine Oberkiefererelevation zum „Knickschädel“.

Literaturverzeichnis

- ARAMBOURG, C., 1948: Contribution à l'étude géologique et paléontogique du bassin du Lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo II. Paléontologie. — Mission scient. de l'Omo 1932—1933. 1, Fasc. 3, 231—562, Paris.
- 1963: Le genre *Bunolistriodon* Arambourg 1933. — Bull. Soc. géol. France (7) 5, 903—911, Paris.
 - 1969: Un suidé fossile nouveau du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. — Bull. Soc. géol. France (7) 10, 110—115, Paris.
 - & J. PIVETEAU, 1929: Les vertébrés du Pontien de Salonique. — Ann. Paléont. 18, 57—139, Paris.

- AZZAROLI, A., 1954: Filogenesi e biologia di *Sus strozzi* e di *Sus minor*. — *Palaeontographia Italica* **48**, 41—76, Pisa.
- BAIER, W., 1928: Studien am alten Schädel von *Sus scrofa domesticus*. — *Z. Säugetierkde.* **2**, 102—114, Berlin.
- BECHT, G., 1953: Comparative biologic-anatomical researches on mastication in some mammals. — *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch.* **56** (C), 508—527, Amsterdam.
- BEER, G. R. de, 1947: How animals hold their heads. — *Proc. Linn. Soc. London* **159**, 125—139, London.
- BIEGERT, J., 1956: Das Kiefergelenk der Primaten, seine Altersveränderungen und Spezialisierungen in Gestaltung und Lage. — *Morph. Jb.* **97**, 249—404, Leipzig.
- BOUET, G. & H. NEUVILLE, 1931: Recherches sur le genre „*Hylochoerus*“. — *Arch. Mus. Nation. Hist. natur.* (6) **5**, 215—304, Paris.
- BURMEISTER, H., 1874: Monografia de los Glyptodontes en el Museo Publico de Buenos Aires. — *Anal. Mus. Publ. Buenos Aires* **2**, 1—412, Buenos Aires.
- COLBERT, E. H., 1935: The phylogeny of the Indian suidae and the origin of the Hippopotamidae. — *Amer. Mus. Novit.* **799**, 1—24, New York.
- 1935: Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. — *Transact. Amer. Philos. Soc. n. s.* **26**, X+401, Philadelphia.
- DEHM, R., 1934: Listriodon im südbayrischen Flinz (Obermiozän). — *Cbl. Miner.*, B, 513—528, Stuttgart.
- EWER, R. F., 1956: The fossil suids of the Transvaal caves. — *Proc. Zool. Soc. London* **127**, 527—544, London.
- 1958: The fossil suidae of Makapansgat. — *Proc. zool. Soc.* **130**, 329—372, London.
- 1958: Adaptive features in the skulls of African suidae. — *Proc. zool. Soc.* **131**, 135—155, London.
- FILHOL, H., 1890: Étude des mammifères fossiles de Saint-Gérand le Puy (Allier). II. — *Ann. Sci. géol.* **11**, 1—86, Paris.
- FINK, J., 1966: Die Paläogeographie der Donau. — *Limnologie der Donau. Lfg.* **2**, 1—50, Stuttgart.
- FORSTEN, A., 1968: Revision of the Palearctic Hipparion. — *Acta zool. Fennica* **119**, 1—134, Helsinki.
- FRÄDRICH, H., 1965: Zur Biologie und Ethologie des Warzenschweines (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas), unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden. — *Z. Tierpsychol.* **22**, 328—393, Berlin.
- 1968: Schweine und Pekaris. — *Grzimeks Tierleben* **13**, 82—116, München (Kindler).
- GABUNIA, L. K., 1960: Kubanochoerinae, nouvelle sous-famille de porcs du Miocène moyen du Caucase. — *Vertebrata Palasatica* **4**, 87—98, Peking.
- GAUDRY, A., 1862: Animaux fossiles et géologie de l'Attique. — *Text & Atlas*, 1—476, 75 Tf. + 1 Kte., Paris (F. Savy).
- GEIST, V., 1966: The evolution of horn-like organs. — *Behaviour* **27**, 175—214.
- GERVAIS, P., 1848—1852: Zoologie et Paléontologie françaises (animaux vertébrés). — *Text u. Tafeln.* Paris (A. Bertrand).
- GRILL, R., 1957: Aufnahmen 1956 auf den Blättern Krems an der Donau (38), Obergrafendorf (55) und St. Pölten (56). — *Verh. Geol. B-Anst.* **29**—32, Wien.
- 1968: Erläuterungen zur Geologischen Karte des nordöstlichen Weinviertels und zu Blatt Gänserndorf. — *Geolog. B-Anst.*, 1—155, Wien.
- GROMOVA, V. I. (Hgeb.), 1962: Säugetiere. — In: ORLOV, J. A. (Hgeb.): Grundzüge der Paläont. **13**, 1—421 (russ.). — Moskau.
- HALTENORTH, Th., 1963: Die Klassifikation der Säugetiere. 18. Artiodactyla. — *Handb. d. Zool.* **8**, 1, 18, 1—167, Berlin (W. de Gruyter).

- HASSINGER, H., 1905: Geomorphologische Studien aus dem Innenalpinen Wiener Becken und seinen Randgebirge. — Penck's Geogr. Abh. 8, Wien.
- HERRE, W., 1938: Zum Wandel des Rassebildes der Haustiere. Studien am Schädel des Berkshireschweines. — Kühn-Archiv 50 (Fest-Schr.), 203—228, Berlin.
- 1962: Ist Sus (*Porcula*) *salvanicus* Hodgson, 1847 eine Stammart vom Haus-schwein? — Z. Tierzüchtg. Zücht. biol. 76, 265—281, Hamburg.
- HILZHEIMER, M. & L. HECK, 1925: Die Säugetiere: Paarhufer. — Brehms Tierleben 13, 1—379, Leipzig (Bibliogr. Inst.).
- HOEPEN, E. C. N. van, 1932: Vrystaatse Wilde Varke. — Palaeont. Navorsing 2, H. 4, 39—62, Blomfontein (Nasion. Mus.).
- HOFER, H., 1952: Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen und der Schädelbasis. — Verh. Anat. Ges., 50. Vers., 102—113, Marburg.
- 1953: Über Gehirn und Schädel von *Megaladapis edwardsi* G. Grand. (Lemuroidea), nebst Bemerkungen über einige airorhynche Säugerschädel und die Stirnhöhlenfrage. — Z. wiss. Zool. 157, 220—284, Leipzig.
 - 1960: Studien zum Problem des Gestaltwandels des Schädels der Säugetiere, insbesondere der Primaten. — Z. Morph. Anthropol. 50, 299—316, Stuttgart.
- HOOIJER, D. A., 1954: Pleistocene vertebrates from Celebes VIII. Dentition and skeleton of *Celebochoerus heeckereni* Hooijer. — Zool. Verh. 24, 1—46, Leiden.
- 1963: Miocene Mammalia of Congo. — Ann. Mus. roy. Afr. centr., Sci. géol. (8) 46, I—IX, 1—77, Tervueren.
- HÜNERMANN, K. A., 1961: Die Suidae (Artiodactyla, Mammalia) aus den Dinothereiensanden (Unterpliozän = Pont) Rheinhessens (SW-Deutschland). — 1—153, Darmstadt (Studentenwerk).
- 1968: Die Suidae (Mammalia, Artiodactyla) aus den Dinothereiensanden (Unterpliozän — Pont) Rheinhessens (Südwestdeutschland). — Schweizer. Paläont. Abh. 86, 1—96, Basel.
 - 1969: Über den Leitwert der Suidae im europäischen Neogen. — Eclogae geol. Helv. 62, 715—730, Basel.
- HUSSAIN, S. T., 1969: Revision of *Hipparrison* (Equidae, Mammalia) from the Siwalik Hills of Pakistan and India. — Proefschrift 1—126, Utrecht.
- KADIC, O. & M. KRETZOI, 1927: Vorläufiger Bericht über die Ausgrabungen in der Csakvarer Höhlung. — Barlangkutatas 14/15, 1—21, Budapest.
- KAUF, J. J., 1833: Description d'ossements fossiles de Mammifères. H. 2, 1—31, Darmstadt.
- 1859: Beiträge zur näheren Kenntnis der urweltlichen Säugetiere. Heft 4, 1—16, Tf. I—IV, Darmstadt (E. Zernin).
- KELM, H., 1938: Die postembryonale Schädelentwicklung des Wild- und Berkshire-Schweines. — Z. Anat. & Entw. gesch. 108, 499—559, Berlin.
- KLAUW, C. J. van der, 1946: Cerebral skull and facial skull. A contribution to the knowledge of skull-structure. — Arch. Neér. Zool. 7, 16—37, Leiden.
- KOWALEWSKY, W., 1874: Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere. — Palaeontographica 22, 131—347, Cassel.
- KRETZOI, M., 1951: The Hipparrison fauna from Csakvar. — Föld. Közl. 81, 384—417, Budapest.
- LAMBERTIN, N., 1939: Schädel des deutschen Edelschweines und veredelten Land-schweins. — Z. Anat. 109, 693—789.
- LEAKEY, L. S. B., 1958: Some East African Pleistocene Suidae. — Fossil mammals of Africa 14, 1—133, London (Brit. Mus. Natur. Hist.).
- 1965: Olduvai gorge 1951—1961. I. A preliminary report on the geology and fauna. — XIV + 118 S., Cambridge (Univ. Press).

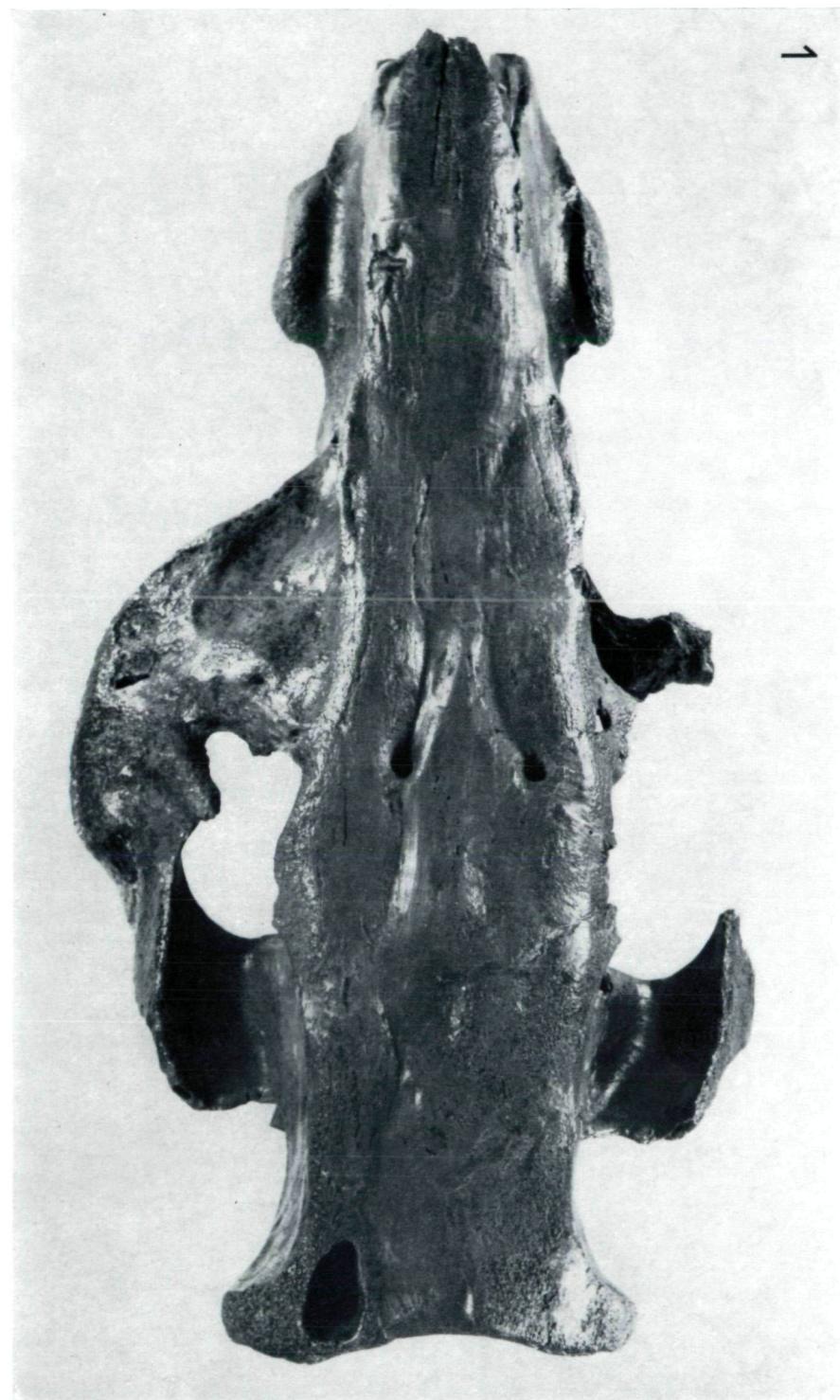
- LEBEDINSKY, N. G., 1938: Über die funktionelle Bedeutung der verschiedenen Höhe des Ramus ascendens mandibulae bzw. des Unterkiefergelenkes bei Säugetieren. — Vjschr. naturf. Ges. Zürich 83, Beiblatt, 217—224, Zürich.
- LORENZ, H. G., 1968: Stratigraphische und mikropaläontologische Untersuchungen des Braunkohlengebietes von Baccinello (Provinz Grosseto, Italien). — Riv. Ital. Paleont. 74, 147—270, Milano.
- LYDEKKER, R., 1884: Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata. II. Siwalik and Narbada bunodont Suina. — Palaeont. Indica (10) 3, 35—104, Calcutta.
- MARINELLI, W., 1929: Grundriß einer funktionellen Analyse des Tetrapodenschädels. — Palaeobiologica 2, 128—141, Wien.
- 1931: Der Schädel des Höhlenbären. — Speläol. Monogr. 7/8, 332—497, Wien.
 - 1938: Der Schädel von Smilodon, nach der Funktion des Kieferapparates analysiert. — Palaeobiologica 6, 246—272, Wien.
- MATTHEW, W. D., 1910: The Phylogeny of the Felidae. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 28, 289—316, New York.
- MECQUENEM, R. de, 1924: Contribution à l'étude des fossiles de Maragha I. — Ann. Paléont. 13, 133—160, Paris.
- MOHR, E., 1942: Das Riesen-Waldschwein. — Zool. Garten 14, 177—191, Leipzig.
- 1960: Wilde Schweine. — Die Neue Brehm-Bücherei 247, 1—156, Wittenberg.
- MOTTL, M., 1966: Ein vollständiger Hyotherium palaeochoerus-Schädel aus dem Alt-pliozän (Pannon) Südost-Österreichs. — Mitt. Mus. Bergbau, Geol. u. Technik 28, 73—101, Graz.
- 1969: Bedeutende Proboscidier-Neufunde aus dem Alt-Pliozän (Pannonien) Südost-Österreichs. — Denkschr. Österr. Akad. Wiss., math.-natw. Kl. 115, 1—50, Wien.
- NATHUSIUS, H. v., 1864: Vorstudien für die Geschichte und Zucht der Haustiere, zunächst am Schweineschädel. — XI + 186 S. + Atlas 1—24, Tf. I—VI, Berlin (Wiegand & Hempel).
- NIKOLOV, I. & E. THENIUS, 1967: Schizochoerus (Suidae, Mammalia) aus dem Pliozän von Bulgarien. — Ann. Naturhist. Mus. 71, 329—340, Wien.
- PAVLON, M., 1913: Mammifères tertiaires de la Nouvelle Russie. I. Artiodactyles, Perisso-dactyles. — Nouv. Mém. Soc. Natur. 17, 1—67, Moscou.
- PEARSON, H. S., 1928: Chinese fossil suidae. — Palaeont. Sinica C, 5, 5, 1—75, Peking.
- PIA, J. & O. SICKENBERG, 1934: Katalog der in den österr. Sammlungen befindlichen Säugetierreste des Jungtertiärs Österreichs und der Randgebiete. — Denkschr. Naturhistor. Mus. 4, XVI + 544 S., Wien.
- PIFFL, L., 1955: Die Exkursion von Krems bis Absberg. — In: Beiträge zur Pleistozänforschung in Österreich. Verh. Geol. B-Anst., Bd. H. D, 70—78, Wien.
- PILGRIM, G. E., 1926: The fossil suidae of India. — Palaeont. Indica n. s. 8, No. 4, 1—65, Calcutta.
- POCOCK, R. I., 1923: The external characters of the Pigmy Hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*) and of the suidae and Camelidae. — Proc. Zool. Soc. London, 531—549.
- POMEL, A., 1848: Observations paléontologiques sur les hippopotames et les cochons. — Arch. Sci. phys. natur. Genève 8, 155—162.
- PORTMANN, A., 1959: Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. — 2. Aufl., 1—337, Basel (Schwabe).
- PRINCE, J. H., CH. D. DIESEM, I. EGLITIS & G. L. RUSSELL, 1960: Anatomy and histology of the eye and orbit in domestic animals. — XI + 307 S., Springfield (Ch. Thomas).
- RÜTIMEYER, L., 1864: Neue Beiträge zur Kenntnis der Torfschweine. — Verh. naturf. Ges. Basel 4, 139—186, Basel.
- SCHAFFER, J., 1940: Die Hautdrüsengänge der Säugetiere mit besonderer Berück-

- sichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Proktodäal-drüsen. — VIII + 464 S., Berlin & Wien (Urban & Schwarzenberg).
- SCHLESINGER, G., 1912: Studien über die Stammesgeschichte der Proboscidier. — Jb. k. k. geol. R.-Anstalt **62**, 87—182, Wien.
- SIMPSON, G. G., 1945: The principles of classification and a classification of mammals. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **85**, XVI + 350 S., New York.
- STARCK, D., 1953: Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugerschädels. — Z. wiss. Zool. **157**, 169—219, Leipzig.
- STEHLIN, H. G., 1899/1900: Über die Geschichte des Suiden-Gebisses. — Abh. Schweiz. Paläont. Ges. **26/27**, 1—527, Zürich.
- STORCH, G., 1968: Die Funktionstypen des Kiefergelenkes bei Säugetieren. — Natur & Mus. **98**, 41—46, Frankfurt/M.
- THENIUS, E., 1948: Die Säugetierfauna aus den Congerienschichten von Brunn-Vösendorf bei Wien. — Verh. Geol. B-Anst., 113—131, Wien.
- 1950: Postpotamochoerus nov. subgen. hyotherioides aus dem Unterpliozän von Samos (Griechenland) und die Herkunft der Potamochoeren. — Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-natw. Kl. I, **159**, 25—36, Wien.
 - 1954: Mammalia. — In: PAPP, A. & E. THENIUS: Vösendorf — ein Lebensbild aus dem Pannon des Wiener Beckens. — Mitt. Geol. Ges. Wien **46**, 50—81, Wien.
 - 1955: Sus antiquus aus Ligniten von Sophades (Thessalien) und die Altersstellung der Fundschichten. — Ann. géol. Pays hellén. **6**, 199—205, Athen.
 - 1956: Die Suiden und Tayassuiden des steirischen Tertiärs. — Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-natw. Kl. I, **165**, 337—382, Wien.
 - 1959: Wirbeltierfaunen. — Handb. stratigr. Geol. **3/2**, Tertiär II. XI + 328 S., Stuttgart (Enke).
 - 1969: Über einige Probleme der Stammesgeschichte der Säugetiere. Ergebnisse und Methoden der modernen Verwandtschaftsforschung. — Z. f. zool. Syst. & Evol. Forschg. **7**, 157—179, Hamburg.
 - 1969: Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). — Handb. Zool. **8/2**, 1—722, Berlin (de Gruyter) (1969a).
- TROFIMOV, B. A., 1954: Fossile Schweine der Gattung *Microstonyx*. — Dokl. Akad. Nauk USSR, Trudy Paläont. Inst. **47**, 61—99, Moskau (russ.).
- VIRET, J., 1961: Artiodactyla. — In: PIVETEAU, J. (éd.): Traité de Paléontologie **6/I**, 887—1084, Paris.
- VOGEL, Chr., 1969: Funktionelle und phylogenetische Aspekte der Morphologie des Schädels höherer Primaten einschließlich der Hominiden. — Z. Morph. Anthropol. **60**, 242—262, Stuttgart.
- WEIDENREICH, F., 1925: Domestikation und Kultur in ihrer Wirkung auf Schädelform und Körpergestalt. — Z. konstr. Lehre **11**, 1—52.
- WOODBURNE, M. O., 1968: The cranial myology and osteology of *Dicotyles tajacu*, the collared peccary and its bearing on classification. — Mem. S. Calif. Acad. Sci. **7**, 1—48, Los Angeles.
- ZAPFE, H., 1957: Ein bedeutender Mastodon-Fund aus dem Unterpliozän von Niederösterreich. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh. **104**, 382—406, Stuttgart.
- ZEUNER, F., 1934: Die Beziehungen zwischen Schädelform und Lebensweise bei den rezenten und fossilen Nashörnern. — Ber. naturf. Ges. Freiburg/Br. **34**, 21—80, Naumburg.

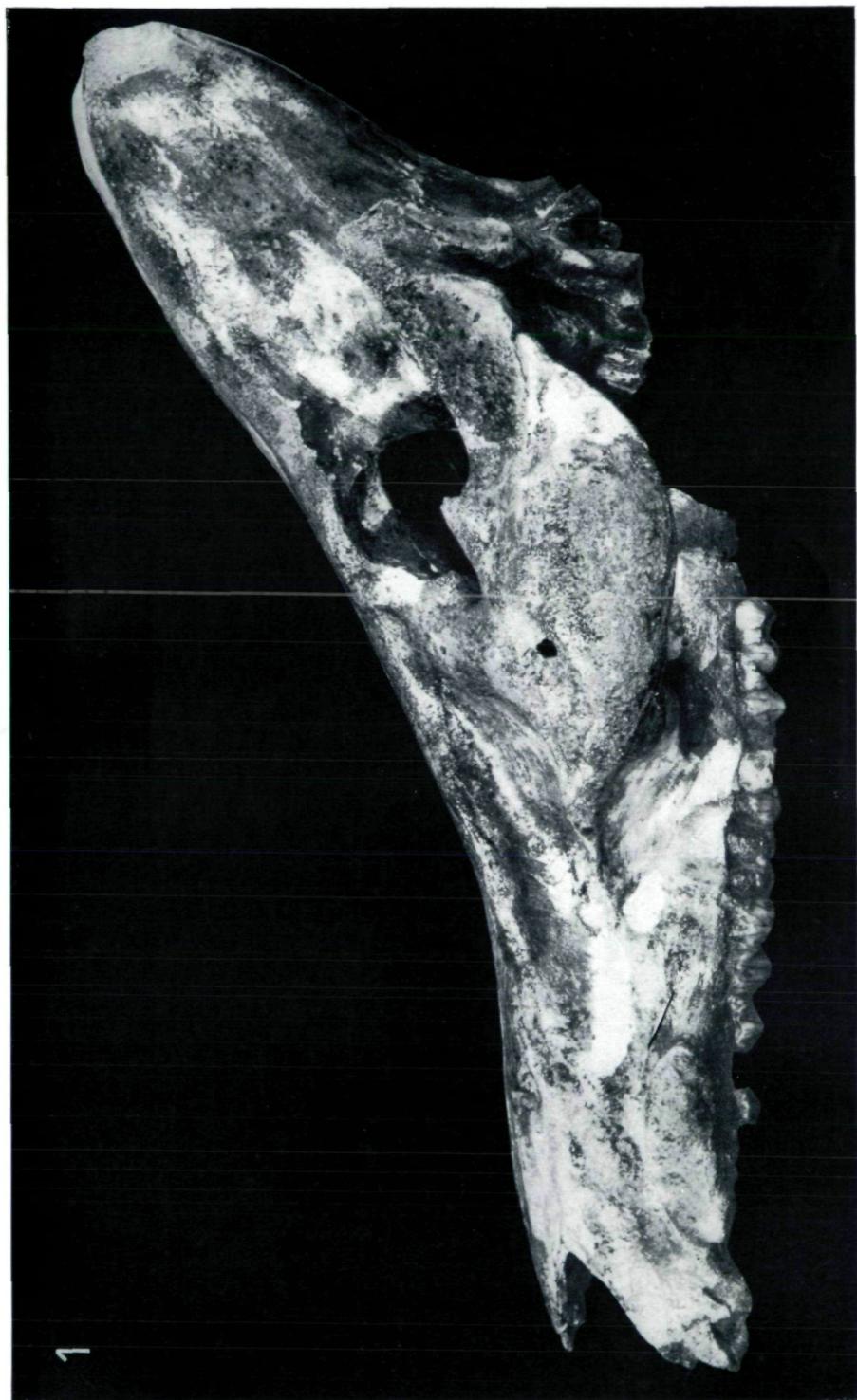
Nachtrag:

Nach Ausdruck der vorliegenden Arbeit ist von N. SCHMIDT-KITTLER eine sehr sorgfältige Bearbeitung der jungmiozänen Suiden von Sandeizhausen (Niederbayern) erschienen (Mitt.Bayer.Staatssammlg.Paläont., histor. Geol. 11, München 1971), die leider nicht mehr berücksichtigt werden konnte. Es werden erstmals Schädelreste von *Hyotherium soemmeringii* beschrieben. Diese zeigen große Unterschiede zum altpliozänen *Hyotherium palaeochoerus*, weshalb diese Art als *Korynochoerus* nov. gen. abgetrennt und auch nicht — wie bisher — von *Hyotherium* abgeleitet wird. Weiters werden *Korynochoerus*, *Microstonyx* und *Dicoryphochoerus* als Angehörige der Suinae (Tribus Dicoryphochoerini) klassifiziert.

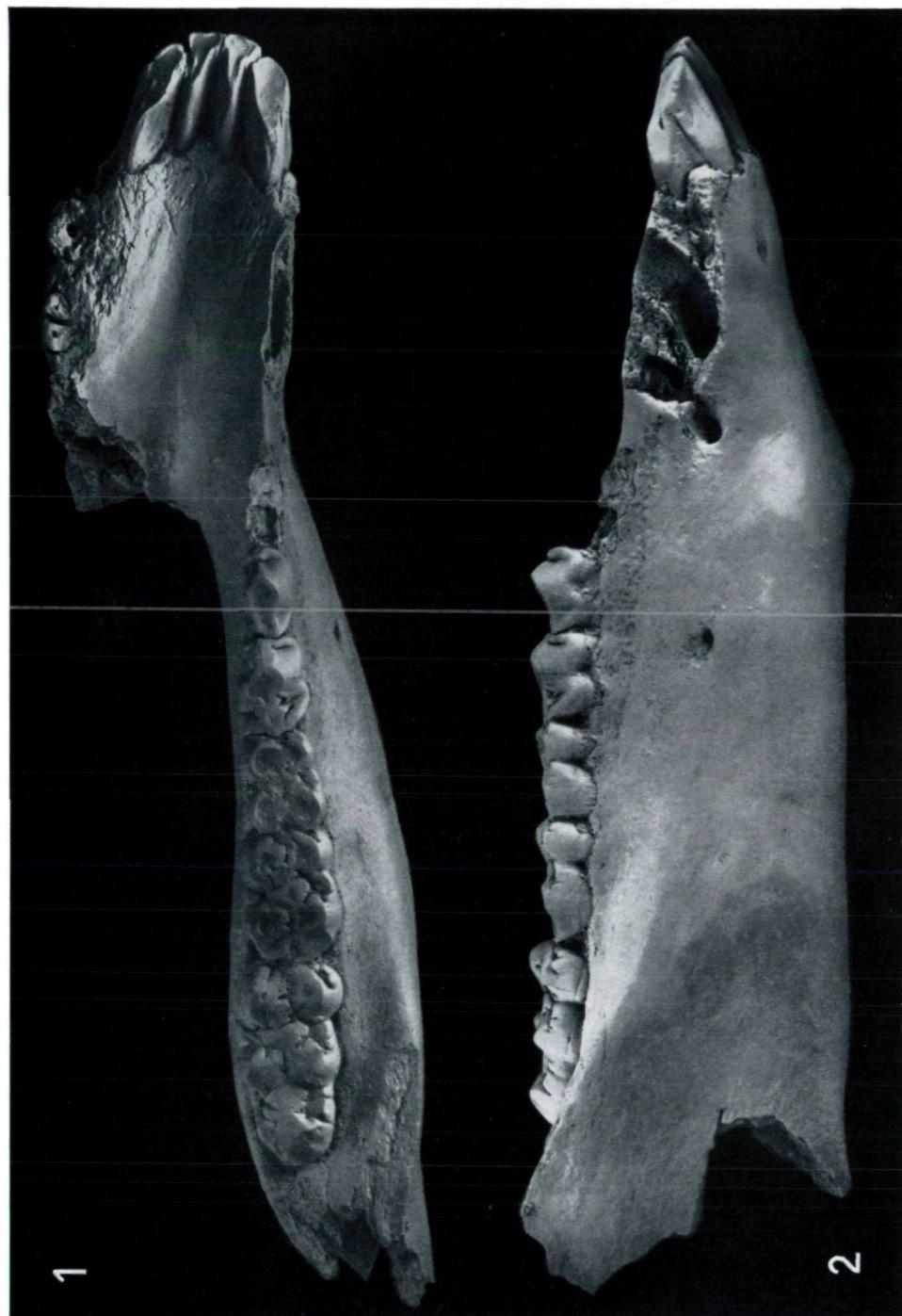
Die in meiner Arbeit aufgezeigten Übereinstimmungen zwischen "Hyotherium" *palaeochoerus* und *Microstonyx antiquus* lassen die generische Abtrennung der neuen Gattung *Korynochoerus* von *Microstonyx* ebenso fraglich erscheinen, wie etwa deren Zuordnung zu den Suinae und die angenommene nähere Zusammengehörigkeit von *Dicoryphochoerus* und *Microstonyx*. Hier ist wohl erst eine Neubeschreibung des Schädels von *Dicoryphochoerus* abzuwarten.



Tafel 1. *Microstonyx antiquus* (KAUP). Calvarium (Dorsalansicht) aus Stratzing.
Ca. $\frac{3}{5}$ nat. Größe.



Tafel 2. *Microstonyx antiquus* (KAUP). Calvarium (Lateralansicht) aus Stratzing.
Ca. $\frac{3}{5}$ nat. Größe.



Tafel 3. *Microstonyx antiquus* (KAUP). Unterkiefer aus Stratzing (Naturhist. Mus., Geol.-Paläont. Abt. 286/1957). Fig. 1. Dorsalansicht, Fig. 2. Lateralansicht.
Ca. $\frac{2}{5}$ nat. Größe.