

# Studien über die Stammesgeschichte der Proboscidier.

Von Dr. Günther Schlesinger,

Zoologen und Paläontologen am n.-ö. Landesmuseum in Wien.

(Mit 2 Lichtdrucktafeln [Nr. VI—VII] und 10 Textfiguren.)

---

## Einleitung.

Fund und Bestimmung der im ersten Abschnitt der vorliegenden „Studien“ eingehender behandelten Elefantenreste veranlaßten mich, nicht nur die Arten des Genus *Elephas*, sondern auch dessen Ahnen in des Wortes weitester Fassung sorgfältig zu studieren, soweit es mir die ungemein reiche Literatur und das mir erreichbare Material ermöglichten.

Die zahlreichen, zum Großteil mit photographischen Reproduktionen versehenen Arbeiten ließen mich ein Bild von der Stammesgeschichte und den Wanderungen der Rüsseltiere gewinnen, welches ich der Öffentlichkeit übergebe, obwohl es mir nicht möglich war, die Fülle von Proboscidierresten, welche in den auswärtigen Museen aufbewahrt werden, kennen zu lernen.

Ich maße mir auch dort kein Urteil an, wo es sich um Merkmale handelt, die nur aus der Autopsie des betreffenden Stückes klar werden können. Dagegen halte ich es für meine Pflicht, das zu prüfen, zusammenzufassen und als Ganzes zu geben, wovon ich selbst kraft stichhaltiger Beweispunkte überzeugt bin.

---

Die Auffindung der frühesten Ahnenformen der Rüsseltiere, *Moeritherium* und *Palaeomastodon* im Fayûm von Ägypten, deren Kenntnis wir den musterhaften Arbeiten C. W. Andrews' <sup>1)</sup> verdanken, hat uns mit der Lösung der Frage nach dem Stammlande der Proboscidiergruppe die Notwendigkeit auferlegt, mit einer enormen

---

<sup>1)</sup> C. W. Andrews, A descriptive Catalogue of the fossil vertebrata of the Fayûm, Egypt. London 1906. — On the Skull, Mandible and Milk-Dentition of *Palaeomastodon* etc. Phil. Trans. Royal Soc. ser. B. 199, pag. [193]. London 1908. — Geological Magazin, dec. 4, VIII., pag. 491. London 1901. — Geological Magazin, dec. 4, IX., pag. 292. London 1902. — Geological Magazin, dec. 5, I., pag. 113, London 1904.

Wandertätigkeit als Vorbedingung für ihre weltweite Verbreitung zu rechnen.

Forschen wir nach den Gründen, welche solche Wanderungen veranlassen konnten, so müssen wir drei Hauptmomente berücksichtigen:

1. die Milieuverhältnisse des ursprünglichen Verbreitungsgebietes bleiben gleich;
2. sie ändern sich plötzlich durchgreifend;
3. sie ändern sich allmählich.

Im ersten Falle kommt es, wenn die äußeren Verhältnisse günstig sind — und nur unter solchen gelangt ein Stamm zur Blüte — zur Übervölkerung, Herden wandern ab und suchen ihnen entsprechende Lebensbedingungen wieder zu finden. Gelingt dies, so steht die Entwicklung still, sind die neuen Bedingungen nicht durchgreifend verschieden, so schreitet sie durch Anpassung vorwärts. Solange nicht eines dieser Ziele erreicht ist, wird die Wanderung fortgesetzt.

Bei einem plötzlichen durchgreifenden Umschwung in den äußeren Verhältnissen (Klima oder Nahrungsmittel) erfolgt entweder eine wie oben geschilderte Wanderung oder die Gruppe erlischt, weil der allzu krasse Wechsel ein Anpassen unmöglich macht.

Geht dagegen die Umprägung des Milieus allmählich und durch Zwischenstadien vermittelt vor sich, so erfolgt die Adaptation im ursprünglichen Wohngebiete. Nur adaptationsunfähige Typen wandern in diesem Falle aus oder erlöschen.

Die Geschichte einzelner Säugerstämme, wie der Tapiere und Pferde, liefert uns Beispiele<sup>1)</sup> für die oben auseinandergesetzten Vorgänge. Meist dürfte ein Zusammenwirken mehrerer oder all der genannten Faktoren tätig gewesen sein.

Die Fossilfunde von Proboscidiern nötigen uns, ganz ähnliche Verhältnisse auch für diese Gruppe anzunehmen. Vom Eocän bis in das untere Miocän, die Zeit vor dem ersten großen Rückzug<sup>2)</sup> des Mittelmeeres, scheinen vornehmlich Übervölkerungen in Verbindung mit wenig entscheidenden Veränderungen des Aufenthaltsortes die Umformung jener kleinen Rüsseltierahnen bewirkt zu haben, welche in *Tetrabelodon pygmaeum* aus Algier den Höhepunkt der Spezialisierung erreicht haben. Erst mit diesem Genus beginnt im Miocän, der Zeit eines ziemlich konstanten feuchten, tropischen bis subtropischen Klimas auf der nördlichen Hemisphäre, die Entfaltung der zahlreichen über ganz Eurasien und Nordamerika verbreiteten Mastodonten; und weiter scheint es kein Zufall zu sein, daß in das Unterpliocän, den Beginn einer nach der größten Regression<sup>3)</sup> des Mittelmeeres eintretenden Trockenheitsperiode zwei wichtige Ereignisse in der Geschichte der Rüsseltiere fallen:

<sup>1)</sup> Vergl. O. Abel, Allg. Geologie, Bau und Geschichte der Erde, pag. 180, „3. Der Einfluß der Veränderung der Lebensbedingungen auf die Tierwelt“. Wien und Leipzig 1910.

<sup>2)</sup> Vergl. E. Suess, Das Antlitz der Erde, I., pag. 406. Prag und Leipzig 1885.

<sup>3)</sup> E. Suess, l. c. I., pag. 425.

Die Einwanderung der Mastodonten nach Südamerika und

die Entwicklung jochzähniger echter Elefanten in Indien.

Wenn ich diese noch näher zu beleuchtenden Punkte schon eingangs flüchtig erwähne, so geschieht dies, um prinzipiell die Möglichkeit eines tiergeographisch so aberranten Fundes, wie es der im folgenden mitgeteilte ist, entsprechend zu beleuchten.

Die eingehende Darlegung vorerwähnter Andeutungen fällt mit in die Hauptziele meiner Studien.

## I. Der Nachweis von *E. planifrons Falc.* in Niederösterreich.

Die Funde von fossilen Elefantenresten, welche bisher in unserer Monarchie gemacht worden waren, boten wenig Besonderes. In der Regel waren es Zähne und Skeletteile des Mammuts, welche zutage gefördert wurden, diese allerdings in reicher Fülle.

Umso überraschender war es, als dem niederösterreichischen Landesmuseum in Wien ein Elefantenmahlzahn von ungemein primitivem Charakter zukam. Es war sehr naheliegend, das Stück mit einer der beiden im Jungtertiär Europas nicht seltenen Arten zu identifizieren. Ein nur oberflächlicher Vergleich rückte den Urelefanten (*E. antiquus Falc.*) gänzlich außer Betracht, eingehende Studien aber sprachen zufolge eben der Merkmale gegen eine Bestimmung als *E. meridionalis Nesti*, welche den Zahn dem *E. planifrons Falc.*, einer typischen Form der indischen Sewalik-Hills<sup>1)</sup> nahe brachten.

Die Annahme des Vorkommens einer so ausschließlich sewalischen Art in unserem Gebiete mag vorerst befremdend und gewagt erscheinen. Doch schwinden derartige Zweifel alsbald, wenn wir bedenken, daß sich die Verbreitung der Rüsseltiere, wie die etlicher Säugerstämme, ohne die Annahme ausgedehnter Wanderungen nicht begreifen läßt<sup>2)</sup>.

### 1. Die geologischen Verhältnisse des Fundortes.

Die Reste unseres Elefanten wurden anläßlich eines Bahnbaues beim Durchstich des sogenannten Schotterberges nördlich von Dobermannsdorf bei Hohenau im Marchfelde gefunden. Das wichtigste und allein zur Bestimmung geeignete Stück ist ein Fragment eines Backenzahnes, welches unmittelbar neben der heutigen Bahntrasse in 4 m tiefer Lagerung gefunden wurde. Etwa 10 m von

<sup>1)</sup> Ich bemerke, daß dies der von H. Falconer und P. Cautley (Palaeontological Memoirs Vol. I, pag. 31) zum erstenmal gebrauchte richtige Name für die dem Himalaya südlich vorgelagerte Hügelkette ist.

<sup>2)</sup> Vgl. Ch. Depéret, Die Umbildung der Tierwelt (deutsch von R. N. Wegner), pag. 260 ff., Stuttgart 1909.



dieser Stelle entfernt war schon im Jahre 1905 infolge der Abtragung eines Teiles des Hügels zum Zwecke der Schottergewinnung nebst zwei unbestimmbaren Knochenbruchstücken der weitaus größte Teil einer sehr massigen rechten Scapula bloßgelegt worden (s. Textfig. 1).

Fig. 1.



Basaler Teil einer rechten Scapula von *E. planifrons* Falc. aus Dobermannsdorf im Marchfelde.

(Rechts unten ist, durch eine schwarze Linie und den zipfelartigen Vorsprung gekennzeichnet, das auf Seite 91 besprochene Stück leicht kenntlich.)

Es kann kein Zweifel sein, daß sämtliche Stücke ein und demselben Individuum zugehört haben. Dies geht aus folgenden Umständen hervor:

1. Die Lagerung der Knochenreste erscheint nur im ersten Augenblicke von der des Zahnes verschieden. Zwar wurden jene der Oberfläche bedeutend näher gefunden, doch erweist sich diese Tatsache als vollkommen nichtig bei der Erwägung, daß der Zahn weit mehr gegen die Mitte des Hügels zu gehoben wurde, ferner die andauernde Schotterabfuhr an dem Hange, welcher die fossilisierten Knochen barg, die Oberfläche erheblich tiefer verlegt hatte.

2. Der Erhaltungszustand der Reste führt uns zu dem gleichen Resultat. Alle Stücke sind zu einem festen, harten, bei der Berührung mit der Zunge stark haftenden Gestein von ockergelber Färbung umgewandelt. Ausgedehnte weiße Flecken überziehen ineinanderfließend die Oberfläche. Besonders charakteristisch ist die große Zahl von schwarzen, dendritenartigen Zeichnungen, welche den Zahn ebenso wie die Knochenfragmente bedecken.

All das wäre weniger entscheidend, wenn wir es mit einer primären Lagerung zu tun hätten. Eine genaue Überprüfung der Fossilien schließt dies nicht nur völlig aus, sondern macht es wahrscheinlich, daß sie schon im Zustande der beginnenden Petrifikation im Wasser gerollt wurden.

Die eine Seite des Zahnes ist stark abgeschliffen und zeigt in zwei Richtungen feinste Kerben, jedenfalls Schiebespuren infolge einer Unterlage aus größerem Quarzsand.

Die vordere Bruchfläche zeigt zwar sichere Spuren mechanischer Einwirkung, ist aber sehr wenig abgerollt, ein Zeichen, daß zur Zeit des Transportes durch fließendes Wasser ein bereits hoher Grad von Härte vorhanden gewesen sein muß, wie dies auch das Aussehen der seitlichen Schiebefläche bekundet.

Noch viel offenkundiger zeigen die Knochenreste dieselben Merkmale andauernder mechanischer Wassertätigkeit. Die Gelenkfläche des Schulterblattes ist, insbesondere an den Rändern, sehr stark abgerollt und weist ganz eigenartige Furchen auf, welche mit Quarzsand und kleinen Kieselkörnern erfüllt sind, wie sie auch an den beiden letzten Lamellen des Backenzahnes in geeigneten Winkeln haften; diese grubigen Vertiefungen sind nur mit ähnlichen Bildungen an von Wasser angegriffenem Kalkstein vergleichbar. Ebenso spricht auch die Gestalt der ganzen Innenfläche der Scapula für eine chemische Einwirkung des Wassers auf den schon petrifizierten Knochen.

Dazu kommt ein Moment von höchster Bedeutung:

An der vorderen Seite der Scapula ist ein etwa 1 dm<sup>2</sup> großes und nur 3 cm dickes Stück abgebrochen und paßt (wie aus dem folgenden leicht zu begreifen ist, zwar nicht scharf) doch so vollkommen genau an die Bruchfläche, daß über die Art des Aneinandersetzens kein Zweifel bestehen kann. Ein derart gestalteter plattenartiger Teil eines Knochens kann nur im petrifizierten Zustand losgelöst worden sein, da an dieser Stelle weder durch eine Knochen-naht noch sonst irgendwie die Vorbedingung für eine spontane Trennung der beiden Teile gegeben ist. Beide zeigen reichlich Rollspuren, welche unzweideutig ersehen lassen, daß zur Zeit der Abrollung die Stücke bereits getrennt waren, weil das kleinere das

größere an einer Stelle weit überragt, wo dieses eine abgeschobene Bruchfläche aufweist.

Es ist sehr naheliegend, diesen Zeitpunkt des Zerbrechens und Abrollens mit der Zeit der Bildung jener Schotter zusammenfallen zu lassen, zumal wir keine Anhaltspunkte für eine spätere nochmalige Umlagerung derselben haben.

Ich glaube, daß nach dem Gesagten die Zusammengehörigkeit sämtlicher Fossilien mehr als wahrscheinlich ist, daß wir berechtigt sind, in dem Schulterblatt und den Bruchstücken Reste desselben Elefanten anzunehmen, dessen Backenzahn in kaum nennenswerter Ferne in den gleichen Flußschottern bis auf unsere Zeit geborgen blieb. Doch auch die Möglichkeit einer nach dem Fossilisationsprozeß erfolgten Einbettung wird uns durch eine Zahl der vorerwähnten Merkmale wahrscheinlich gemacht.

Die Schotter von Dobermannsdorf sind typische, ocker-gelb bis rostrot gefärbte sogenannte „Belvedereschotter“. In letzter Zeit hat sich H. Vettters<sup>1)</sup> eingehend mit dem Alter dieser Ablagerungen beschäftigt und ist zu dem Ergebnis gelangt, daß die Hauptmasse dieser Schotter dem Pliocän (pontische Stufe) zugehört, einzelne Partien, besonders die tieferen, möglicherweise älter sind<sup>1)</sup>.

Funde von Säugetierresten<sup>2)</sup>, unter anderem auch in der Gegend von Mistelbach, ergaben diese Anhaltspunkte.

Von Interesse ist die Tatsache, daß in eben dem Schotterhügel, welcher die Elefantenreste geliefert hatte, in ziemlicher Tiefe eine sehr stark abgerollte, zum Teil durch Wasser chemisch angegriffene Schale einer *Ostrea crassissima*, gefunden wurde. Die Gruben sind mit Flußsand und -schotter ausgefüllt; es kann kein Zweifel bestehen, daß sie zur Zeit der Bildung der Schotter von ihrer Lagerstätte losgerissen und von dem pliocänen Strom mitfortgeführt wurde.

Da nun westlich von Dobermannsdorf gegen Mistelbach (so bei Hauskirchen) sarmatischer detritärer Leithakalk und sarmatische Sande nicht selten sind, ferner auf den Feldern zwischen den beiden Orten sich abgerollte Stücke von Cerithiensandstein sehr häufig finden, müssen wir annehmen, daß die Schotter von Dobermannsdorf gleichalterig oder wenig jünger sind als die in Mistelbach und Umgebung aufgeschlossenen.

Bei einer Bereisung des Marchfeldes, die ich unternahm, um mich von der Richtigkeit des oben Gesagten zu überzeugen, fiel mir auf, daß die Schotterhügel gegen Osten hin immer niedrigere, von Norden nach Süden ausgedehnte Ketten bilden; diese Tatsache legte mir den Gedanken nahe, daß die mächtige pliocäne Donau von Krems her ihre Schottermassen in dem Maße weniger umfangreich und mehr östlich ablagerte, als der pontische See und mit ihm

<sup>1)</sup> H. Vettters, Die geologischen Verhältnisse der weiteren Umgebung Wiens etc., pag. 7. Wien 1910.

<sup>2)</sup> H. Hassinger, Geomorphologische Studien im inneralpinen Wiener Becken, pag. 45 in Pencks Abhandl., VIII., 3. Leipzig 1905.



auch die westlichen Rückstände der einstigen Meeresbedeckung sich immer mehr zurückzogen, so daß wir im Westen die älteren, im Osten die jüngeren Tertiärschotter vor uns haben.

Die Säugetierfauna der Mistelbacher Belvedereschotter trägt ausgesprochen pontischen Charakter <sup>1)</sup> (II. Säugetierfauna des Wiener Beckens n. Suess). Es ist im wesentlichen die gleiche Tiergesellschaft, welche wir aus den roten Seetonen von Pikermi kennen. Über diesen unzweifelhaft als unteres Pliocän feststehenden Schichten folgen, wie aus den Lagerungsverhältnissen und Fossilfunden von Aszód <sup>2)</sup>, nordöstlich von Gödöllő hervorgeht, zwei verschiedene Ablagerungen, deren untere *Mastodon arvernense* führte, während die obere zahlreiche Backenzähne von *E. meridionalis* lieferte.

R. Hoernes <sup>3)</sup> nimmt auch für die inneralpinen Niederungen von Wien das Vorkommen dieser höchsten Schichten an und stützt sich unter anderem auf den Vergleich des umgeschwemmten Belvedereschotters mit dem Quarzschotter östlich von Pest durch Th. Fuchs.

Nach alldem erscheint es, wenigstens für unser Gebiet, festgestellt, daß *Mastodon arvernense* und *Elephas meridionalis* zwei verschiedenen Zeitabschnitten und Faunen angehört haben, worauf schon Th. Fuchs <sup>4)</sup> hingewiesen hat <sup>5)</sup>.

Daraus folgt, daß zwischen den Ablagerungen mit der Pikermifauna (Unterpliocän, pontische Stufe) und den Sanden von Aszód, Gödöllő usw. mit *E. meridionalis* <sup>6)</sup> (Oberpliocän) eine mittelpliocäne Schichte mit der Fauna von Montpellier <sup>7)</sup> angenommen werden muß, welche *M. arvernense* als typisches Leitfossil führt und nach Hoernes <sup>7)</sup> in den Paludinenschichten Slawoniens, den Sanden von Ajnáczkő, der Kohle von Bribir und den Ligniten

<sup>1)</sup> Gelegentlich einer mehrmaligen genauen Durchsicht der Fossilien des Mistelbacher Ortsmuseums, welche mir dank der Liebenswürdigkeit des Herrn k. k. Finanzrat Karl Fitzka ermöglicht war, konnte ich feststellen: *Dinotherium giganteum*, *Aceratherium incisivum* und *Hipparion* neben *Mastodon longirostre* und *Sus* sp. — Vergl. H. Vettters l. c. pag. 18, ferner R. Hoernes, Bau und Bild der Ebenen Österreichs in Bau und Bild Österreichs von Diener, Hoernes, Suess, Uhlir. Wien und Leipzig 1903, pag. 1015.

<sup>2)</sup> R. Hoernes, l. c. pag. 1014. Über die Verschiedenheit der beiden Horizonte kann kein Zweifel bestehen, da der untere von blauem Mergel, der obere von Schotter gebildet wird.

<sup>3)</sup> R. Hoernes, l. c. pag. 1014.

<sup>4)</sup> Th. Fuchs, Über neue Vorkommnisse fossiler Säugetiere usw. nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die sogenannte „pliocäne Säugetierfauna“ (pag. 49) und Beiträge zur Kenntnis der pliocänen Säugetierfauna Ungarns (pag. 269) in Verhandl. d. k. k. geol. R.-A. Wien 1879.

<sup>5)</sup> Damit muß nicht die Möglichkeit eines gemeinsamen Vorkommens beider Arten im Val d'Arno superiore geleugnet werden. Es ist ohne weiteres denkbar, daß sich unter den jedenfalls günstigeren und anderen klimatischen Verhältnissen am Südhange der Alpen *M. arvernense* bis in die Zeit, als *E. meridionalis* das Val d'Arno erreichte, erhalten hat. Die Frage wird nach Darlegung der Wanderungen des Genus *Elephas* ohne weiteres klar.

<sup>6)</sup> Ich halte die Bezeichnung „Fauna des Arnoteles“ bei R. Hoernes l. c. pag. 1015 für nicht günstig gewählt, zumal die Vergesellschaftung der beiden Proboscidiergattungen nicht mit Sicherheit in Abrede gestellt werden kann.

<sup>7)</sup> R. Hoernes, l. c. pag. 1015.

des Schalltales vertreten ist, der konsequenterweise auch der Mergelhorizont (mit *M. arvernense*) von Aszód bei Gödöllő zuzuweisen ist<sup>1)</sup>.

Mit Rücksicht auf die oben auseinandergesetzten Tatsachen ist es naheliegend, die gefundenen Skeletteile für die Reste eines Tieres zu halten, welches spätestens im Mittelpliocän gelebt hat, da die Schotter von Dobermannsdorf in ihrem Gesamtcharakter mit den Mistelbacher Belvedereschottern, deren pontisches Alter feststeht, zwar völlig übereinstimmen, möglicherweise aber zufolge ihrer östlicheren Lage etwas jünger sein können.

2. Beschreibung der Reste.

Der weitaus wichtigere und allein bestimmbare Rest ist das ziemlich umfangreiche und sehr gut erhaltene Fragment eines Backenzahnes. (Taf. VI, Fig. 1 und 2.)

Das Stück zeigt folgende Maße:

	Millimeter	
Größte Länge . . . . .	150	
Maximalhöhe (in der Flucht des 3. Joches)	120	
Maximalbreite (letztes Joch) . . . . .	95	
Höhe der Joche (von rückwärts):		
Zunahme der Abkantung	Talon (abgebrochen) . . . . .	50
	1. Joch . . . . .	66
	2. Joch . . . . .	65
	3. Joch . . . . .	62
	4. Joch . . . . .	55
	5. Joch . . . . .	45

Zweifellos haben wir es mit dem ungefähr halben Bruchstück eines III. echten Molaren zu tun. Keine Spur von Pressionseffekten durch einen nachrückenden Zahn ist an der Hinterseite des Fossils zu sehen. Vielmehr ist an der hinteren Schmelzwand des Talons<sup>2)</sup>, welche zum Teil erhalten ist, zu erkennen, daß sich derselbe unbehindert entfaltet hat.

Die Kauflächenansicht zeigt uns einen breitkronigen, mit verhältnismäßig wenigen, weitgestellten Lamellen versehenen Zahn. Das Zement der Joche ist dick.

Der Talon ist seitlich und oben abgebrochen und zeigt die Reste von drei fingerartigen Schmelzpfählern (Digitellen), welche normalerweise mit Dentin ausgefüllt sind.

<sup>1)</sup> In Spanien wurde die gleiche Dreiteilung des Pliocäns durch M. Schlosser (Über Säugetiere und Süßwassergastropoden aus Pliocänablagerungen Spaniens etc. in N. Jahrb. f. M. II., pag. 36. Stuttgart 1907) unzweifelhaft nachgewiesen.

<sup>2)</sup> Daß dieses letzte Joch der Talon und nicht etwa eine durch einen Bruch zur „letzten gewordene“ Lamelle ist, geht mit Sicherheit aus der Art der Verjüngung der Jochbreiten nach hinten hervor.



Das erste Joch, welches durch eine 10 mm breite Zementlage vom Talon getrennt ist, setzt sich aus fünf Digitellen zusammen, deren rechteste weggeschlagen ist. Hinter dem Mittelpfeiler reiht sich eine sechste kleine Adventivdigitelle an.

In gleicher, durch Zement ausgefüllter Entfernung bauen fünf zum Teil schon verschmolzene Pfeiler das zweite Joch auf; vom dritten an ist keine Fingerung sichtbar. Die Schmelzfiguren sind infolge der vorgeschrittenen Abkaut einheitlich. Von der Fältelung, welche die letzten beiden Abrasionsfiguren auszeichnet, ist der nach hinten rückspringende Zipfel deutlich erhalten, doch noch klein, die seitliche Fältelung ist zerstört. Am Vorderrande ist die für die letzten Joche typische Kannelierung ebenfalls unzweifelhaft erkennbar. Das dritte Joch ist von dem zweiten durch eine 12 mm breite, von dem vierten, wie dieses von dem fünften, durch eine 15 mm breite Zementlage getrennt.

Von den beiden vordersten, am schönsten erhaltenen Lamellen ist nur der rechte, wenig wichtige Rand der fünften abgebrochen. Sie zeigen besonders gut die Dicke und Ornamentierung des Schmelzbleches. Der Hinterrand springt etwa 3 cm vom linken Rand in einer mäßigen Falte nach vorn, bildet dann drei bis vier kleine Wellen und sendet etwa in der Mitte einen mächtigen, 7 mm langen Zipfel nach hinten aus; dann folgen Wellen, wie auf der linken Seite mit einer kleinen Einbuchtung nach vorn am vierten, ohne eine solche am fünften Joche. Der Vorderrand ist grobkanneliert, die Rillen vergrößern sich zeitweise, insbesondere den Falten der Hinterseite gegenüber, zu stärkeren Wellen. Die Breite des letzten Joches in der Gegend der stärksten medianen Expansion beträgt 20 mm, des vorletzten 18 mm.

Grobe, durch große Zementintervalle getrennte und bis zu 15 mm über die Zementbasis rautenförmig erhobene Lamellen läßt uns schon die Ansicht von der Kaufläche als auffallendstes Merkmal erkennen. Numerisch drückt sich dies im Verhältnis zwischen Länge und Jochzahl (150:6) aus, wonach auf 1 Lamelle samt Zementlage 25 mm kommen.

Die Seitenansicht des Zahnes gibt uns neben der viel klareren Bestätigung der letzterwähnten Tatsachen, insbesondere was die Dicke des Zements und die rautenförmige Erhebung der Joche anbelangt, zwei weitere äußerst wichtige Merkmale:

1. Die Schmelzbögen reichen nach unten bis zu einer ziemlich geradlinigen Grenze, welche durch die Höhenwerte der Joche (s. pag. 94) bestimmt ist. Da nun infolge der ganz eigenartigen Zahnung der Elefanten die Molaren immer vorn mehr niedergekaut sind als hinten, ist die Kronenhöhe je nach dem Abkautstadium an den einzelnen Jochen verschieden. Die tatsächliche Höhe können wir nur in jenen Fällen ermitteln, wo wenigstens eine Lamelle noch unangekaut oder in einem geringen Abkautstadium vorhanden ist; in letzterem Falle läßt sich die Höhe leicht finden, da die Joche bogenförmigen Scheiben entsprechen und aus der Neigung der beiden Bogenschenkel gegeneinander der Kulminationspunkt einfach rekonstruiert werden kann.

Einer der beiden vorerwähnten Abkauungszustände liegt aber gerade wegen der Sonderheit der Elefantendentition bei der Mehrzahl der Backenzähne vor.

Bei unserem Stücke wurde das erste Joch (von rückwärts) eben erst in Kaufunktion gesetzt; wir können daher die absolute Kronenhöhe mit 66—70 mm festlegen. Die ganze Partie unterhalb der obgenannten Grenze wird von der Wurzel eingenommen, welche demnach zwischen 64 und 65 mm schwankt.

Ein Vergleich dieser beiden Elemente des Zahnes zeigt uns, daß die absolute Höhe der Krone derjenigen der Wurzel ungefähr gleichkommt, also die Hälfte des ganzen Stückes ausmacht.

Der Wert und die Wichtigkeit dieses Verhältnisses von Kronen- und Wurzelhöhe für die Bestimmung von Elefantenmolaren und insbesondere für die phylogenetische Betrachtung dieser Tiergruppe wurde von sämtlichen Autoren bisher übersehen.

Es ist dies um so erstaunlicher, als H. Falconer<sup>1)</sup> in seiner *Fauna antiqua Sivalensis* eine Zahl von Schnitten verschiedener Zähne von *Mastodon*, *Stegodon* und *Elephas* abbildet und auf die Zunahme<sup>2)</sup> der Kronenhöhe im Verlaufe der Entwicklung des Elefantentammes durch Wort und Bild hinweist, ferner H. Pohlig<sup>3)</sup> von tapinodischen und hypselodischen Molaren spricht. Nie wurde die Wurzel mit in Rücksicht gezogen und gerade auf sie kommt es an.

Wir lernen die Bedeutung dieses Verhältnisses schätzen, wenn wir bedenken, daß die Elefanten, wie in einem späteren Abschnitt eingehender dargelegt werden soll, infolge der Änderung ihrer Ernährungsbedingungen den Lamellenzahn erlangten, daß sich infolge der vermehrten Kautätigkeit der kurzkrönige, langwurzelige (also brachyodonte) Mastodontenzahn zum langkrönigen, kurzwurzeligen und schließlich fast wurzellosen (also hypsodonten) Elefantenzahn umbildete.

Es ist dies dieselbe Erscheinung, die wir im Verlaufe der Entwicklung des Pferdestammes beobachten können.

2. Ein zweites Merkmal, welches für die Bestimmung von Elefantenmolaren, vor allem für die Trennung primitiver und spezialisierter Typen Bedeutung hat, ist die Größe des Winkels, welchen Kronenbasis und Kaufläche einschließen. Allerdings ist es nur in jenen Fällen anwendbar, wo das hinterste Joch eben angekauft ist.

Das Nachrücken des permanenten Gebisses erfolgt bei Huftieren in der Regel in vertikaler Richtung, so daß die Kaufläche

<sup>1)</sup> H. Falconer, *Fauna Antiqua Sivalensis Proboscidea*. Pl. I u. II, London 1846.

<sup>2)</sup> H. Falconer und P. Cautley, *Palaeontological Memoirs*. Vol. I, pag. 74—75. Pl. 4, London 1863.

<sup>3)</sup> H. Pohlig, *Dentition und Kraniologie des Elephas antiquus Falc.* etc. I. Teil, pag. 138, in *Nova Acta Leop. Carol. Acad.* Bd. LIII. Nr. 1. Halle 1888.

horizontal in Funktion tritt. Dies war auch bei den Ahnen der Elefanten, teilweise noch bei *Tetrabelodon angustidens* der Fall und erfuhr bei den kurzsymphysigen Mastodonten eine nur geringe Änderung im Sinne der elephantoiden Dentition. Mit der Vermehrung der Lamellen beim Genus *Stegodon* und *Elephas* ergab sich die Notwendigkeit, den wesentlich verlängerten Zahn trotz der Verkürzung der Symphyse unterzubringen; der Zahn mußte, anstatt auf einmal, allmählich in Funktion treten und rückte im Ober- wie im Unterkiefer<sup>1)</sup> in einem Kreisbogen von oben nach unten heraus. Ein derartiges Herausrücken hat zur Folge, daß die vorderen Lamellen zur Zeit, wo die letzte in Kaufunktion tritt, bereits ziemlich abradiert sind, und zwar ist der Unterschied um so größer, je stärker die Krümmung des Kreisbogens ist.

Diese hinwieder ist dem Spezialisationsgrad der Art proportional.

Der Unterschied läßt sich nun durch einen Winkel ausdrücken, dessen Schenkel von der Kaufläche und der Kronenbasis gebildet werden.

Er beträgt in unserem Falle, wo das erforderliche Abrasionsstadium eben erreicht ist, ungefähr 12°.

Die Vorderansicht des Stückes bietet nichts Auffallendes; die Wurzel ist nahe unterhalb der Krone stark komprimiert.

Über die Vorder- und Hinterseite des Zahnes kann nach all dem Ausgeführten kein Zweifel sein. Orientieren wir nun die Wurzel vertikal, wie sie im Kiefer stand, so ergibt sich die Deutung des Zahnes als linker III. Mandibelmolar ( $M_3$ )<sup>2)</sup>. Als Unterkieferzahn ist er durch die konkave Kaufläche gekennzeichnet; die Oberkiefermolaren weisen bei Elefanten immer eine konvexe Abrasionsfläche auf. Als linken Mandibelzahn charakterisiert ihn die starke Neigung der Disken nach innen bei obiger Orientierung.

Ich schalte an dieser Stelle die Beschreibung eines Restes ein, welcher im städtischen Museum in Krems a. D. liegt und so weitgehend mit dem eben beschriebenen Zahn übereinstimmt, daß seine Zugehörigkeit zur gleichen Spezies wohl kaum einem Zweifel unterliegt (siehe Taf. VI, Fig. 3).

Das Stück, für dessen bereitwillige Überlassung zur Bearbeitung ich Herrn Oberlandesgerichtsrat Dr. Franz Spängler † in Krems zu herzlichstem Dank verpflichtet bleibe, wurde in einer Schottergrube an der Straße nach Stratzing gefunden.

Die Schichtenlagerung dieser Grube ist folgende (vergl. dazu: Bau und Bild l. c. pag. 1001):

<sup>1)</sup> Im Unterkiefer rückt der Zahn aus dem Vertikalast in den horizontalen vor.

<sup>2)</sup> Ich bezeichne:

$m^1, m^2, m^3$  = obere,  $m_1, m_2, m_3$  = untere Milchmolaren;

$M^1, M^2, M^3$  = obere,  $M_1, M_2, M_3$  = untere echte Molaren.



Löß  
Grobe Gerölle  
Graugrüner, stark sandiger Letten  
Rostroter Schotter.

Als Fundstelle ist ein „Schotter“ bezeichnet; es kann kaum eine andere Schichte als die unterste in Betracht kommen.  
Der Rest, viereinhalb Joche eines III. (?) (nach der konvexen Kaufläche wahrscheinlich oberen und dann linken) Molaren, ist rückwärts abgebrochen; das hinterste Joch dürfte nach dem Konvergieren seiner seitlichen Begrenzungsflächen das zweite bis vierte sein.

Die Maße sind:

Länge . . . . .	110 mm
Breite: 1. Joch . . . . .	60 "
2. " . . . . .	85 "
3. " . . . . .	90 "
4. " . . . . .	83 "
5. Joch ein kurzer Mittelrest von	34 "
Höhe: 1. " . . . . .	85 "
2. " . . . . .	75 "
3. " . . . . .	67 "
4. " . . . . .	45 "

Die beiden rückwärtigen Lamellen bestehen aus je 5 Pfeilern mit grobem Schmelz. Die Kannelierung ist hier schwach, tritt aber vom nächsten Joch an immer deutlicher in die Erscheinung, während die Fingering verschwindet.

Schon in der Mitte dieser Lamelle zeigt sich eine Zipfelbildung und Fältelung des Emails ganz ähnlich wie an den beiden letzten Jochen des Dobermannsdorfer Molaren. Noch schöner prägt sich diese Ähnlichkeit an der letzten vollständigen Usurfigur und an dem kleinen Mittelrest aus.

Ein Vergleich der beiden Abbildungen auf Taf. VI, Fig. 1 und Fig. 3, lehrt die außerordentliche Übereinstimmung.

Das Zement ist sehr reich und hüllt die Lamellen auch seitlich zum Teil ein.

Die Schmelzleisten sind stark rautig erhoben.

3. Bestimmung der Reste.

Schon ein weniger eingehender Vergleich unseres Molaren mit europäischen fossilen Arten zeigt durchaus unzweideutig, daß nur der Südelefant (*E. meridionalis Nesti*) für ein sorgfältiges komparatives Studium in Betracht kommt.

H. Pohlig<sup>1)</sup> hat mit der Einteilung des Genus *Elephas* in drei Gruppen einen sich recht gut bewährenden Schlüssel für die erste

<sup>1)</sup> H. Pohlig, On fossil Elephants, in Quart. Journ. Geol. Soc. XLII, pag. 181. London 1886; ferner: Dentition und Kraniologie etc. I. Teil, pag. 138. Die Einführung der „international verständlichen“ Ausdrücke halte ich für einen

Orientierung bei Bestimmung von Elefantenmolaren gegeben, welcher uns zu demselben Schlusse führt; er unterscheidet:

I. Archidiskodonten: Typus *E. meridionalis*, Übergang zur folgenden Gruppe *E. planifrons*. Tapinodiske, latikoronate, kurze und pachyganale Molaren. Parsilamellat (meist nur 15 Lamellen an *M* III).

II. Loxo- (Disko-)donten: Typus *E. africanus* (u. *E. priscus*); Übergang<sup>1)</sup> zu der folgenden Gruppe bildet *E. antiquus*. Hypselodiske, angustikoronate Molaren.

III. Polydiskodonten: Typus *E. primigenius*. Übergänge zu der vorhergehenden Gruppe in *E. indicus*, *E. (?) namadicus*. Hypselodiske, latikoronate, lange, endioganale Molaren. Densilamellat (meist über 20 Lamellen an *M* III).<sup>2)</sup>

Diese Zusammenstellung zeigt uns, daß die Gruppen II und III ohne weiteres außer Betracht kommen.

#### a) Vergleich mit *E. meridionalis*.

Ein eingehendes Studium und sorgfältiges Vergleichen mit den zahlreichen publizierten Zähnen von *E. meridionalis* ließ es mir unmöglich erscheinen, das Stück mit dieser Art zu identifizieren.

Die Jochformel kann uns diesbezüglich wenig Aufschluß geben. Einerseits kann sie in unserem Falle nur rekonstruktiv annähernd erschlossen werden, anderseits hat sie überhaupt nur mittleren Wert, schwankt in der Regel bei *E. meridionalis* zwischen  $x 11 x$  und  $x 13 x$ <sup>2)</sup>, bei *E. planifrons* zwischen  $x 10 x$  und  $x 11 x$ .

Die Formel wurde in diesen Grenzen seinerzeit von Falconer<sup>3)</sup> festgelegt, von Leith Adams<sup>4)</sup> bestätigt und vor kurzem durch C. W. Andrews<sup>5)</sup> wieder begründet.

Mißgriff und gebe ihre Erklärung: Tapinodisk = mit niedrigen Jochen (Gegensatz = hypselodisk), latikoronat = breitkronig (Gegensatz = angustikoronat), pachyganal = mit dickem Schmelzblech (Gegensatz = endioganal), parsilamellat = mit wenigen Lamellen (Gegensatz = densilamellat).

<sup>1)</sup> Die „Übergänge“ sind nicht in phylogenetischem Sinne zu verstehen.

<sup>2)</sup>  $x-x$  sind die Talone. Pohlig nimmt  $x 16 x$  als Maximum an; es hat dies seinen Grund darin, daß der Autor zur Zeit der Abfassung der Monographie (Dentition etc.) die englischen Vorkommnisse aus den „Forestbeds“, die er 1909 (M.-B. deutsch. geol. Ges. Bd. 61, pag. 242, Bonn) in ihrer Gesamtheit als *E. trogontherii* erkannte, noch zu *E. meridionalis* stellte. Dies stimmt vollkommen mit den Schlüssen, zu welchen K. Weithofer (Die fossilen Proboscider des Arnoteles in Beitr. z. Pal. Öst.-Ung. VIII., pag. 171, Wien 1891) aus dem Studium des italienischen Materials gelangte.

Daß die Lamellenformeln nur mittleren Wert haben können, geht aus der Erwägung hervor, daß die Vermehrung der Lamellenzahl mit der phylogenetischen Weiterentwicklung Hand in Hand geht und es aus diesem Grunde Formen geben muß, die nicht mehr *A* und noch nicht *B* sind.

Den Typus für *E. meridionalis* bilden jedenfalls die Stücke aus dem Oberpliocän des „Val d'Arno superiore“.

Die untere Grenze ( $x 11 x$ ) wird auch von den ältesten Typen aus Südrußland nicht überschritten. Vergl. M. Pavlow, Les éléphants fossiles de la Russie in Nouv. Mem. Soc. imp. Mosc. T. XVII, pag. 25 bis 27.

<sup>3)</sup> H. Falconer und P. Cautley, Pal. Mem. Vol. I, pag. 91.

<sup>4)</sup> L. Adams, On fossil Elephants, in Palaeontogr. Soc. London 1877—1881, pag. 208.

<sup>5)</sup> C. W. Andrews, A Guide to the Elephants (Recent & fossil), British Museum of Nat. History, pag. 46. London 1908.

H. Pohlig<sup>1)</sup> trat, entgegen den erstgenannten Autoren, für die weiten Grenzen von  $x\ 10\ x$  bis  $x\ 14\ x$  für *E. planifrons* ein und zog als Begründung die von Falconer (Vol. I, pag. 433—434) selbst gegebenen Daten heran.

Diese Tatsache verliert jedoch alle Bedeutung, wenn wir bedenken, daß

1. durch den vorschnellen Tod Falconers in seine Publikationen Verwirrungen gelangten, die sich nie wieder gänzlich ausilgen ließen;

2. das britische Material von *E. planifrons*, wie mir Herr Prof. C. W. Andrews<sup>2)</sup> in London brieflich mitteilt, zum größten Teil die zur Bestimmung weitaus wichtigste Seitenansicht unmöglich macht;

3. *E. planifrons*, wie ich später überzeugend darzulegen hoffe, für *E. meridionalis* und dessen indischen Vertreter *E. hysudricus* Falc. die Ausgangsform bildet und demgemäß in Indien erst zu einer Zeit verschwand, wo die Abwanderung der Herden, aus welchen sich *E. meridionalis* entwickelte, längst erfolgt war.

Dies stimmt auch mit dem Schlusse überein, zu welchem Pohlig<sup>3)</sup> aus der Gesamtbetrachtung der Zähne von *E. planifrons* gelangt.

Obwohl, wie oben bemerkt, die Lamellenformeln nur mittleren Wert haben, ist es doch von Interesse, sie in unserem Falle annähernd zu rekonstruieren.

Unser Zahn trägt sechs Joche ( $- 5\ x$ ) auf  $150\ mm$ ; dies entspricht genau einer Länge von  $25\ mm$  für je ein Joch und ein Zementintervall.

Die größte überhaupt bekannte Länge eines Archidiskodontenmolaren ist  $330\ mm$  (13 inches) an einem  $M_3$  von *E. meridionalis*, den Falconer und Cautley<sup>4)</sup> beschreiben.

Die Breite desselben beträgt  $109\ mm$  (4.3 inches).

Wenn wir dieses Längenmaximum annehmen, welches zufolge der viel geringeren Breite unseres Stückes ganz undenkbar ist, wovon auch ein Blick auf die Kauflächenansicht überzeugt, so kommen wir auf eine Formel von  $x\ 11\ x$  (13) Jochen; nehmen wir dagegen die den in der Literatur angegebenen Breiten zwischen  $90$  und  $100\ mm$  entsprechende Maximallänge von  $300\ mm$  rekonstruktiv an, so gelangen wir zu einer Formel von  $x\ 10\ x$  (12).

In beiden Fällen bewegt sich das Resultat innerhalb der für *E. planifrons* gegebenen Grenzen, im wahrscheinlicheren gelangen wir zu einem Ergebnis, welches eine tiefere Stufe verrät als die ältesten und primitivsten Meridionalis-Molaren von Kouialnik<sup>5)</sup> und Stauropol<sup>6)</sup> und der als *E. aff. planifrons*<sup>5)</sup> beschriebene Zahn von Ferladani in Bessarabien.

<sup>1)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie ... etc. I., pag. 249. Fußnote.

<sup>2)</sup> Ich ergreife gerne die Gelegenheit, Herrn Prof. Dr. C. W. Andrews für seine freundlichen Bemühungen meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

<sup>3)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie ... etc. I., pag. 246.

<sup>4)</sup> H. Falconer und P. Cautley, Pal. Mem. Vol. II, pag. 118.

<sup>5)</sup> M. Pavlow, l. c. pag. 25 u. 26, *E. aff. planifrons*, pag. 27.

<sup>6)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie ... etc. Taf. C, Fig. 1.



Die Kauflächenansicht bietet im allgemeinen ein ähnliches Bild wie *E. meridionalis*, unterscheidet sich aber in einzelnen Punkten wesentlich:

Die Schmelzbänder sind wie beim Südelefanten dick, grob und wulstig, die Joche breit und im rückwärtigen Teil deutlich gefingert.

Doch weicht die Kaufläche unseres Zahnes in folgenden Punkten von der des *E. meridionalis* ab:

1. Die Disken zeigen keine Spur der für genannte Spezies charakteristischen, in der Mandibel nach hinten konvexen, bogigen Krümmungen<sup>1)</sup>.

2. Die zipfelförmigen Vorsprünge nach hinten, welche bei unserem Stücke, von fast denselben Fältelungen begleitet, am letzten und vorletzten Joch auftreten, fehlen allen verglichenen typischen Molaren von *E. meridionalis*<sup>2)</sup>, finden sich dagegen in ähnlicher Ausbildung an zahlreichen Zähnen von *E. planifrons*; besonders schön an dem Zahn von Ferladani<sup>3)</sup> und dem Fragment von vier Jochen im städtischen Museum in Krems a. D.

3. Die Zementzwischenlage erreicht nur bei den beiden letzt-erwähnten Molaren eine ähnliche Mächtigkeit.

4. Desgleichen findet sich nur bei diesen jenes rautenförmige Emporragen der Disken über die Zementbasis, welches an unserem Molaren 15 mm Höhe erreicht. Die typischen Meridionaliszähne dagegen sind gerade durch das Gegenteil gekennzeichnet.

Wir werden sehen, daß eben die Merkmale, welche unser Fragment von *E. meridionalis* entfernen, es *E. planifrons* näherücken.

Den untrüglichen Beweis, daß wir es mit einer Form zu tun haben, welche tief unter *E. meridionalis* steht, auf keinen Fall aber mit diesem selbst identisch ist, liefert die Seitenansicht des Zahnes.

Die Kronenhöhe, welche infolge des Umstandes, daß das erste Joch (nach dem Talon) eben erst angekauft ist, jeden bei weitgehender Abkautung immer berechtigten Zweifel ausschließt, bleibt weit hinter den für  $M_{\frac{3}{3}}$  von *E. meridionalis* angegebenen Maßen zurück.

Ich habe im folgenden eine Zahl von dritten und zweiten Molaren des genannten Elefanten übersichtlich zusammengestellt; es sind die typischen Formen des Val d'Arno superiore<sup>4)</sup>:

<sup>1)</sup> K. Weithofer, l. c. pag. 108.

<sup>2)</sup> Zwei Zähne, welche Weithofer (l. c. Taf. XI) abbildet und von welchen der eine als *E. meridionalis* (Fig. 4) bezeichnet ist, der andere den verunglückten Speziesnamen *E. lyrodon* Weith. (Fig. 2) trägt, zeigen eine auffallende Übereinstimmung in der Kaufläche und schließen sich in den Usurfiguren eng an *E. planifrons* an. Die Krone bleibt an Höhe hinter den Meridionaliszähnen zurück. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß wir es in den beiden Typen, deren verschiedene Bestimmung übrigens ein sehr unzweifelhaftes Licht auf die Grenzen der beiden Arten *E. meridionalis* und *E. „lyrodon“* wirft, mit Übergangsformen von *E. planifrons*, wenn nicht mit dieser Art selbst zu tun haben.

<sup>3)</sup> S. Fußnote <sup>5)</sup> auf pag. 100.

<sup>4)</sup> Nach K. Weithofer, l. c. Die Zahlen in Klammern bezeichnen das Joch von hinten gerechnet ohne Talon.

*E. meridionalis.*

Bezeichnung des Zahnes	Höhe	Länge	Breite	Bemerkung
	der Joche in Millimetern			
$M^3$ . . . . .	140 (5)	310	100 (1)	* bedeutet, daß das Joch unangekaut ist.
$M^3$ . . . . .	120 (3)	270	98 (3)	
	110 (8)	—	90 (8)	
	75 (12)	—	55 (12)	
$M^3$ . . . . .	140 (8*)	270	93 (1)	
$M^3$ . . . . .	120 (5)	245	105 (6)	
	105 (9)		105 (1—3)	
	110 (11)		93 (6)	
$M^3$ . . . . .			76 (9)	
$M^3$ . . . . .			107 (3)	
$M^3_{-}$ . . . . .	110 (10)	310	85 (3)	Die mandibularen Molaren aller Elefanten sind schmaler als die maxillaren.
$M^3_{-}$ . . . . .	130 (6)	280	105 (6)	
$M^3_{-}$ . . . . .	120 (7)	290	100 (7)	
$M^2$ . . . . .	135 (7*)	240	95 (6)	
$M^2$ . . . . .	140 (5*)	215	80 (3)	
$M^2$ . . . . .	100 (5*)	210	80 (1)	
$M^2$ . . . . .	115 (5*)	215	97 (8)	
$M^2_{-}$ . . . . .	105 (—x)	198	75 (4)	
$M^2_{-}$ . . . . .	100 (9)	198	82 (8)	
$M^2_{-}$ . . . . .	110 (6*)	210	83 (5)	
$M^2_{-}$ . . . . .			65 (3)	
$M^2_{-}$ . . . . .			70 (6)	

Die aus den vorstehenden Zahlen ersichtliche Tatsache, daß selbst bei den einen primitiveren Charakter bewahrenden zweiten Molaren von *E. meridionalis* die Kronenhöhe im unangekauften Zustand nicht unter 100 mm herabsinkt, machte eine Vereinigung unseres Stückes mit dieser Spezies unmöglich.

Die numerischen Ergebnisse wie auch die Betrachtung der Seitenansichten von Meridionaliszähnen bei Falconer<sup>1)</sup> und Weithofer<sup>2)</sup> zeigen klar und deutlich, daß der Südelefant bedeutend hochkroniger, also weit spezialisierter war als unsere Art; die Zähne von Ferladani und Krems nehmen in dieser Hinsicht eine Mittelstellung ein.

An dem russischen Molaren nimmt nach einer Messung an den beiden photographischen Seitenansichten, in deren Besitz ich durch die Zuvorkommenheit der Frau Prof. Marie Pavlow<sup>3)</sup> in Moskau gelangte, die Wurzel vier Zehntel der Gesamthöhe ein; die seitlichen

<sup>1)</sup> H. Falconer, F. A. S. Part. II, Pl. XIV, Fig. 7b.  
<sup>2)</sup> K. A. Weithofer, l. c. Tafeln IX und X.  
<sup>3)</sup> Für die lebenswürdige Zusendung der Photographien sage ich Frau Prof. M. Pavlow nochmals meinen besten Dank.

Abbildungen von Backenzähnen des *E. meridionalis* zeigen das gleiche Verhältnis in der Höhe von weniger als ein Drittel.

Unser Stück ist in diesem Punkte primitiver<sup>1)</sup> als das russische; Krone und Wurzel sind an Höhe ungefähr gleich, ein Umstand, der um so mehr ins Gewicht fällt, als das erste Joch eben angekaut ist.

Was uns die Gesamtbetrachtung der Kaufläche und in gleicher Weise die Rekonstruktion der Lamellenformel wahrscheinlich machte, erhebt der Befund über das phyletisch so wichtige Verhältnis zwischen Krone und Wurzel zur vollen Gewißheit, daß unser Zahn auch mit den ältesten Vertretern von *E. meridionalis* nichts zu tun hat, vielmehr einen weit primitiveren Typ repräsentiert.

Bevor ich auf die Speziesbestimmung eingehe, halte ich es für zweckmäßig, die Stratigraphie des Südelefanten näher zu beleuchten, um auch von dieser Seite einen Vergleich mit unserem Fund durchführen zu können.

Die Hauptverbreitung des *E. meridionalis* (Typus) fällt wohl in jenen Horizont, welcher den Ablagerungen des Val d'Arno superiore entspricht, nach Weithofer<sup>2)</sup> jüngerer Pliocän.

H. Pohlig<sup>3)</sup>, dessen Ergebnisse mit denen Weithofers in keiner Weise zusammenhängen, kam zu dem gleichen Resultat gelegentlich der Erörterung der Stratigraphie des *E. antiquus Falc.*

Als Hauptverbreitung nimmt Pohlig für *E. meridionalis* das Oberpliocän — Unterplistocän, für *E. antiquus* das oberste Pliocän<sup>4)</sup> — Oberplistocän an, während *E. primigenius* dem Plistocän zugehört. Allerdings tritt die Übergangsform *E. (meridionalis) trogontherii Pohl.* bereits an der Wende von Pliocän und Plistocän auf.

Gleichfalls als oberpliocäne Form wird *E. meridionalis* von Th. Fuchs<sup>5)</sup> und R. Hoernes<sup>6)</sup> in durchaus unzweideutiger Weise charakterisiert.

Anders steht es mit den russischen Zähnen<sup>7)</sup>. Sie gehören bis auf den einen als *E. aff. planifrons* beschriebenen, dessen Stellung ich weiter oben präzisierete, schon *E. meridionalis* zu, zeigen aber durch die weit abstehenden, durch große Zementzwischenlagen ge-

<sup>1)</sup> Die Erklärung für diesen scheinbar primitiveren Zustand liegt in der Tatsache, daß der Zahn von Ferladani ein Oberkiefermolar ist, wie aus der Winkelstellung des angekauten zum unberührten Teil der Kaufläche ohne weiteres erhellt. Die Kronenhöhe von oberen Molaren übertrifft bei allen Elefantenarten die der unteren, eine Tatsache, die aus dem größeren, zur Verfügung stehenden Raum in der Maxille leicht begreiflich ist.

<sup>2)</sup> K. A. Weithofer, l. c., pag. 197.

<sup>3)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie ... etc. I., pag. 17 u. 18. M. Pavlow scheint diese Darlegungen Pohligs übersehen zu haben: „La position géologique des éléphants: *meridionalis*, *antiquus* et *primigenius* n'est pas bien définie non plus.“ (L. c. pag. 52.)

<sup>4)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie ... etc. I., pag. 28.

<sup>5)</sup> Th. Fuchs, siehe Fußnote <sup>4)</sup>, pag. 93.

<sup>6)</sup> R. Hoernes, siehe Fußnote <sup>1)</sup>, pag. 93.

<sup>7)</sup> M. Pavlow, l. c. pag. 25—28. Pag. 27: „La dent figurée par Pohlig T. C, fig. 1 (l. c. II) *El. meridionalis* de Stavropol pourrait être aussi rapportée ici.“



trennten Lamellen und die niedrige, x 11 x niemals übersteigende Formel, sehr primitives Gepräge.

Über die Schichten von Kouialnik, welche diese Reste lieferten, teilt M. Pavlow<sup>1)</sup> mit:

„J'ai appris, comme je l'ai déjà indiqué dans la préface de cet ouvrage, que les sables ferrugineux, qui ont renfermé ces dents, sont déposés immédiatement sur les dépôts méotiques et sont considérés par Mr. Sinzov comme appartenant au pliocène supérieur.

D'après les données exposées par feu N. Sokolow, il ne partage pas ce point de vue et voit dans ces sables de Kouialnik un dépôt plus ancien<sup>2)</sup>; c'est aussi l'opinion du professeur Androussow.“

Ferner über *El. aff. planifrons*<sup>3)</sup>: „Dernièrement j'ai reçu une dent des sables ferrugineux du village Ferladani (Bessarabie), localité comme déjà par la trouvaille des restes de *Mastodon Borsoni* dans les couches à Congeria.

Le gisement de la dent d'éléphant ne m'a pas été strictement donnée et je ne puis dire au juste les conditions dans lesquelles elle a été trouvée.

La roche qui l'a enveloppé est un sable ferrugineux avec du gravier du type de Tiraspol.“

Wenn durch diese Angaben auch nichts Bestimmtes ausgedrückt wird, so sehen wir doch, daß die Schichten von Kouialnik, noch mehr die von Ferladani wahrscheinlich weiter zurückreichen als ins Oberpliocän.

Bedenken wir dabei, daß sich der Molar von Ferladani bereits weit vom Typus des *E. meridionalis* entfernt, daß die Stücke von Kouialnik ihm zwar nahekommen, doch ihn noch nicht erreichen, so erlangen wir, bei Berücksichtigung der stratigraphischen Verhältnisse der Schotter von Dobermannsdorf, einen ganz bestimmten Gesichtspunkt für die Beurteilung der Artzugehörigkeit unserer Reste.

Auch von dieser Erwägung gelangen wir zu dem Resultat, welches die morphologische Analyse ergeben hat.

### b) Bestimmung als *E. planifrons* Falc.

Wenn nun erwiesen ist, daß der Elefantenfund von Dobermannsdorf *E. meridionalis* nicht ist, bleibt die Frage offen, ob er der einzigen<sup>4)</sup> noch in Betracht kommenden Art *E. planifrons* aus den Sewalik-Hills Indiens zugehört oder eine eigene Spezies darstellt.

Im allgemeinen bildet ja eine räumliche Trennung, wie sie zwischen den beiden in Betracht kommenden Lokalitäten besteht, keinen Grund, von vornherein verschiedene Arten anzunehmen.

Für unseren besonderen Fall sind zwei Dinge von Wichtigkeit:

<sup>1)</sup> M. Pavlow, l. c. pag. 26.

<sup>2)</sup> N. Sokolow, La pedologie, 1904, Nr. 2, id. Mius-Liman, 1902.

<sup>3)</sup> M. Pavlow, l. c. pag. 27.

<sup>4)</sup> *E. hysudricus*, ebenfalls eine sewalische Form, ist noch etwas höher spezialisiert als *E. meridionalis*.

1. Europa hat bisher, wie alle anderen außerasiatischen Gebiete, keinen einzigen Rest von jener Gruppe geliefert, welche direkt den Übergang von den Mastodonten zu den Elefanten bildet: der Gruppe *Stegodon*. Das einzige pliocäne, jochzählige Mastodon (*M. Borsoni Hays.*) ist ein echtes Mastodon, ohne jede Spur von Zement zwischen den Jochen und zeigt so nahe Beziehungen zu *M. americanum Cuv.*, daß Funde in Rußland<sup>1)</sup> geradezu der amerikanischen Form zugeteilt wurden.

Jedenfalls kommt *M. Borsoni* als Ahnenform der Elefanten nicht in Betracht.

2. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, eine Einwanderung von Elefanten oder Stegodonten anzunehmen, da sonst das plötzliche Auftreten des *E. meridionalis* im Oberpliocän Europas unbegreiflich wäre.

Diese unerläßliche Annahme wurde sowohl im allgemeinen für die Faunen beider Erdteile, wie insbesondere für die Proboscidi von der Mehrzahl der Forscher gemacht.

Unter anderen seien D. Brauns<sup>2)</sup> und K. A. Weithofer<sup>3)</sup> erwähnt.

Die Notwendigkeit dieser Annahme bewog in gleicher Weise R. S. Lull<sup>4)</sup>, der Frage nach den Wanderungen der Proboscidi überhaupt größere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Seine Darlegungen machen eine Fülle von Wanderungen wahrscheinlich, in einzelnen Fällen (*E. primigenius*, insbesondere aber *E. imperator* und *E. Columbi*) sind sie das einzige Mittel, die Herkunft und Ausbreitung dieser Arten zu begreifen.

Bedenken wir nun, daß in Bessarabien, welches auf der Wanderstraße von Indien nach Europa liegt, der Zahn eines *E. planifrons* gefunden wurde, ferner die Meridionalismolaren dieser Fundstätten (Stauropol, Kouialnik) sehr primitive Verhältnisse zeigen, so ergibt sich ohne weiteres die Möglichkeit, die Reste aus dem Marchfeld *E. planifrons* zuzuteilen, wenn die überwiegende Mehrzahl der Merkmale übereinstimmt.

Hat es sich bisher hauptsächlich darum gehandelt, die Verschiedenheit der vorliegenden Reste von *E. meridionalis* darzutun<sup>5)</sup>, so sollen die folgenden Ausführungen zeigen, daß wir auch vom rein morphologischen Gesichtspunkt aus keinen Grund haben,

<sup>1)</sup> M. Pavlow, Nouvelles trouvailles de *M. Borsoni* au sud de la Russie. Annuaire géol. min. Russie V, pt. 1 et 2, pag. 13/14. Warschau 1901.

<sup>2)</sup> D. Brauns, Über japanische diluviale Säugetiere. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges. Bd. 35, pag. 6. Berlin 1883.

<sup>3)</sup> K. A. Weithofer, l. c. pag. 238.

<sup>4)</sup> R. S. Lull, The evolution of the Elephant. in Amer. Journ. Science, vol. XXV., New Haven 1908.

<sup>5)</sup> Dies war um so wichtiger, als eine Zahl von Forschern auf die Ähnlichkeit der Molaren von *E. planifrons* und *E. meridionalis* hingewiesen hatten. So: H. Falconer und P. Cantley, Pal. Mem. Vol. II, pag. 91, 119, 253. — L. Adams, l. c. pag. 186. — H. Pohlig, Dentition und Kraniologie... etc. I, pag. 246. — K. A. Weithofer, l. c. pag. 172. Die Unhaltbarkeit der Ansicht Weithofers über die Jochhöhe der beiden Elefanten ergibt sich aus den weiter unten folgenden Darlegungen über die Seitenansicht von *E. planifrons*.

die Identifizierung mit dem sewalischen *E. planifrons* zurückzuweisen.

Die Jochformel hält — soweit wir sie überhaupt rekonstruktiv berechnen können — die Grenzen ein, welche Falconer<sup>1)</sup> seinem *E. planifrons* gesteckt hat. Ich habe diese Frage schon früher (pag. 100) eingehend erörtert und glaube daher, einer Wiederholung überhoben zu sein.

Betrachten wir zunächst die Merkmale genauer, welche sich uns von der Kauflächenansicht bieten (s. Taf. VI, Fig. 1):

1. Die Disken von *E. planifrons* sind gerade; eine nach hinten konvexe Krümmung ist niemals vorhanden.

2. Während sämtlichen typischen Zähnen des Südelefanten, welche ich vergleichen konnte, jede zipfelförmige mediane Expansion nach rückwärts fehlt, finden sie sich in ganz ähnlicher Ausbildung bei etlichen Exemplaren von *E. planifrons*, desgleichen an den Zähnen von Ferladani und Krems.

Zur Bekräftigung dessen, ferner um auch die große Mannigfaltigkeit der Usurfiguren von Planifrontsmolaren zu zeigen, diene die folgende Tabelle<sup>2)</sup>:

	Bezeichnung des Zahnes	Abbildung in der Fauna antiqua Sivalensis	Usurfiguren
1	O.-M.	I. Pl. 6, Fig. 4	ohne jede Faltenbildung
2	U.-M. <sup>3)</sup>	I. Pl. 8, Fig. 2	mit zipfelförmigen medianen Expansionen nach hinten und vorn (wie bei <i>E. africanus</i> )
3	O.-M.	I. Pl. 10, Fig. 2	ohne merkliche Zipfel
4	U.-M.	I. Pl. 11, Fig. 2	mit zipfelförmiger Medianexpansion nur nach hinten
5	U.-M.	I. Pl. 11, Fig. 7	mit Zipfeln nach vorn und hinten
6	U.-M.	I. Pl. 11, Fig. 1	dtto.
7	U.-M.	I. Pl. 11, Fig. 8	dtto.
8	O.-M.	I. Pl. 12, Fig. 4 und 4a	<i>E. namadicus</i> -ähnlich, ohne Zipfel, mit starker Perlung
9	O.-M.	I. Pl. 12, Fig. 5	mit Zipfeln nach vorn und hinten
10	O.-M.	I. Pl. 12, Fig. 6	ohne jede Zipfelbildung, höchst einfach
11	U.-M.	I. Pl. 12, Fig. 8	mit zipfelförmiger Medianexpansion nach hinten

<sup>1)</sup> H. Falconer und P. Cautley, Pal. Mem. Vol. II, pag. 18.

<sup>2)</sup> O.-M. = Oberkiefermolar, U.-M. = Unterkiefermolar. Sämtliche Zitate beziehen sich auf H. Falconers Fauna antiqua Sivalensis.

Von Wichtigkeit ist bei der Bestimmung von Elefantenmolaren, insbesondere des *E. planifrons*, die Beachtung der folgenden Ansicht, welche R. Lydekker, Tertiary Mammalia, Siwalik and Narbada Proboscidea in Palaeontologia Indica (Mem. Geol. Surv. Ind., ser. X, vol. I, pag. 275. Calcutta 1880) über die genannte Art äußert:

„The enamel is of great relative thickness, and much cranulated or crimped in the higher portions of the ridges, but inferiorly this crimping is absent, this causes a great difference of the crown-surface of a little worn and a much worn tooth.“ (!)

<sup>3)</sup> Fälschlich als *E. hysudricus* bezeichnet; berichtet in den Pal. Mem.



Die Übersicht lehrt uns einerseits die weitgehende Variabilität dieses Merkmals kennen, andererseits zeigt sie uns, daß in fünf Fällen ähnliche, in zweien nahezu gleiche Bildungen an Molaren von *E. planifrons* auftreten, wie sie auch unser Stück zeigt.

Zudem stimmt die Form von Talon, erstem und zweitem Joch, insbesondere was die Fingering derselben anbelangt, in vier Fällen (2., 3., 4., 9.) ganz auffallend mit den Verhältnissen an unserem Stück überein; an dem unter 9 angeführten Zahn findet sich hinter dem ersten Joch ebenso wie an unserem Molaren ein Adventivpfeiler.

3. Die bedeutende Menge von Zement, welche die Jochzwischenräume von *E. planifrons* ausfüllt, fällt auch an unserem Molaren auf.

Falconer<sup>1)</sup> wies auf dieses Hauptcharakteristikon mit Nachdruck hin.

4. Die rautenförmige Erhebung der Joche über die Zementbasis bis zu einer Höhe, wie sie unser Stück charakterisiert, ist für *E. planifrons* geradezu typisch.

Weit wichtiger als all diese bei den einzelnen Elefantenarten oft sehr variablen Charaktere der Kaufläche sind für uns diejenigen, welche der Zahn, von der Seite gesehen, erkennen läßt (siehe Taf. VI, Fig. 2).

Vor allem muß dem Verhältnis zwischen Kronen- und Wurzelhöhe aus den auf Seite 96 auseinandergesetzten Gründen entscheidende Bedeutung zukommen. Seit H. Falconers geistvoller Bearbeitung der sewalischen Proboscidier wissen wir, daß *E. planifrons* infolge etlicher Merkmale<sup>2)</sup>, auf die ich in ihrer Gänze im phylogenetischen Teil meiner Studien noch eingehend zu sprechen komme, der weitaus primitivste echte Elefant war.

Dies prägt sich in der Kronenhöhe und ihrem Verhältnis zur Wurzel aus, wie aus den von Falconer<sup>3)</sup> abgebildeten Längsschnitten klar zu erkennen ist.

Aus ihnen ersehen wir auch, daß sich die beiden in Rede stehenden Zahnelemente, ebenso wie es bei unserem Stücke<sup>4)</sup> der Fall ist, ungefähr zur Hälfte in die Gesamthöhe teilen.

Ähnlich wie bei der Besprechung des *E. meridionalis* lasse ich auch hier etliche Zahlen folgen, welche sich durchwegs auf Originale

<sup>1)</sup> H. Falconer und P. Cautley, Pal. Mem. I, pag. 75.

<sup>2)</sup> Die Hauptstütze für diese Ansicht bildet das Vorhandensein von einem, akzidentiell auch zwei Prämolaren, welche sonst sämtlichen echten Elefanten fehlen.

Die Tatsache wurde nur einmal von H. Pohlig angezweifelt, im II. Teil seiner Monographie (Dentition etc.), pag. 312, aber widerrufen.

In letzter Zeit wurde sie neuerdings von C. W. Andrews (On the Skull etc. in Phil. Trans. Roy. Soc. ser. B. 199, pag. [193]. London 1908) bestätigt.

<sup>3)</sup> H. Falconer, F. A. S., Pl. 2, Fig. 5 a und 5 b.

<sup>4)</sup> Das Verhältnis ist auf pag. 96 im mittleren Maße angegeben. Die vorderen Joche sind ja zweifellos (mit Rücksicht auf die weiter vorgeschrittene Abrasion) bis auf etwa 80 mm zu ergänzen (4. u. 5. Joch). Die gleiche Höhe von 80 mm zeigt maximal (beim 3. Joch) die Wurzel.

Falconers<sup>1)</sup> beziehen; dabei ist immer zu bedenken, daß es die Stücke sind, bei welchen Falconer die Kronenhöhe angab, wir also keinesfalls eine Auswahl von primitiven Typen vor uns haben:

*E. planifrons*:

Bezeichnung des Zahnes	Höhe	Länge	Breite	B e m e r k u n g
	der Joche in Millimetern			
$M^3$ . . .	104 (2)	135	100	Pal. Mem. I., pag. 110, unangekau tes Fragment!
$M^3$ . . .	102 (größte Höhe)	247	89	Pal. Mem. I., pag. 430, F. A. S., Pl. XI., unangekau t!
$M^3$ . . .	76	242	89	F. A. S., Pl. II., Fig. 5 a. Der im Längsschnitt dargestellte obere Molar
$M^3_3$ . . .	89 (9)	267	107	Pal. Mem. I., pag. 431, F. A. S., Pl. XI., Fig. 5.
$M^3_3$ . . .	97 (5)	142 Länge der ersten 5 Joche	94	Pal. Mem. I., pag. 432, F. A. S., Pl. XI., Fig. 10, nnangekau t!
$M^3_3$ . . .	64	290	89	F. A. S., Pl. II., Fig. 5 b. Der im Längsschnitt dargestellte untere Molar
$M^3_3)^2$ . .	115 (10)	323	92	Pal. Mem. I., pag. 433, F. A. S., Pl. XII., Fig. 13.

<sup>1)</sup> Wie bereits erwähnt, wandte ich mich an Herrn Prof. Dr. C. W. Andrews in London mit der Bitte, mir in dieser Art die Maße von weiteren Stücken des British Museum of Natural history zukommen zu lassen; trotz der sehr dankenswerten Bemühungen gelang es Herrn Prof. Andrews nicht, noch Zähne zu finden, welche die Kronenhöhe unzweifelhaft erkennen ließen.

Seine Meinung über die Artzugehörigkeit unseres Molaren, den ich ihm in drei verschiedenen Ansichten zusandte, drücken die folgenden, zum Teil schon an anderer Stelle (G. Schlesinger, Über den Fund einer pliocänen Elefantentstammform [*Elephas cf. planifrons Falc.*] in Niederösterreich. [Vorläufige Mitteilung.] In Monatsblatt Ver. Landeskunde v. Niederöstr., X. Jahrg., Nr. 16, pag. 243, Wien, April 1911) veröffentlichten Zeilen aus:

„In one *E. planifrons* molar I found that the height of the unworn ridge of the crown is 10·5 cm, while that of the root is about 12 cm. In another those measures are, 6—7 cm and 7 cm. In a molar (upper) of *E. meridionalis* the crown was 15 cm high, the roots only about 5·5 cm. — — —

I have compared your photographs with our specimens and I agree that the specimen approaches *E. planifrons* very nearly and I think it is perhaps a little more primitive, that is it has a lower crown.“

<sup>2)</sup> Von diesem Molaren bemerkt H. Falconer (Pal. Mem. I., pag. 443): „shows about thirteen ridges and a heel or possibly fourteen“, also x 12 x!

Daß Falconer diesen Zahn als *E. planifrons* beschreibt, da er tatsächlich in den Kauflächencharakteren mit den typischen Planifronsmolaren übereinstimmt, wirft ein ganz bestimmtes Licht auf die phylogenetische Stellung dieser

Die Tabelle führt uns sehr weit voneinander abstehende Grenzen für die Kronenhöhen vor Augen. Abgesehen von dem sicher nicht mehr als *E. planifrons* bestimmbar  $M_3$  mit 115 mm, schwanken die Werte für obere Molaren zwischen 76 und 104 mm, für untere zwischen 64 und 97 mm.

Dies kann uns jedoch nicht überraschen, wenn wir erwägen, daß *E. planifrons* als charakteristische Ahnenform und Übergangsart enormen Variabilitätsschwankungen unterworfen sein mußte, wie es ja schon die Betrachtung der Kauflächen deutlich gezeigt hat.

Sehr wichtig ist für uns, daß die beiden, in dieser Hinsicht verläßlichsten Stücke, welche Falconer in Längsschnitten abgebildet hat, die Höhenminima von 76 mm für  $M_3$  und 64 mm für  $M_3$  aufweisen.

Rechnen wir ferner noch mit der Tatsache, welche für alle Elefantenmolaren Geltung hat, daß die unteren Molaren immer eine geringere Kronenhöhe haben als die oberen, so schließt sich unser Zahn ohne weiteres auch in diesem Merkmal an *E. planifrons* an.

Zudem ersehen wir aus diesem Vergleich, daß wir es in unserem Falle mit einem primitiven Vertreter der Art zu tun haben; eine Erwägung, welche auch die Jochformel nahelegte.

Wir werden Gelegenheit haben, auf dieses Ergebnis bei der Darlegung der Wanderungen und der Stammesgeschichte der Proboscider zurückzukommen.

Von besonderem Interesse ist ein Vergleich des Winkels, den Usurfläche und Kronenbasis von *E. planifrons* einschließen, mit dem Resultat, welches diesbezüglich unser Molar ergeben hat.

Es ist mir gelungen, in zwei Fällen untere III. Molaren von *E. planifrons* zu finden, bei welchen das hinterste Joch eben in Kaufunktion tritt oder getreten ist.

Im ersten Falle (F. A. S. I., Pl. 2., Fig. 5b) beträgt der besagte Winkel 16°, im zweiten (F. A. S. I., Pl. 12., Fig. 13) 12°.

An einem  $M_3$  von *E. (Stegodon) insignis* (F. A. S. I., Pl. 2., Fig. 6b) im gleichen Stadium, ergab die Messung 6°.

Diese auffallende Übereinstimmung findet ein Gegenstück in folgender aus der Vorderansicht unzweideutig erhellender Tatsache:

Orientieren wir den Zahn mit gerader Wurzel, so zeigt sich, daß die Usurfläche von außen nach innen geneigt ist, und zwar beträgt der Höhenunterschied ungefähr 20 mm (=  $\frac{3}{4}$  inches).

Diese Zahl entspricht vollkommen den von Falconer<sup>1)</sup> angeführten Verhältnissen:

„The slope of wear inclines very much from the outside inwards, the difference being nearly  $\frac{3}{4}$  inch at the third ridge of the left side.“

Art. *E. planifrons* hat sich eben, wie ich später genauer darlegen werde, nachdem bereits einzelne primitivere Herden abgewandert waren, in Indien selbst zu *E. hysudricus* weiterentwickelt und jene Übergangsformen gebildet, welche Mischcharaktere der beiden Arten tragen.

R. Lydekker (Catal. foss. Mamm. P. IV. Proboscidea, pag. 106, M. 3083) teilt das Stück *E. hysudricus* zu.

<sup>1)</sup> H. Falconer und P. Cautley, Pal. Mem. Vol. I, pag. 429.



Ich glaube, daß wir bei der Wiederkehr so zahlreicher und typischer Charaktere von *E. planifrons* an unserem Zahn keine Berechtigung haben, rein auf Grund der oben als unhaltbar erwiesenen räumlichen Trennung an eine neue Art zu denken, daß wir vielmehr verpflichtet sind, die Reste von Dobermannsdorf *E. planifrons* Falc. zuzuteilen und die in ein zuverlässigeres Stadium getretene Frage nach den Wanderungen und der Stammesgeschichte der Elefanten neuerdings kritisch zu untersuchen.

Die Funde von Ferladani und Krems bieten, insbesondere für den ersten Teil der Frage, ein nicht zu unterschätzendes, wichtiges Moment.

Bevor ich mich dem Hauptteil meiner Studie zuwende, dessen Rückgrat die bisherigen Erörterungen gleichsam bilden, möchte ich noch die Biostratigraphie des *E. planifrons*, soweit sie überhaupt für mich zu erkunden war, besprechen.

Falconer und Cautley<sup>1)</sup> äußerten sich nicht in bestimmter Weise über die Einteilung der „Sewaliks“, betonten aber, „that the epoch of the Sewalik fauna may have lasted through a period corresponding to more than one of the tertiary periods of Europe.“

Im Jahre 1891 nahm C. S. Middlemiss<sup>2)</sup> in dem von Falconer und Cautley bereits geäußerten Sinne eine Einteilung der Sewaliks vor.

Eingehend vom faunistisch-stratigraphischen Gesichtspunkte beschäftigte sich G. E. Pilgrim mit der Frage.

Schon 1908<sup>3)</sup> unterschied er drei Horizonte:

1. Lower Sewalik (älter als Pikermi und Samos) = sarmatisch;

2. Middle Sewalik (zwischen Lower und Upper Sewalik, an manchen Lokalitäten fehlend);

3. Upper Sewalik = oberes Pliocän<sup>4)</sup>.

Damit teilt er das Middle Sewalik dem unteren Pliocän zu, wobei zu bemerken ist, daß er ein mittleres nicht unterscheidet.

Genauer trennt er die Faunen 1910<sup>5)</sup>:

Aus der Tabelle (pag. 205), wie aus dem Text (pag. 191, 192) geht hervor, daß er auf seiner ursprünglichen Meinung bezüglich des Lower Sewalik (= sarmatisch) besteht, das Middle Sewalik der pontischen Fauna (Pikermi, Samos etc.) gleichstellt.

<sup>1)</sup> H. Falconer und P. Cautley, Pal. Mem. Vol. I, pag. 28.

<sup>2)</sup> C. S. Middlemiss, Physical Geology of the Sub-Himalaya in Mem. Geol. Survey India XXIV. Calcutta 1891.

<sup>3)</sup> G. E. Pilgrim, The Tertiary and posttertiary freshwater deposits of Baluchistan and Sind etc. in Records Geol. Survey Ind. Vol. XXXVII, pag. 139. Calcutta 1908.

<sup>4)</sup> L. c. pag. 166.

<sup>5)</sup> G. E. Pilgrim, Preliminary note on a revised classification of the tertiary freshwater deposits of India in Records Geol. Survey Ind. Vol. XL, pag. 185 ff. Calcutta 1910.

„The Siwalik-Hill fauna of the Fauna antiqua Sivalensis“, fährt Pilgrim<sup>1)</sup> anschließend an den Nachweis der genannten drei Schichten im Salt Range und den Pabbi-Hills fort, „is repeated identically in these beds, though not in such varied abundance. The fauna is quite distinct from that of the Middle Siwaliks and there is remarkably little overlapping of species.“

Desgleichen weist der Gesteinscharakter (Falconer und Cautleys „marl and conglomerates“) darauf hin, daß die typische Sewalikfauna dem „Upper Sewalik“ zugehört. Doch führt G. E. Pilgrim<sup>2)</sup> bei der Aufzählung dieser Fauna folgende Arten an:

„*Camelus sivalensis*, *Equus sivalensis*, *Hippodactylus antilopinus*, *Elephas hysudricus*, *Sivatherium giganteum*, *Buffelus platyceros*, *Bos* sp. various.“

Hier, wie in allen anderen Faunenlisten des „Upper Sewalik“ (zum Beispiel Jamu und Kangra, ferner den Sewalik-Hills selbst) erwähnt er nie *E. planifrons* und gibt ihn nur in der summarischen Übersicht (pag. 198—204) unter den Proboscidiern mit *Mastodon sivalense*, *Stegodonten* und *El. hysudricus* als dem Upper Sewalik zugehörig an. *E. (Steg.) Clifti* und *E. (Steg.) bombifrons* teilt er auch dem Middle Sewalik zu.

Es ist mir nicht gelungen, für diese Verteilung irgendwelche Anhaltspunkte in der Literatur zu finden. Falconer und Cautley<sup>3)</sup>, seit deren Beschreibung meines Wissens kein *E. planifrons* aus Indien mehr publiziert wurde, geben keinerlei Anlaß zu einer Verteilung, wie sie Pilgrim durchführte.

Dagegen scheint mir das konstante Fehlen von *E. planifrons* in dem typischen Upper Sewalik, welches auch später mehrere Faunen (darunter meist *E. hysudricus*) geliefert hat, darauf hinzuweisen, daß erstere Form entweder sehr tief in dem 10.000 Fuß mächtigen (Pilgrim, l. c. pag. 192) Upper Sewalik oder noch im Middle Sewalik gefunden wurde<sup>4)</sup>.

Dies ergäbe ein Alter an der Wende von Unter- und Mittelpliocän und entspräche durchaus zeitlich den Verhältnissen bei Dobermannsdorf.

<sup>1)</sup> G. E. Pilgrim, Preliminary etc., l. c. pag. 191.

<sup>2)</sup> G. E. Pilgrim, Preliminary etc., l. c. pag. 205.

<sup>3)</sup> H. Falconer und P. Cautley, Pal. Mem.

<sup>4)</sup> Herr Dr. G. E. Pilgrim hatte die Freundlichkeit, auf meine Anfrage umfänglich Auskunft zu erteilen; es ist zu hoffen, daß die Frage in etwa Jahresfrist entschieden wird.

Nachfolgend der Teil des Briefes, welcher die Stratigraphie von *E. planifrons* behandelt:

„*E. planifrons* is so far as I know entirely absent from the Middle Siwaliks, in fact no *Elephas* found in them only *Stegodon*. Therefore in India it appears later than the Pontian (Miocene). The lowest portions of the Upper Siwaliks are as a rule unfossiliferous, but I should say it was highly probable that it is met with in the middle strata of the upper Siwalik along with *E. hysudricus*, and persisted into the upper beds. It has not been found in the Pleistocene beds of the Narbada, Godavari and Ganges, therefore we must regard it as a Pliocene species in India, and most probably its range is from below the middle of the Pliocene almost up to the top of the Pliocene.“

## II. Stammesgeschichte und Wanderungen der Rüsseltiere.

Es wäre verfehlt, die Stammesgeschichte einer Gruppe von rezenten oder fossilen Tieren aufhellen zu wollen, ohne den Anschluß an nächstverwandte tieferstehende Formen zu berücksichtigen. Dieser Gedanke nötigt mich, die gesamte Gruppe der Rüsseltiere, vornehmlich was ihre Stammesgeschichte betrifft, in den Kreis meiner Betrachtungen zu ziehen<sup>1)</sup>.

Ich halte mich zu dieser kritischen Darstellung um so mehr für berechtigt und verpflichtet, als manche Frage, welche für die Entwicklung des Genus *Elephas* von entscheidender Bedeutung ist, durch das Studium der Mastodonten und ihrer Verwandten aufgerollt und der Lösung nähergebracht wird.

Vor dem Eingehen in die Kritik der stammesgeschichtlichen Linien, welche von den einzelnen Autoren gezogen wurden, möchte ich kurz in chronologischer Folge auf die bezüglichen Stammbäume hinweisen. Der früheste ausdrückliche Versuch einer phylogenetischen Darstellung rührt von L. Adams<sup>2)</sup> her und ist sehr allgemein gehalten.

Daß wir nur einen schüchternen Versuch vor uns haben, lehrt ein Blick, läßt sich aber aus der Lückenhaftigkeit des damals vorhandenen Materials begreifen.

Ein Gleiches gilt von dem Stammbaum H. Pohlig's<sup>3)</sup>.

Die beiden erwähnten phylogenetischen Schemen waren, obwohl eingehenderes Studium von Einzelfragen durch die genannten Autoren unsere Kenntnis in diesen mächtig gefördert hat, doch ein (vielleicht gewagtes) Spiel der Phantasie.

Ernstlich konnte an die Frage nach der Verwandtschaft, insbesondere dem Ursprung der *Proboscidea* erst gegangen werden, nachdem die frühesten Ahnen bekannt waren.

C. W. Andrews<sup>4)</sup>, dem wir die Kenntnis der ältesten Rüsseltiere verdanken, hat bereits im Februar 1908 die wesentlichen

<sup>1)</sup> Von größeren im Text nicht zitierten Arbeiten seien noch erwähnt:

Fl. Ameghino, Linea filogenet. d. l. Proboscideos in Ann. Mus. Nacion. VIII, pag. 19. Buenos Aires 1902.

Ch. W. Andrews, On the evolution of the Proboscidea in Proc. Roy. Soc. LXXI, pag. 443, ferner Phil. Trans. CXCVI, pag. 98. London 1903.

W. Biedermann, in Abh. d. schweiz. pal. Ges. Vol. III. Zürich 1876.

— Petrefakten aus der Umgebung von Winterthur. 1873.

J. J. Kaup, Description d'ossem. foss. Mus. grand. ducal pt. IV. Darmstadt 1832.

— Beiträge zur näheren Kenntnis der urweltlichen Säugetiere. H. III. Darmstadt 1857.

E. Koken, Fossile Säugetiere Chinas in Pal. Abh. (Dames und Kayser). T. VI, pag. 74. Berlin 1885.

M. Pavlow, Etude sur les Mastodontes trouvés en Russie in Bull. Soc. Moscou 1894, pag. 146—154. Moskau 1894.

W. Peters, Zur Kenntnis der Wirbeltiere von Eibiswald in Denkschr. d. k. k. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. Bd. 29, 30. Wien 1868—1869.

<sup>2)</sup> L. Adams, l. c. pag. 243.

<sup>3)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie . . . etc. Vol. II, pag. 313.

<sup>4)</sup> C. W. Andrews, A Guide to the Elephants. London 1908.



Richtungslinien seiner Ansicht über die Stammesgeschichte der Proboscider dargelegt, ohne die Linien deutlich und entschieden zu ziehen.

Im Rahmen<sup>1)</sup> seiner Auseinandersetzungen hat R. S. Lull<sup>2)</sup> unter richtiger Würdigung des wichtigen Moments der Wanderung im März des Jahres 1908 seine „Evolution of the Elephant“ veröffentlicht, welche die auf pag. 114 folgende Darstellung des Stammbaumes ermöglicht.

Die Darlegungen von Lull und Andrews bilden die Basis für meine kritischen Auseinandersetzungen über die Ahnen der echten Elefanten; auf die letztgenannten selbst werde ich sehr eingehend zurückkommen, zumal mich die Ergebnisse meiner Studien zu wesentlich anderen Resultaten führen.

## 1. Kritik unserer Kenntnis von der Phylogenie der Elefantenahnen.

### A. Der Karpus der Proboscider und ihre Stellung in der Klasse der Säuger.

Die Frage nach dem Anschluß der Rüsseltiere an frühe Säugerahnen und ihren Beziehungen zu den heute lebenden Huftieren, welchen sie mit den *Hyracoidea* von dem Großteil der Systematiker mehr oder weniger nahe beigesellt werden, ist innig verknüpft mit der Deutung der Verhältnisse im Karpus dieser Tiere. Der Tarsus kommt deshalb wenig in Betracht, weil er, wie schon M. Schlosser<sup>3)</sup> hervorgehoben hat, durch das immense Körpergewicht bedeutend beeinflußt wurde, während der Karpus nur geringfügigen Veränderungen unterworfen war, eine Erscheinung, die wir in ganz ähnlicher Weise bei den Amblypoden<sup>4)</sup> wiederfinden.

Angeregt wurde das Studium des Probosciderkarpus durch K. A. Weithofer, welcher 1889<sup>5)</sup> seine Beobachtungen veröffentlichte und 1891<sup>6)</sup> im wesentlichen unverändert, nur ausführlicher wiederholte, ohne eine inzwischen erschienene sehr wichtige Arbeit G. Baur<sup>7)</sup> zu berücksichtigen.

Weithofer fand bei der Untersuchung der Karpen von *Mastodon arvernense*, *Elephas meridionalis* und *E. antiquus* (?), daß

<sup>1)</sup> Infolge des Fehlens jeglichen Zitats ist nicht zu ersehen, ob R. S. Lull die Arbeit von C. W. Andrews zur Zeit der Abfassung seiner Studie bereits gekannt hat oder nicht.

<sup>2)</sup> R. S. Lull, The evolution of the Elephant. Americ. Journ. Science. New Haven, March 1908.

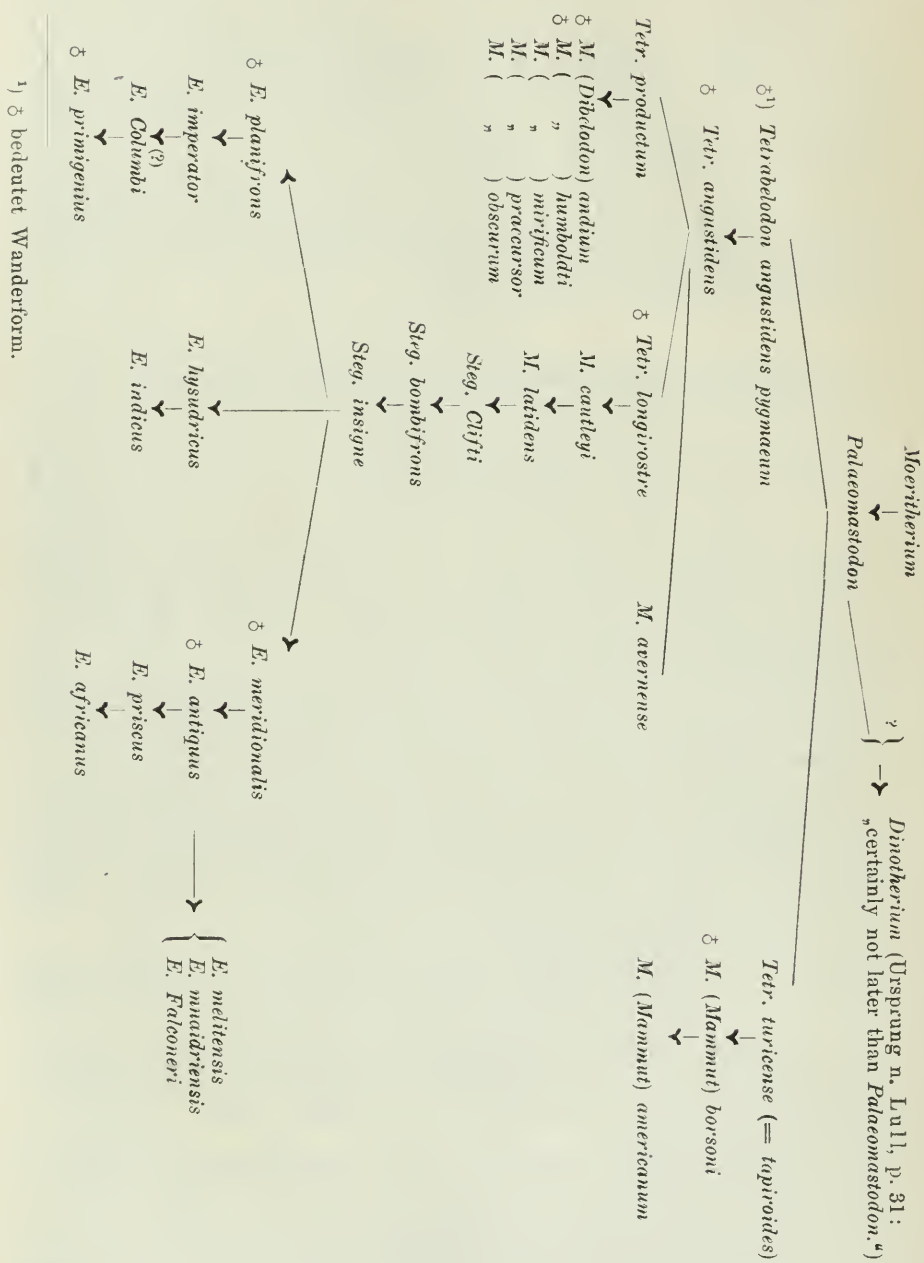
<sup>3)</sup> M. Schlosser, Modifikationen des Extremitätenskelets bei Säugetierstämmen. Biol. Zentralblatt IX. Nr. 22 und 23, pag. 718—729. Erlangen 1890.

<sup>4)</sup> M. Schlosser, l. c. pag. 718.

<sup>5)</sup> K. A. Weithofer, Einige Bemerkungen über den Karpus der Proboscider, in Morphol. Jahrb. XIV. Leipzig 1889.

<sup>6)</sup> K. A. Weithofer, Die fossilen Proboscider des Arnotales, in Beiträge zur Pal. Österr.-Ungarns. VIII. Wien 1891.

<sup>7)</sup> G. Baur, Bemerkungen über den Karpus der Proboscider und der Ungulaten im allgemeinen, in Morphol. Jahrb. XV, pag. 478—482. Leipzig 1890.



das Intermedium (= Lunatum) nicht nur dem Karpale III. (= Magnum), sondern auch dem Karpale II. (= Trapezoideum) zum Großteil auflagerte. Diese aserielle Anordnung der Karpalknochen konstatierte er auch bei *E. primigenius* und *E. africanus* wie an den Abbildungen zweier nicht näher bestimmter sewalischer Elefanten in Falconers F. A. S.

„Merkwürdigerweise ist jedoch bei *E. indicus* von einer solchen Überschiebung des Lunatum über das Trapezoid soviel wie gar nichts zu bemerken. Es findet sich fast reine Taxeopodie vor, die aber jedenfalls ebenso erst als sekundäre anzusehen ist.“<sup>1)</sup>

Weithofer nahm als Stammgruppe der Proboscider die Condylarthra, mithin als Urform den serialen Karpus an und erklärte die Differenzierung der Handwurzel zum alternierenden Typus aus denselben mechanischen Prinzipien, welche seit E. D. Cope für den Karpus der echten Ungulaten (Perisso- und Artiodactylen) anerkannt wurden.

Daß die Teile nach der entgegengesetzten Seite verschoben erschienen, führte er auf den Umstand zurück, daß (entgegen den Verhältnissen bei Ungulaten) die Ulna zum bevorzugten Unterarmknochen wurde.

Nach Weithofer (s. Textfig. 2) hätte sich in „spiegelbildlich gleicher“ Weise wie Copes „amblypodes“ und „diplarthres“ Stadium ebenfalls aus dem „condylarthralen“ (taxeopoden) infolge der Massenzunahme der Ulna über den Radius das „proboscidoide“ Stadium entwickelt; eine weitere gleichsinnige Differenzierung zu einer „spiegelbildlich gleichen, diplarthren Lagerung“, die er als „nicht zur Durchführung gelangt“ bezeichnet, sei nicht mehr erfolgt; darin sieht er möglicherweise den Grund „zu dem auffallenden Zurückgedrängtwerden und dem über kurz oder lang zu erwartenden völligen Aussterben dieses einst so weitverbreiteten Säugerstammes in der Jetztzeit oder nahen Zukunft“. (Bemerkungen etc. pag. 516.)

Im Jahre 1890 erschien die erwähnte Arbeit G. Baur's<sup>2)</sup>. Er bestätigte die seinerzeit schon von L. Rütimeyer<sup>3)</sup> geäußerte Ansicht, daß bei *E. indicus* in der Jugend ein Centrale carpi auftritt, welches später mit dem Radiale (= Scaphoid) verschmilzt.

Bei diesem Anlaß wies Baur mit Nachdruck darauf hin, daß die Condylarthra infolge der viel höheren Spezialisierung des Karpus als Stammgruppe der Proboscider nicht in Betracht kommen können, diese vielmehr auf ältere Ahnenformen zurückgehen müssen. Er nahm als Ausgangstypus einen serialen Karpus mit funktionellem Centrale an, wie ihn die rezente *Proavia* (*Hyrax*) aufweist. Aus diesem bildete sich einerseits der condylarthrale, dann weiter amblypode und diplarthrale, anderseits der proboscidoide Karpus.

<sup>1)</sup> K. A. Weithofer, Foss. Proboscider l. c. pag. 218.

<sup>2)</sup> G. Baur, l. c. pag. 480.

<sup>3)</sup> L. Rütimeyer, Über einige Beziehungen zwischen den Säugetierstämmen der Alten und der Neuen Welt, pag. 11, Fußnote, Zürich 1888.





Die Tatsache, daß die Proboscidier wie auch die Hyraciden<sup>1)</sup> infolge ihrer primitiveren Anordnung der Karpalelemente nicht von den Condylarthra abstammen können, wurde durch die Untersuchungen W. D. Matthew's<sup>2)</sup> über die Fußstruktur einzelner Creodonten, welche ungulate Merkmale tragen, in ein bedeutendes Licht gerückt.

M. Weber<sup>3)</sup> hat bereits diese Ergebnisse zusammengefaßt; ich lasse ihm das Wort:

„Die ursprüngliche Auffassung nahm an, daß die Elemente von Karpus und Tarsus serial angeordnet seien . . .

Hiergegen hat Matthew neuerdings eingewendet, daß Hand und Fuß der eocänen Creodonten nicht serial waren, sondern daß deren Elemente alternierten. Leiten wir die Protungulata von Creodonta ab, so kann ihre Fußstruktur somit ursprünglich keine seriale sein. Es sei denn, daß man rekurrieren wolle auf eine unbekannte Stammform mit serialer Anordnung. Die Struktur des Hinterfußes macht diese Annahme nicht unwahrscheinlich; für die Hand muß aber angenommen werden, daß die seriale Anordnung eine sekundär erworbene ist.“ (Pag. 587.)

„Selbst von den Ungulaten dürfte nur ein Teil von den Condylarthra, wie sie jetzt aufzufassen sind, abzuleiten sein. Für andere liegt die Wurzel tiefer bei kretazeischen, trituberkulaten Creodonta.

Aus diesen gingen jedoch auch die Condylarthra hervor, so daß wir aus den primitiven Creodonta einen Ungulatenzweig heraus-treten lassen dürfen, der sich weiter verästelte.“ (Pag. 586.)

Zwei wichtige Erfahrungen für die Stammesgeschichte der Huftiere liegen — spätestens mit dem Zeitpunkt des Erscheinens von Webers „Säugetieren“ klar vor uns:

1. Der Stamm der *Proboscidea* geht auf Ahnen zurück, welche einen primitiveren Bau des Karpus besaßen als die *Condylarthra*; ein Gleiches gilt für die *Hyracoidea*.

2. Der Karpus der *Creodonta*, welche allein als Stammgruppe der primitiven Huftiere in Betracht kommen, ist aserial.

Diese Tatsache erscheint uns umso begreiflicher, als ja die Handwurzel der Säugetiere überhaupt primär aserial ist.

Ursprüngliche, fünffingerige Vorderextremitäten mit freiem Centrale carpi finden wir bei den Insektivoren, ferner bei der Mehrzahl der Halbaffen und Affen. Die Hyraciden weisen zwar ein freies Centrale auf, doch ist ihre Extremität vierfingerig; in der pentadaktylen, gleichfalls durch ein Centrale ausgezeichneten Nagerhand sind Radiale und Intermedium zu einem Scapholunatum verschmolzen.

Von all den genannten Gruppen tragen nur die Hyraciden an ihrer vierfingerigen, zweifellos einseitig spezialisierten Extremität einen serialen Karpus; die Handwurzelemente aller übrigen

<sup>1)</sup> M. Schlosser, Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere etc. in Morph. Jahrb. Bd. 12. Leipzig 1886—87.

<sup>2)</sup> W. D. Matthew, Addit. observ. on the Creodonta, in Bull. American Mus. Nat. Hist. XIV, pag. 14—15. New York 1901.

<sup>3)</sup> M. Weber, Die Säugetiere. Jena 1904. Sperrung von mir!

Gruppen, der Insektivoren, Halbaffen und Affen, die sicherlich den primitivsten Bau der Vorderhand bewahrt haben, sind aserial geordnet.

Die dargelegten Erfahrungen mußten bei einem einigermaßen sorgfältigen und unbefangenen Studium der Frage jedermann auffallen; dennoch versuchte Fr. Bach<sup>1)</sup>, welcher das Glück hatte, den ersten Karpus von *Tetrabelodon angustidens* zu studieren, die „rückläufige Entwicklung“ nochmals zu Ehren zu bringen.

Die Liebenswürdigkeit des Herrn Kustos Prof. Dr. V. Hilber vom steiermärkischen Landesmuseum „Joanneum“ in Graz, dem ich an dieser Stelle meinen wiederholten herzlichsten Dank ausdrücke, ermöglichte mir ein genaues Studium des von Bach beschriebenen Restes.

Der Umstand, daß ich zu einem grundverschiedenen und, wie ich glaube, wohlbegründeten Bild von der Lagerung der Karpalknochen gelangt bin, macht es mir zur Pflicht, auf den Gegenstand näher einzugehen und Einzelheiten mehr zu berücksichtigen, als es im Rahmen dieser Arbeit sonst am Platze wäre.

Sorgfältiges Auspräparieren auf Grund eingehender vergleichender Studien, insbesondere auch der rezenten Elefanten führten mich zu folgenden Ergebnissen:

Die Ursache der verfehlten Auffassung Bachs liegt darin, daß er die Lagerung in situ, obwohl er die starke Verquetschung betonte (l. c. pag. 99) als bindend für die Normallage beim lebenden Tier betrachtete und sich zuviel an das „gute Aneinanderpassen“ hielt. Dabei bedachte Bach nicht, daß das Ulnare, wie mich das weitgehende Freilegen der Gelenkfläche der Ulna erkennen ließ, nicht nur mächtig nach unten und rückwärts gedrückt, sondern auch nach der Seite hin herausgedreht ist.

Die erste Betrachtung des zusammengesetzten Karpus bot mir die Vorstellung, das Tier müsse in den Miocänsümpfen der heutigen Braunkohlenlager von Feisternitz bei Eibiswald im Schlamm eingesunken sein, wobei der Fuß, der auch bei den jetzt lebenden Elefanten im Karpalgelenk noch sehr beweglich ist, nach rückwärts umknickte. Die Lagerung des Ulnare, welches ein mächtiges Stück der Ulnafassette vorn freiläßt, gab mir diese Vorstellung. Sie mag richtig sein oder nicht, jedenfalls gibt sie einen Begriff von der Stellung der Ulnagelenkfläche zum Ulnare. Ebenfalls herausgedreht, doch weniger nach rückwärts gedrückt ist das Intermedium.

Eine sehr einfache Erwägung ließ mich die meiner Meinung nach einzig mögliche Rekonstruktion der Lagerungsverhältnisse finden.

Das Ulnare entsendet (wie schon Bach erkannte, l. c. pag. 99) einen stiel förmigen Fortsatz nach hinten, dessen genaue Umriss sich auspräparieren ließen.

Die Länge der Gelenkfläche (diagonal gemessen) bis zu dem Punkte des Fortsatzes, wo dieser in einer stumpfen Kante mit seiner hinteren Begrenzungsfläche zusammenstößt, beträgt **14 cm**, wobei auf

<sup>1)</sup> Fr. Bach, Mastodonreste aus der Steiermark, in Beitr. zur Pal. u. Geol. Österr.-Ungarns XXII, pag. 100. Wien 1910.



das kleine abgebrochene Stück am Vorderrand des Ulnare, welches aus der Lage des Radius genau rekonstruierbar ist, Rücksicht genommen wurde.

Fügt man an das  $C_{4+5}$  (Unciforme) das  $Mc V.$  in seiner (aus den Facetten ersichtlichen) natürlichen Lage an, so paßt eine proximal am Hinterrande des  $Mc V.$  gelegene, hohle Gelenkfläche mit einer ebensolchen kleineren am  $C_{4+5}$  derart zusammen, daß sie miteinander eine hohle Rinne bilden, in welcher zweifellos der Fortsatz des Ulnare artikulierte. Daß dies der Fall war, beweist die Form und Größe dieser ohrrinne. Der vordere konkave Teil derselben ist von dem hinteren konvexen, an welchem beim Schreiten der Fortsatz zurückglitt, durch eine schwellenartige Erhebung abgesetzt, wie sie an derartigen Gelenken aufzutreten pflegt.

Wir können daraus wohl mit Zuversicht schließen, daß in der Ruhelage der Stiel des Ulnare mit seiner obenerwähnten Kante bis zu dieser Schwelle reichte. Die Strecke von der Vorderspitze des  $C_{4+5}$  bis zur Schwelle (ebenso gemessen wie am Ulnare) beträgt **15 cm.**

Damit fällt Bachs erster Beweispunkt gegen den selbstgestellten Einwand, die Lagerung, wie er sie behauptete, könnte durch den Gebirgsdruck hervorgerufen sein (l. c. pag. 101):

„Die Breite des Unciforme ist geringer als die des Cuneiforme, dieses mußte sich also am benachbarten Knochen ebenfalls noch stützen.“

Im proximalen Teil des Intermediums befindet sich vorn eine schiefe Gelenkfläche; sie kann nicht vom Ulnare angeschliffen sein, da diesem, obwohl es ziemlich vollständig ist, jede Spur einer entsprechenden Facette fehlt. Diese Fläche kann nur das Schliffprodukt einer deutlich sichtbaren seitlichen Fläche der Ulna sein. Die Annahme wird uns zur Gewißheit und stimmt vollauf mit den Tatsachen überein, wenn wir uns den Radius an der Außenseite etwas gehoben denken. Daß er herabgedrückt wurde erhellt aus der nach unten stumpfwinkligen Neigung der distalen Gelenkflächen von Elle und Speiche zueinander. Es müßte ja, wenn dies die Normal-lage wäre, der ganze Fuß in seinen Teilen nach unten konvergieren.

Eine zweite Gelenkfläche an der distalen Mittelpartie des Intermediums ist das Schliffprodukt einer ebensolchen, deutlichen Facette, welche sich vom ersten Drittel des Ulnare nach rückwärts erstreckt.

Daß der hintere Ulnarteil schliff, ist wohlbegründet.

Die Gelenkfläche der Ulna ragte über die des Radius um etwa **2 cm** vor; der Verlauf der ulnaren Facette, mit welcher die früher besprochene schiefe proximale Fläche am Intermedium artikuliert, und der sie begrenzenden Crista, zeigen dies durchaus klar. Die Folge davon ist, daß das Intermedium nur bis zu einem Punkte vorrollen konnte, der etwa dem ersten Drittel des Ulnare entsprach.

Demnach mußte das  $C_{4+5}$  (Unciforme) auf dem einen Zentimeter Unterschied, welcher sich nach obigen Maßen (14 cm für das

Ulnare, 15 cm für das  $C_{4+5}$ ) ergab, nicht vom  $C_3$  (Magnum) überlagert worden sein, sondern die zipfelförmige, vordere Spitze des  $C_{4+5}$  ragte vor und schliff nur beim Schreiten am  $C_3$ . Die entsprechenden Gelenkflächen bestätigen dies durch ihre Ausbildung.

Die Trennung von Magnum ( $C_3$ ) und Trapezoid ( $C_2$ ), welche mir durch sorgfältiges Präparieren vollkommen gelang, zeitigte folgendes:

Zwischen den beiden Knochen lag eine ziemlich mächtige Schicht eines den Knochenteilen sehr ähnlichen Sandsteines, der unter der Nadel längs der Gelenkflächen absplitterte. Er hatte nicht nur die Gesamtausdehnung der beiden proximalen Flächen ( $C_3 + C_2$ ) vergrößert, sondern auch die höhere Lage des  $C_2$  als normal vorgetäuscht, zumal die einzelnen Stücke — wie bei der Lagerung in situ nicht anders zu erwarten ist — sehr gut zueinander paßten.

Ein Übereinanderlegen des getrennten  $C_3$  und des Intermediums, so daß die Lagerung den aus den äußeren Karpalien gewonnenen Resultaten entsprach, hatte ein außergewöhnlich gutes Passen zur Folge. Die stark konvexe Facette am rückwärtigen, proximalen Teil des  $C_3$  entspricht einer konkaven des Intermediums; nur an der Seite gegen das Unciforme ( $C_{4+5}$ ) hin ist ein Stück der konvexen Fläche abgesprengt. Der blätterige Charakter des Gesteins an der Gelenkfläche mochte dies bei der ersten Präparation verursacht haben.

Die Richtigkeit dieser Lagerung bestätigt sich auch aus dem guten Aufliegen des Intermediums auf Magnum und Trapezoid; die Isolation dieses Knochens ermöglichte die Realisierung dieser schon früher als möglich erkennbaren Lagerung.

Endlich entspricht dieser Auffassung noch die Form des rückwärtigen Teiles der konvexen Fläche am  $C_3$ , welche von rechts nach links hin (vom Beschauer) an Ausdehnung in der Weise zunimmt, daß man deutlich sieht, die Bewegung der darauf gelenkenden Fläche hatte die Richtung von rechts vorn nach links hinten.

„Das Magnum stand also“ nicht, wie Bach (l. c. pag. 101) behauptete, „nach außen vor“.

Durch all diese Tatsachen ist das Bild des Karpus ein wesentlich anderes geworden:

Das Ulnare lagert dem Unciforme auf, ohne es zu überragen; im Gegenteil, letzteres steht etwas über das erstere vor.

Das Intermedium liegt derart auf dem ganzen Magnum und dem Trapezoid, daß dieses der Masse nach zwar nur um ein Drittel, von vorn gesehen aber zur Hälfte überlagert wird; die andere Hälfte samt ihrem nach hinten gerichteten Fortsatz, der sich an eine passende Ausbuchtung des Magnum legt, und diese selbst werden vom Radiale, das leider fehlt, bedeckt.

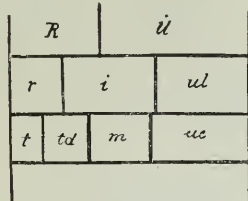
Damit stimmt der Karpus von *T. (B.) angustidens* durchaus mit den von Weithofer zuerst mitgeteilten Verhältnissen überein, die er als das „proboscidoide“ Stadium bezeichnete und deren Vorhandensein er an *T. arvernense*, *E. meridionalis*, *E. antiquus* und *E. primigenius* gefunden zu haben glaubte.

Diese Art der Lagerung scheint auch für *Palaeomastodon* typisch zu sein, wenigstens läßt es die vorläufige Publikation M. Schlossers<sup>1)</sup> vermuten:

„Hier möchte ich jedoch immerhin erwähnen, daß an der Hand von *Palaeomastodon*, dem Alnen<sup>2)</sup> von *Mastodon* und *Elephas*, das Oberende von Metakarpale III sehr stark über das von IV und das von Metakarpale II über das Oberende von III übergreift, so daß Metakarpale III auch mit dem Unciforme und Metakarpale II mit dem Magnum sehr innig artikuliert. Es hat also den Anschein, als ob die jetzt so typische<sup>3)</sup> seriale Anordnung der Karpalia nicht der ursprüngliche Zustand wäre, sondern vielmehr aus einer wenn auch mäßig alternierenden Gruppierung sich herausgebildet hätte.“

Ich will im weiteren die Frage des Proboscidierkarpus, soweit es mir nach meinen Literatur- und Materialstudien möglich ist, verfolgen, insbesondere das von Weithofer zuerst hinausgesandte und dann so oft wiederholte Schlagwort von der „sekundären Taxeopodie“ bei den rezenten Elefanten überprüfen.

Fig. 3.

Karpus von *T. angustidens*. (Schema.)

(Nach dem Original im „Joanneum“ in Graz.)

Daß Bach nach umfänglicher Darlegung der im Vorangehenden widerlegten Verhältnisse erklärte, man könne schon jetzt „mit genügender Sicherheit die Gestaltung der Karpen bei den rezenten Elefanten als «sekundäre Taxeopodie» bezeichnen“, war eine unvorsichtige, mißglückte Übereiltheit.

Die Lagerung der Carpalia bei *T. angustidens* nach der jetzigen Darstellung (siehe Textfig. 3) deckt sich im wesentlichen mit der anderer Mastodonten.

Bei *T. arvernense* erhärtet dies die Abbildung, welche Weithofer<sup>1)</sup> gibt; das Intermedium ruht auf dem  $C_3$ , der Hälfte (von

<sup>1)</sup> M. Schlosser, Über einige fossile Säugetiere aus dem Oligocän von Ägypten, im Zool. Anz. XXV., pag. 501. Leipzig 1910.

<sup>2)</sup> Vergl. meine Ausführungen auf pag. 133—134.

<sup>3)</sup> Vergl. meine Ausführungen auf pag. 125.

Die nach Abfassung des Manuskripts erschienene Arbeit Schlossers (siehe pag. 128) bestätigt meine Ergebnisse vollauf.

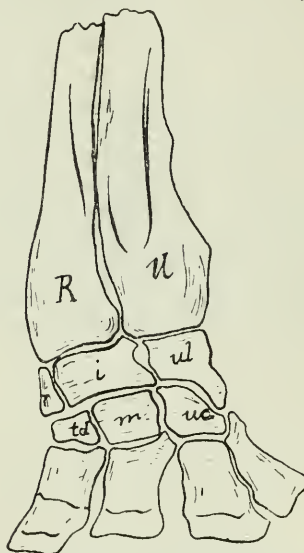
Die Anordnung der Metakarpalien von *T. angustidens* schließt sich, wie der ganze Karpus, den Verhältnissen von *Palaeomastodon* aufs engste an.

<sup>4)</sup> K. A. Weithofer, Foss. Probosc., l. c. Taf. XV.



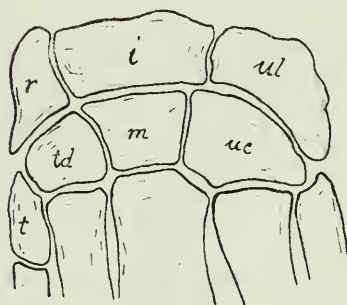
vorn) des  $C_2$  und berührt mit der Spitze gegen die Ulna hin noch einen kleinen vorspringenden Teil des  $C_{4+5}$  (siehe Textfig. 4).

Fig. 4.



Linker Karpus und Metakarpus von *M. arvernense* Croiz. u. Job.  
(Nach Weithofer.)

Fig. 5.



Karpus von *T. Humboldti*.  
(Nach Burmeister.)

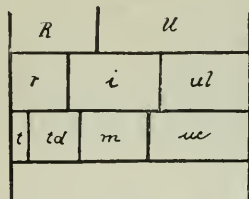
Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt nach G. Burmeister<sup>1)</sup> *T. Humboldti* (siehe Textfig. 5). Doch greift hier das Unciforme ( $C_{4+5}$ ) weiter unter das Intermedium.

<sup>1)</sup> G. Burmeister, Annales del Museo publico de Buenos Aires. Entrega cuarta pl. XIV, fig. 5. Buenos Aires 1867.

In noch stärkerem Maße ist dies bei dem Karpus von *M. americanum* der Fall, welchen J. C. Warren<sup>1)</sup> abbildet (siehe Textfig. 6).

Osborn<sup>2)</sup> dagegen gibt eine Abbildung, zu der er bemerkt, „from original in Princeton collection“, bei welcher Ulnare und

Fig. 6.

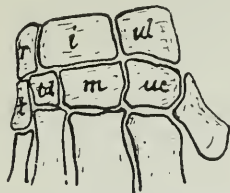
Karpus von *M. americanum*. (Schema.)

(Nach Warren.)

Unciforme vollständig zur Deckung kommen, während das Intermedium, wie bei Warren das Magnum und die Hälfte des Trapezoids überlagert (siehe Textfig. 7).

Daraus ergibt sich der Schluß, daß die Proboscider ursprünglich eine aserielle Anordnung der Karpalelemente besaßen, die allerdings wesentlich anders war, als Bach es gefunden zu haben glaubte:

Fig. 7.

Karpus von *M. americanum*.

(Nach Osborn „from original in Princeton collection“.)

Das Ulnare blieb hinter dem  $C_{4+5}$  an Länge zurück; das Intermedium überdeckte den vorstehenden Teil des Unciforme ( $C_{4+5}$ ), das Magnum ( $C_3$ ) und die Hälfte des Trapezoids ( $C_2$ ).

Dies ist ein Stadium, welches sich den primitivsten Verhältnissen bei acreoden Creodonten<sup>3)</sup> anreihet, das wir ferner bei

<sup>1)</sup> J. C. Warren, Description of the Skeleton of *M. giganteus* of N. A. Pl. XI. Boston 1855.

<sup>2)</sup> H. F. Osborn, The mammalia of the Uinta formation. IV. (The evolution of the ungulate foot, in Trans. Amer. Philos. Soc. N. S. XVI, pag. 539. Philadelphia 1889.

<sup>3)</sup> Vergl. K. v. Zittel, Grundzüge der Paläontologie, II. Vertebrata, pag. 376 ff., München und Berlin 1911 und W. D. Matthew, Addit. observ. etc., l. c. pag. 14.

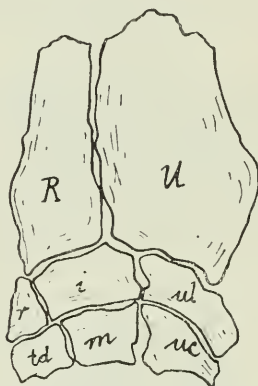
*Pantolambda bathmodon*, einem Amblypoden, mit noch freiem Centrale carpi in durchaus ähnlicher Lagerung wiederfinden<sup>1)</sup>.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung des Elefantenstammes tritt eine Verschiebung der inneren Karpalien insofern ein, als das Radiale einen immer größeren Teil des Trapezoids überdeckt, bis endlich eine seriale Lagerung dieser Knochen eintritt.

Ebenso rückt das Ulnare nach innen und bedeckt schließlich vollständig das Unciforme.

Übergänge zu diesem von Weithofer für *E. indicus* behaupteten Verhalten finden sich bei *E. meridionalis* und *E. antiquus*. An den beiden von Weithofer mitgeteilten Photographien der Fußwurzeln dieser Arten (Foss. Probosc. Taf. XV, Fig. 1 u. 2) zeigt sich, da

Fig. 8.

Linker Karpus von *E. meridionalis*.

(Nach Weithofer.)

außen die seriale Lagerung fast eingetreten ist, während innen ein geringer Teil des Trapezoids (bei *E. meridionalis*  $\frac{1}{6}$ , bei *E. antiquus* noch weniger) noch vom Intermedium bedeckt wird (siehe Textfig. 8 u. 9).

Bei letztgenannter Form ist auch diese Überschiebung so gering, daß M. Pavlow (Les éléphants etc. l. c. Taf. III) einen ihr vorliegenden Karpus für serial erklärt. Diesen Verhältnissen schließt sich *E. africanus* aufs engste an.

Bei *E. indicus* ist der Karpus vorgeschrittener.

In Anbetracht des Umstandes, daß die Karpen rezenter Elefanten immer nur als „serial“, respektive „aserial“ bezeichnet oder bestätigt wurden, ohne daß man die Lagerungsverhältnisse und die Ausbildung ihrer Knöchelchen näher beleuchtet hätte, gebe ich die kurze Beschreibung zweier Fußwurzeln von *E. indicus*, die ich im

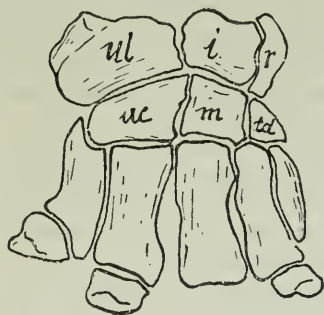
<sup>1)</sup> Vergl. M. Weber, Die Säugetiere, op. c., pag. 701, Fig. 497.



Wiener Hofmuseum<sup>1)</sup> studieren konnte; beide stimmten in ihren Charakteren so vollkommen überein, daß eine Beschreibung genügt (siehe Textfig. 10):

Das Ulnare trägt einen Fortsatz nach rückwärts, welcher die hohle, einer konvexen Facette des Karpale (IV+V) entsprechende

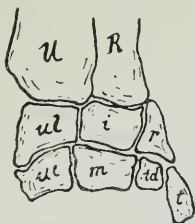
Fig. 9.

Karpus und Metakarpus von *Elephas antiquus*.

(Nach M. Pavlow.)

Gelenkfläche verlängert. Diese Gelenkung, welche in geringerem Maße auch zwischen Intermedium und Karpale III zu beobachten ist, gestattet ein Einknicken in einem nach hinten offenen Winkel; letzteres wird begünstigt durch die Artikulationsweise der proxi-

Fig. 10.

Karpus von *Elephas indicus* nach Zittel.

(Korrigiert nach den Originalen im Wiener k. k. naturhistorischen Hofmuseum.)

malen Karpalien mit dem distalen Ende des Unterarms<sup>2)</sup>. Vorn findet sich am Ulnare und Intermedium je eine ungewölbte Facette; werden diese zur Deckung gebracht, so entspricht rückwärts gleichzeitig eine Ausbuchtung am Ulnare einer

<sup>1)</sup> Für die äußerst lebenswürdige Überlassung des bezüglichen Materials danke ich Herrn Kustos Prof. Dr. L. v. Lorenz wie auch Herrn Kustosadjunkt Dr. K. Toldt herzlichst.

<sup>2)</sup> Radius und Ulna bilden einen physiologisch einheitlichen Knochen!

Einbuchtung am Intermedium. Daraus ergibt sich ein wechselweises Übergreifen der beiden Knochen auf die darunterliegenden Karpalien in der völligen Strecklage des Fußes, indem vorn das Intermedium dem  $C_4 + 5$ , rückwärts das Ulnare dem  $C_3$  auflagert.

Gegen das Radiale trägt das Intermedium proximal und distal je eine Facette; bringt man diese mit den entsprechenden Flächen am Radiale zur Deckung so zeigt sich, daß letzteres vorn (1 cm) und rückwärts (2 cm) das  $C_3$  überlagert. Der Hauptteil des Radiale ruht auf dem  $C_2$  (Trapezoid); das  $C_1$  (Trapezium) ist distalwärts verdrängt und artikuliert nur mit dem  $C_2$ .

Wir ersehen daraus, daß wir auf keinen Fall von reiner Taxeopodie sprechen können; denn einerseits wird das  $C_4 + 5$  vorn noch vom Intermedium übergriffen, rückwärts das  $C_3$  vom Ulnare, anderseits ist das Radiale über das  $C_2$  bis auf einen namhaften Teil des  $C_3$  geschoben.

Aus dem oben Ausgeführten erhellt:

1. Der ursprüngliche Karpus der Proboscider war aserial; das Ulnare blieb etwas hinter dem  $C_4 + 5$  zurück, das Radiale ragte bis ins halbe  $C_2$  vor.

2. Diese aseriale Lagerung machte im Verlaufe der Entwicklung erst einer serialen, dann wieder einer aserialen Platz, welche aber gerade das Gegenteil der ursprünglichen ist (*E. indicus*).

Das Ulnare überragt rückwärts das  $C_4 + 5$ , das Radiale greift bis über das  $C_3$ .

Zwei Momente im Karpus der Rüsseltiere bedürfen noch besonderer Beachtung:

1. die Verhältnisse bei *Dinotherium*,
2. bei *E. primigenius*.

Zur Klärung des ersten Punktes liegt ein einziges Skelett vor, das Franzensbader *D. bavaricum* im Wiener Hofmuseum.

An dem aufgestellten Skelett ist der rechte Karpus zum Teil erhalten. Ulnare, Radiale, Unciforme und Magnum sind Originale, alle anderen Karpalia sind in Gips nachgebildet.

Radiale und Trapezoid sind ohne weiteres als nur in derselben Lage wie bei *T. angustidens* möglich erkennbar und auch so montiert; dagegen ist das Ulnare serial über das Unciforme gelegt. Ohne Abmontieren ist es nicht möglich, die Richtigkeit der Lagerung mit Sicherheit anzuzweifeln. Doch fiel mir auf, daß der starke stielartige Fortsatz, der sich bei *Dinotherium* in ganz ähnlicher Weise wie bei *T. angustidens* vorfindet, nach der Seite herausgedreht montiert ist, während er normal zweifellos nach rückwärts gerichtet war.

Damit aber würde auch der vordere Teil des Ulnare derart verschoben, daß ein Stück des Unciforme frei würde.

Übrigens wäre die seriale Lagerung der genannten Knochen bei *Dinotherium* nichts Außerordentliches, da wir in dieser Form einen

ganz seitabstehenden, in mancher Hinsicht primitiven, in mancher hochspezialisierten Proboscidiertyp vor uns haben.

*E. primigenius* rechnete man nach Weithofer<sup>1)</sup>, Baur<sup>2)</sup> und anderen Autoren allgemein zum proboscidoïden Typus hinsichtlich seiner Fußwurzel; dafür spricht auch der Bau des Karpus von *E. Columbi*, wie aus der Abbildung H. F. Osborns<sup>3)</sup> zu ersehen ist.

Neuerdings hat W. Salensky<sup>4)</sup> einen Mammutkarpus mitgeteilt, bei welchem das Ulnare weit über das Magnum greift und das Intermedium mehr als die Hälfte des Trapezoids überdeckt.

Wenn die Montierung dieser Fußwurzel richtig sein sollte — was ich bei dem Umstand, daß eine bloße Verschiebung des Intermediums nach außen die normalen Verhältnisse herstellt, nicht ohne weiteres annehmen kann — widerspräche diese Anordnung nicht nur der sonstigen Erfahrung, sondern auch allen phylogenetischen Resultaten.

Ethologisch wäre kein Grund zu einer Veränderung vorhanden; denn die tatsächliche tetradaktyle Mammutextremität ist physiologisch gesprochen nicht über *E. indicus* spezialisiert; auch der Fuß dieser Art ist funktionell tetradaktyl, die einzige Phalanx des ersten Fingers ist klein und erreicht nicht mehr den Boden.

Dagegen böte sich möglicherweise eine Erklärung aus einer entsprechenden Würdigung der Tatsache, daß ein Exemplar von *E. indicus* im „Musée d'Anatomie“ in Moskau<sup>5)</sup> infolge einer abszeßartigen Krankheit eine durchaus aseriale Lagerung der Karpalelemente erworben hatte.

Jedenfalls verdient die Frage Beachtung; doch sehen wir schon heute, daß sich die aseriale Anordnung der Karpalien am Ende der Elefantenentwicklung als ein Produkt des Aneinanderrückens derselben gegen die Mitte darstellt, bis bei *E. indicus* alle proximalen Knöchelchen am Magnum Stütze finden.

Die ethologische Begründung dieser Tatsache lehrt uns ein Vergleich zweier Endglieder aus der Entwicklungsreihe *T. angustidens* und *E. indicus*.

Aus der Gelenkung der kräftigen, breitgedrückten und kurzen Metakarpalien ersterer Form ist vollkommen klar ersichtlich, daß die Finger weit mehr auseinandergespreizt waren, als bei den heutigen Elefanten, anderseits ist das Vorhandensein eines starken Fett- und Sehnenpolsters aus den gut ausgeprägten Gelenkflächen für die Sesambeine am Distalende der Metakarpalien mit Sicherheit zu erschließen.

*T. angustidens* besaß demnach einen Klumpfuß, der aber bedeutend flacher und niedriger war als der unserer Elefanten.

<sup>1)</sup> K. A. Weithofer, Foss. Probosc. I. c.

<sup>2)</sup> G. Baur, Bemerkungen etc., I. c.

<sup>3)</sup> H. F. Osborn, A mounted skeleton of the Columbian Mammoth, in Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 23, pag. 255. New York 1907.

<sup>4)</sup> W. Salensky, Zur Phylogenie der Elephantiden, in Biol. Zentralblatt, XXIII, pag. 796. Leipzig 1903.

<sup>5)</sup> M. Pavlow, Les éléphants etc., I. c. pag. 46.



Mit der Erhebung und der schrittweise zu verfolgenden Verlängerung der Mittelfußknochen wurde zunächst der erste Finger bedeutungslos und es begann die Verschiebung des Radiale gegen die Mitte; daher dessen weiteres Vorgeschriftensein in der Spezialisierung und die Erwerbung des für die Elefanten so bezeichnenden einwärtstretenden Ganges.

Das Ulnare dagegen fand erst spät den Kontakt mit dem Intermedium. Erst beim indischen Elefanten tritt im Verein mit der Erhebung des Fußes auf die drei Mittelzehen als seine vornehmlich funktionellen Stützen eine verhältnismäßig weitgehende Versteifung des Karpus ein.

Mit dieser Widerlegung des Irrglaubens der „sekundären Taxeopodie“ und der Darstellung der tatsächlichen Lage der Dinge, die als neuerlicher Beleg Dollo's Entwicklungsgesetz von der Nichtumkehrbarkeit stützen, ist uns auch ein ganz bestimmter Gesichtspunkt für die Stellung der Proboscidier im System gegeben.

Sie fallen nicht nur gänzlich aus dem Verbande der echten Huftiere, welche auf die Condylarthra zurückgehen, heraus, sondern stehen selbst tiefer als die *Hyracoidea* und sind die unmittelbaren Nachkommen eines vielleicht aus der Gruppe der acreoden *Creodonta* entstandenen Protungulatenzweiges.

Die Einreihung in eine von den Ungulata getrennte Gruppe der Subungulata<sup>1)</sup> erfährt durch die obigen Erörterungen eine neue Stütze.

---

Nach Abfassung des Manuskripts gelange ich in den Besitz der eben erschienenen Arbeit M. Schlossers, „Beiträge zur Kenntnis der oligocänen Landsäugetiere aus dem Fayûm: Ägypten“ in Beitr. z. Pal. Öst.-Ung. XXIV., H. II. Wien 1911.

Es freut mich, feststellen zu können, daß Schlosser von einer anderen, durch reiches Material gestützten Basis ausgehend zu den gleichen Schlüssen hinsichtlich der Karpalverhältnisse und auch des Anschlusses der Rüsseltiere gelangte (s. Schlosser, l. c. pag. 129—139, ferner 141, 153—155, 161 und Taf. XV (VII), Fig. 5, 5a, 7, 7a, Taf. XVI (VIII), 9, 9a).

### B. Die frühesten Ahnen der Proboscidier.

Die primitivste Stammform der Rüsseltiere fand sich in den mitteleocänen Schichten von Qasr-el-Sagha im ägyptischen Fayûm, die Gattung *Moeritherium*.

Die Form, welche nur wenige Proboscidiermerkmale (Vergrößerung und Rücklagerung der Nasenlöcher, Ausbildung von Luftzellen im Hinterschädel, Verstärkung der 2. Incisoren zu Hauern in beiden Kiefern, im unteren spatelartig, und Charakter der Backenzähne)

---

<sup>1)</sup> Vergl. M. Schlosser in K. v. Zittel, Grundzüge der Paläontologie. II. Vertebrata. 2. Aufl., pag. 528—540. München und Berlin 1911.

zeigt, findet in einem obereocänen Nachkommen, gleichfalls aus dem Fayûm, ihre Bestätigung als Stammtypus. Denn dieses Genus, *Palaeomastodon*, trägt all die genannten Merkmale von *Moeritherium* in weit stärker betontem Maße.

Die bedeutendere Größe, Verlängerung der Schnauze, besonders der Mandibel und das Fehlen aller Schneide- und Eckzähne mit Ausnahme der  $I \frac{2}{2}$ , welche im Unterkiefer zu einem Spatel aneinanderschließen, sprechen ebenso klar, wie das Auftreten eines Talons hinter der dritten Höckerreihe des letzten Molaren.

Eben die Betrachtung der Mahlzähne gibt uns einen Gesichtspunkt, der erst in letzter Zeit von O. Abel<sup>1)</sup> erkannt und hervorgehoben wurde.

C. W. Andrews<sup>2)</sup> schreibt auf pag. 16:

„In *Moeritherium* the crown of each upper molar is composed of two transversely arranged pairs of knobs, giving rise to a pair of transverse crests.“

Ein Vergleich von *M. lyonsi* Andr. und *M. trigonodon* Andr., läßt den hervorgehobenen Gedanken Andrews' in ganz anderem Licht erscheinen, als ihn sein Autor dachte und überzeugt von der Richtigkeit der Ansicht O. Abels, daß wir es in der erstgenannten Art mit einem bunodonten, in der letzteren mit einem zygodonten Typ zu tun haben.

Der Schluß, daß demgemäß die bunodonten und zygodonten Reihen bis auf diese tiefe Wurzel zurückgehen, ist nahelegend.

Betrachten wir zunächst unabhängig von diesem Gesichtspunkt die Ergebnisse, welche in dieser Frage die paläontologische Erforschung Nordafrikas gebracht hat:

Die Schichten des Fayûm lieferten bloß die beiden Gattungen *Moeritherium* und *Palaeomastodon*; erstere umfaßt drei Arten: zwei bunodonte und eine zygodonte. Die bunodonten (*M. lyonsi* und *M. gracile*) fanden sich im Mittel- und Obereocän, während *M. trigonodon* bloß in den obereocänen fluviomarinen Lagen von Birket-el-Qurun<sup>3)</sup> gefunden wurde. Der gleichen Stufe, nach Andrews<sup>4)</sup> wahrscheinlich hinübertretend bis ins Unteroligocän, gehören die durchaus bunodonten Arten von *Palaeomastodon* an.

Ch. Depéret<sup>5)</sup> Untersuchungen ergaben ein oligocänes Alter.

Wertvolle Reste wurden in Tunis und Algier gehoben.

Depéret<sup>6)</sup> führt drei Mastodondfunde, welche vor der Entdeckung des von ihm als *Tetr. angustidens* mut. *pygmaea* beschriebenen Zahnes gemacht wurden, an:

<sup>1)</sup> O. Abel, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, Stuttgart 1912, pag. 550—551.

<sup>2)</sup> C. W. Andrews, A Guide to the Elephants. London 1908.

<sup>3)</sup> C. W. Andrews, A descriptive catalogue etc. . . . , pag. 128.

<sup>4)</sup> C. W. Andrews, A Guide etc., pag. 5.

<sup>5)</sup> Ch. Depéret, Sur l'âge des chouches à *Palaeomastodon* du fayoum (2<sup>e</sup> note) in Bull. Soc. Geol. France ser. 4. VII., pag. 456. Paris 1908.

<sup>6)</sup> Ch. Depéret, Decouverte du *Mastodon angustidens* dans l'étage cartennien de Kabylie, in Bull. Soc. Geol. France, ser. 3, XXV., pag. 518 ff. Paris 1897.

1. Ein Zahn, 16 cm lang, 10 cm breit, welchen P. Gervais<sup>1)</sup> ohne Abbildung beschrieb; Depéret<sup>2)</sup> bestimmt ihn nach der „sehr genauen“ Beschreibung Gervais als *M. turicense* Schinz.

Fundort<sup>3)</sup> (nach Depéret): Constantine, Lignite v. Smendou, Stufe<sup>3)</sup>: Cartennien = unterstes Miocän.

2. Gleichfalls als *T. turicense* beschrieb 1891 A. Gaudry<sup>4)</sup> einen auffallend kleinen Zahn, welchen er ohne Fundortangabe erhalten hatte; er vermutete, daß er aus Khenchela im Norden von Aurès stamme. Depéret nahm die Angaben als sicher an; meine Nachforschungen haben mich zu einem sehr überraschenden Resultat geführt.

Der Zahn ist 27 mm lang, 20 mm breit und 16 mm hoch. Gaudry hielt ihn für einen zweiten Milchmolaren, meinte aber: „Je n'ai pas encore vu de seconde molaire de lait d'une aussi faible dimension“.

Das Stück gleicht nach den photographischen Abbildungen Gaudrys so auffallend dem von Andrews (l. c. Pl. IX) abgebildeten *M. trigonodon*, daß kein Zweifel über die Artidentität der beiden bestehen kann.

3. Der dritte Rest ist ein von demselben Autor mitgeteilter Molar eines *T. angustidens*. Der Zahn, welcher bunodontes Gepräge trägt, gehört zweifellos der genannten Art zu und stammt aus dem Mittelmioçän von Cherichira bei Kairouan in Tunis. Ch. Depéret<sup>5)</sup> bezeichnet die Schichte als „probablement Helvetien“.

Von größter Wichtigkeit ist der von Depéret selbst publizierte Molar aus dem Cartennien (= unterstes Miocän) von Chabet-el-Ameur und Isserville in Kabylien (Algier):

Aus der Beschreibung, welche drei photographische Ansichten unterstützen, geht hervor, daß wir es mit einem Zahn zu tun haben, der weder ausgesprochen bunodontes noch zygodontes Gepräge trägt, eher letzteres; Zwischenhöcker in den Tälern fehlen.

Der Autor hebt selbst die beiden Hauptmerkmale des Stückes hervor, ohne jedoch das jugendliche Stadium zu verkennen:

1. Die Kleinheit.
2. Die Menge des Zements.

<sup>1)</sup> P. Gervais, Zoologie et Paléontologie française. 2<sup>e</sup> ed., pag. 75. Paris 1857.

<sup>2)</sup> Ch. Depéret, Deconverte du *M. angustidens* etc., l. c.

<sup>3)</sup> Aus der Mitteilung Gervais ist weder ersichtlich, daß der Zahn aus den Ligniten von Smendou stammt, noch daß er dem Cartennien angehört. Die Größe des Stückes deutet vielmehr auf ein höheres Niveau; dies ist um so wahrscheinlicher, als ja auch *T. (Bl.) angustidens* aus dem Helvetien von Nordafrika nachgewiesen ist. P. Gervais (l. c. pag. 75) schreibt:

„M. le capitaine du génie Dumont a extrait, il y a plusieurs années, du sol raviné par le Smendou et près du camp français de ce nom une dent molaire assez grosse et sur la couronne de laquelle on voit encore quatre collines en place, bien distinctes les unes, des autres, sans ciment et tout à fait semblables à celles de certains Mastodontes.“

Über die Stratigraphie von Smendou vergl. E. Fichet, Bull. Soc. Geol. France. 3. ser., t. 22, pag. 572. Paris 1894.

<sup>4)</sup> A. Gaudry, Quelques remarques sur les Mastodontes a propos de l'animal du Cherichira in Mem. Soc. geol. France, Pal. Nr. 8. Paris 1891, pl. I, Fig. 1 u. 2.

<sup>5)</sup> Ch. Depéret, Decouverte etc., pag. 518.



Die Ursprünglichkeit der Charaktere des Zahnes geht, wie schon Ch. Depéret (pag. 520) konstatiert hat, aus der Tatsache hervor, daß die Molaren der alten Formen von *T. angustidens* (Typen aus dem Burdigalien, zum Beispiel den „sables d'Orleanais, der Kalkmolasse von Angles und Avignon) immer kleinere Dimensionen aufweisen als die aus dem Helvetien, besonders aber aus dem Mittelmiozän von Villefranche d'Astarac.

Das Vorhandensein einer so geschlossenen Reihe von „Zwischenformen“, welche eine Zahl von Forschern bei Bestimmungen primitiver Angustidensmolaren zwischen der Zuteilung zur bunodonten oder zygodonten Gruppe schwanken ließ, bestimmte Depéret, den Rest dem *T. angustidens* als „race ancestrale (mutation ascendante)“ mit der Bezeichnung *mut. pygmaea* zuzuteilen.

Dem gleichen Typ, nur wenig mehr spezialisiert, rechnet er die kleinen Formen aus dem Burdigalien (Sables d'Orleanais, molasse calcaire d'Angles) zu.

Es ist von größter Wichtigkeit, bei Beurteilung der genetischen Linien innerhalb des Rüsseltierstammes die als *T. angustidens* beschriebenen Zähne sorgfältig zu betrachten.

Leider war es mir nicht möglich, die verschiedenen Sammlungen aus eigener Anschauung kennen zu lernen; ich maße mir daher nur so weit ein Urteil an, als ich es nach meinen allerdings gründlichen Literaturstudien und der Durchsicht der hiesigen Sammlungen vor meinem Gewissen verantworten kann.

Die Art *M. angustidens* wurde von G. Cuvier<sup>1)</sup> begründet und ihr zum Unterschiede von *M. americanum* der Charakter „Mastodonts au dents étroites“ als Hauptmerkmal beigegeben. Demgemäß wurde eine Fülle von Formen einbezogen, welche erst später als eigene Arten abgetrennt wurden: so *M. longirostre* Kaup und *M. arvernense* Croizet et Jobert.

Wie es meist in solchen Fällen zu geschehen pflegt, wurden die neuen Arten an mehreren Lokalitäten nachgewiesen und neu bestimmt, während man der Spezies *M. angustidens* alles zuteilte, was beiläufig zeitlich stimmte und im großen und ganzen paßte. Die Variationsbreite der Art, wie sie heute gefaßt wird, ist daher so bedeutend, daß es nicht wundernehmen kann, wenn Depéret den Zahn aus Algier ebenfalls zu *T. angustidens* stellte.

Welche Verwirrung aus dieser notwendigen Zerfällung der Cuvierschen Art entstand, hat M. Vacek<sup>2)</sup> auseinandergesetzt.

Spätere Forscher hielten nicht einmal die Scheidung bunodonter und zygodonter Zähne vollinhaltlich aufrecht.

Insbesondere betonte A. Gaudry<sup>3)</sup> die Schwierigkeit, *T. angustidens* von *T. tapiroides* vornehmlich im Jugendstadium zu unterscheiden.

<sup>1)</sup> G. Cuvier, Rech. Oss. Foss. Vol. II. Paris 1812.

<sup>2)</sup> M. Vacek, Österr. Mastodonten, Abhandl. d. k. k. geol. R.-A. VII, pag. 12 und 13. Wien 1877.

<sup>3)</sup> A. Gaudry, Les enchainements du monde animal. Mammifères tertiaires, pag. 174 und 175. Paris 1878.

Der gleichen Meinung<sup>1)</sup> verlieh er auch später Ausdruck.

In letzter Zeit ist M. Schlosser<sup>2)</sup> zu einem ähnlichen Ergebnis gelangt:

„Mir liegen solche Zähne“ (nämlich bunodonten Formen mit tapiroidem Gepräge) „aus dem bayrischen Dinotheriensande vor, die man ebensogut zu *angustidens* wie zu *tapiroides* (*turicense*) stellen könnte.“

In der Schausammlung des Wiener Hofmuseums liegen fünf Reste von *T. angustidens*, welche diesbezüglich von Interesse sind:

1. Ein Oberkieferfragment eines jungen (trotzdem aber auffallend kleinen) Individuums mit  $m^1$ ,  $m^2$ ,  $m^3$ ,  $M^1$ , aus der miocänen Braunkohle von Vordersberg bei Wies (Südsteiermark), ohne eine Spur von Sperrhöckern mit auffallend tapiroidem Gepräge.

2. Zwei Milchmolaren (II und III) aus der miocänen Braunkohle von Eibiswald in Steiermark, ohne Sperrhöcker.

3. Drei Joche eines zweiten oder dritten Molaren von St. Ulrich bei Wies, ohne Sperrhöcker und mit deutlichen Spuren tapiroider Abrasion (ähnlich wie bei Dinotherienzähnen).

4. Ein letzter Molar aus dem Miocän von Klein-Hadersdorf in Niederösterreich; Sperrhöcker sind zwar vorhanden, doch sehr klein und wenig vorragend; tapiroide Abrasion.

5. Ein letzter Molar aus dem Miocän von Kalksburg in Niederösterreich; an Stelle der Sperrhöcker finden sich wenig erhabene Schmelzleisten in den Tälern.

Diese letztgenannte Ausbildungsweise der Schmelzleisten findet sich bei fast sämtlichen publizierten Zähnen von *T. tapiroides* (= *turicense*) wie bei allen Stücken des Wiener Hofmuseums wieder.

Auffallend ist ferner, daß die Typen aus dem Burdigalien und Helvetien nicht nur an Größe abnehmen, je tiefer ihr stratigraphischer Horizont liegt, sondern daß sie sich auch immer mehr der *mut. pygmaea* Depérets nähern und dieser schließlich wesentlich gleichen.

Ein Vergleich dieser „mutatio ascendens“ mit typischen (bunodonten) Molaren von *T. angustidens* gibt uns die volle Berechtigung, die Formen aus dem untersten Miocän (Cartennien und Burdigalien) als eigene Art *Tetrabelodon pygmaeum* Depéret zu betrachten.

Als nächste Frage steht die nach dem Anschluß von *T. pygmaeum* an die tieferstehenden Formen offen.

Seit Andrews' Publikationen über die Probosciderahnen aus dem ägyptischen Fayûm ging allmählich die Ansicht in die Literatur über und fand allgemeine Billigung, daß *Palaeomastodon* als Stammgattung des langsymphysigen *Tetrabelodon*

<sup>1)</sup> A. Gaudry, Quelques remarques etc., l. c. pag. 5. Gleichfalls im Jahre 1878 kamen auch Lortet und Chantre (Recherches sur les Mastodontes in Arch. Mus. hist. nat. Lyon Vol. II. Lyon 1878) zu denselben Schlüssen (pag. 291).

<sup>2)</sup> M. Schlosser, Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus den süd-deutschen Bohnerzen, in Geol. pal. Abh. (Koken). N. F. Bd. V. Heft 3, pag. 52. Jena 1902.

anzunehmen sei, ohne daß je diese Behauptung eingehend begründet worden wäre.

Die Beschäftigung mit der Abstammungsfrage der gesamten Gruppe der Rüsseltiere brachte es mit sich, daß mir zwei Momente von außerordentlicher Bedeutung auffielen:

1. Keine einzige Art des Genus *Palaeomastodon* trägt tapiroide<sup>1)</sup> oder auch nur zu diesen überleitende Molaren; immer begegnen wir suiden Typen mit Sperrhöckern. O. Abel<sup>2)</sup> gelangte zu demselben Resultat und meinte daher, die tapiroide Reihe gehe bis auf *M. trigonodon* zurück.

2. Die Incisoren des Unterkiefers sämtlicher *Palaeomastodonten* haben ihre primitive Form eingebüßt und sind zu einer flachen breiten Schaufel umgebildet. Eine im Wiener Hofmuseum befindliche vollständige Mandibel von *P. Wintoni* Andr. aus dem Eocän von Kasr Karun mit intakten Incisoren zeigt, daß diese in der Mitte mit zwei Ebenen aneinanderpassen und nach vorn eine Rundung bilden, daß ferner die Höhe der Schaufel etwa  $\frac{1}{4}$  der Breite eines Zahnes ausmacht.

Es ist nach dem Dolloschen Entwicklungsgesetz<sup>3)</sup> („loi de l'irréversibilité de l'évolution“) ohne weiteres klar und begreiflich, daß aus einem spezialisierten Zahn mit Sperrhöckern kein primitiver ohne solche entstehen kann; O. Abel<sup>5)</sup> hat dies bereits auch hinsichtlich des in Rede stehenden speziellen Falles mit Nachdruck betont.

Demnach ist es ausgeschlossen, daß *T. pygmaeum*, welches keine Sperrhöcker<sup>4)</sup> aufweist und verhältnismäßig hohe Joche mit weiten Tälern hat, mit *Palaeomastodon* genetisch zusammenhängt. Für die Unmöglichkeit, die Linie in der Richtung *Palaeomastodon* → *Tetrabelodon* überhaupt zu ziehen, spricht aber auch folgendes:

Die Mandibelincisoren von *Tetrabelodon* tragen, soweit sie bekannt sind, durchwegs primitiven Habitus; sie sind drehrund oder oval, stoßen innen aneinander und weisen auf der Oberseite der Spitzen Nutzflächen auf, welche von dem jedenfalls aufliegenden Rüssel angeschliffen wurden.

Es kann nicht angenommen werden, daß so hochspezialisierte, zu einer Schaufel umgewandelte Zähne, wie sie bishervon *Palaeomastodon* bekannt sind, sich wieder zu einer primitiveren Form umgebildet haben. Vielleicht ist es nicht ausgeschlossen, daß eine ursprünglichere Art dieser Gattung, welche das Zwischenglied vermittelt, noch gefunden wird.

Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse müssen wir annehmen, daß die Gattung *Palaeomastodon* einen Seitenzweig darstellt, welcher an ein bunodontes *Moeritherium* (*M. gracile* oder *M. lyonsi*) anschließt.

<sup>1)</sup> O. Abel, Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre in „Die Abstammungslehre“, zwölf gemeinverständliche Vorträge über die Deszendenztheorie. Jena 1911.

<sup>2)</sup> O. Abel, Grundzüge der Paläobiologie, pag. 553.

<sup>3)</sup> O. Abel, Die Abstammungslehre etc., I. c. pag. 234 und 235.

<sup>4)</sup> Ch. Depéret, Decouverte du *M. angustidens* etc., I. c. Pl.



Betrachten wir einen Molaren von *M. trigonodon*<sup>1)</sup>, so fallen sofort zwei Merkmale besonders auf:

1. Die weiten Täler sind von Hügelreihen begrenzt, deren jede aus zwei Haupt- und zwei Nebenhügeln, welche alle in einer Reihe liegen und oben nach innen zu konvergieren, gebildet wird.

2. Zwischen diesen zieht seitlich eine zwar schwache, aber deutliche Verstärkungsleiste aus Schmelzsubstanz hin.

Ich habe schon weiter oben (pag. 132) das eigentümliche Verhalten der Zähne von *T. angustidens* in diesen beiden Punkten erörtert; bei einzelnen, und zwar gerade bei den älteren Typen, sind nicht nur die Hügelreihen sehr jochähnlich entwickelt (steil, mit zygodonter Abrasion), auch die Anordnung und Ausbildungsweise der Sperrhöcker zeigt alle Stadien bis zum Vorhandensein einer bloßen Schmelzleiste, wie sie für *T. tapiroides* in gleicher Weise charakteristisch ist.

Diese Leiste ist auch bei *T. pygmaeum*, wie die photographische Abbildung<sup>2)</sup> zeigt, unter der Zementlage ausgebildet und zieht über zwei Haupthügel als sanfte Erhabenheit hinweg.

Die eben erörterten Beobachtungen zwingen mich zu der Meinung, daß die tapiroiden und suiden Reihen der Mastodonten auf *T. pygmaeum* und weiter (vielleicht mit einer noch fehlenden Zwischenform) auf *M. trigonodon* zurückgehen; andernfalls wäre das Auftreten so zahlreicher Zähne mit intermediärem Charakter nicht erklärlich. Die Deszendenten von *T. pygmaeum* hätten sich im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung in den beiden genannten, ethologisch verschiedenen Richtungen spezialisiert.

Die bisher bekanntgewordenen Paläomastodonten erweisen lediglich, daß sich frühzeitig vom Hauptstamm ein konvergenter bunodonter Seitenzweig mit ganz besonders spezialisierter Mandibel losgelöst hat.

Gänzlich dunkel bleibt uns noch immer die Herkunft von *Dinotherium*. Nicht einmal mit *Moeritherium* können wir es in genetischen Zusammenhang bringen; die Backenzähne aller bekannten Arten sind zu weit vorgeschritten in ihrer Spezialisierung, als daß man von ihnen einen Zahn wie den von *Dinotherium* ableiten könnte. Alle Arten mit Ausnahme des obereocänen, bunodonten *M. gracile* Andr. tragen einen *M* III. mit drei Jochen oder doch einem weit stärkeren Talon, als ihn die miocänen Dinotherienarten aufweisen.

*Palaeomastodon* kommt selbstverständlich gänzlich außer Frage.

*Barytherium* Andr. aus dem Eocän von Ägypten ist zu dürftig bekannt, als daß man die Beziehungen, welche die Form zu *Dinotherium* hat, genetisch mit Erfolg verwenden könnte.

### C. Die bunodonten Mastodonten.

Wenn wir die primitiven Formen verlassen und uns der Phylogenie ihrer Deszendenten zuwenden, macht sich auch schon der

<sup>1)</sup> C. W. Andrews, Descriptive catalogue. Pl. IX, Fig. 5.

<sup>2)</sup> Ch. Depéret, La Decouverte etc., l. c.

Mangel geltend, welcher in unserer Nomenklatur liegt. R. Lull<sup>1)</sup> hat darauf hingewiesen, daß die Mastodonten nach zwei verschiedenen Einteilungsgründen gegliedert wurden: nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Mandibelincisoren einer-, nach der Form der Molaren andererseits. Die Teilung H. Falconers nach der Zahl der Höckerreihen an den intermediären Molaren ( $M_{\frac{3}{3}}$ ,  $M_{\frac{1}{1}}$ ,  $M_{\frac{2}{2}}$ ) in *Trilophodon*, *Tetralophodon* etc. kann für eine natürliche Systematik nicht in Betracht kommen, soweit es sich um Gattungen handelt; sie kennzeichnet Entwicklungsstadien aller Gruppen und war von Falconer nur in diesem Sinne gedacht.

E. D. Cope<sup>2)</sup> hat seinerzeit das Genus *Tetralodon* auf das Vorhandensein von vier Stoßzähnen (zwei maxillaren, zwei mandibularen) gegründet.

M. Vacek<sup>3)</sup> hat in richtiger Würdigung des tiefgreifenden Unterschiedes von höcker- und jochzahnigen Molaren die Teilung in *Buno-* und *Zygolophodon* geschaffen.

Die Übergänge zwischen den einzelnen Formen sind, wie meine Darlegungen eingehender zeigen werden, derart, daß Arten und Gattungen an den „Ursprungsstellen der Stammbaumäste“ hinfällig werden. Wir sind nicht imstande, *T. angustidens* in seinen ältesten Vertretern von *T. tapiroides* aus den tiefsten Schichten, noch beide von *T. pygmaeum* derart zu trennen, daß wir von verschiedenen Gattungen sprechen können. Zudem sind die Deszendenzlinien sowohl der *bunodonten* wie der *zygodonten* Reihe zum Teil vollkommen sicher, zum Teil im wesentlichen nachgewiesen. Daher müssen wir folgerichtig all diese Formen, wie es O. Abel<sup>4)</sup> teilweise schon durchgeführt hat, als *Tetralodon* bezeichnen.

Zur größeren Übersichtlichkeit und zum leichteren Arbeiten folgen in Klammern hinter dem Gattungsnamen die früheren generischen Bezeichnungen als Subgenusnamen nach den Gesetzen der Nomenklatur<sup>5)</sup>.

Die Einteilung und Charakteristik wäre folgende:

Genus: *Tetralodon* Cope (1884).

Charakteristik siehe R. Lydekker (Catalogue etc., l. c. pag. 14): Genus *Mastodon* Cuv.

Subgenus: *Tetralodon*, *T.* (*T.*) *pygmaeum* Depéret.

<sup>1)</sup> R. S. Lull, Evolution of the Elephant, l. c. pag. 21.

<sup>2)</sup> E. D. Cope, Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. XXII, pag. 5. Philadelphia 1884.

<sup>3)</sup> M. Vacek, Österr. Mastodonten, l. c. pag. 45.

<sup>4)</sup> O. Abel, Die Abstammungslehre etc., l. c. pag. 230 und 231.

<sup>5)</sup> Für zahlreiche Belehrungen über die Gesetze der Nomenklatur und Priorität bin ich Herrn Kollegen Franz Poche (Wien) um so dankbarer, als mir dadurch viele wertvolle Zeit erspart blieb. Bezüglich der Nomenklatur stehe ich auf dem Standpunkt, den H. E. Ziegler (Über die neue Nomenklatur in Zool. Anz. XXXVIII, Nr. 9 und 10, pag. 271, Leipzig 1911) jüngst ausgesprochen hat und kann derartige Wahrworte nur auf das wärmste begrüßen.

## A. Bunodonte Reihe.

Subgenus: *Bunolophodon* Vacek 1877.

Charakteristik: Zwei maxillare und zwei mandibulare Incisoren; Molaren suid, mit Sperrhöckern; intermediäre Molaren ( $m\frac{2}{3}$ ,  $M\frac{1}{1}$ ,  $M\frac{2}{2}$ ) tri- oder tetralophodont.

Zum Beispiel: *T. (Bl.) angustidens* Cuv. (trilophodont),  
*T. (Bl.) longirostre* Kaup (tetralophodont).

Subgenus: *Mastodon* Cuv. 1806.

Charakteristik: Zwei maxillare Incisoren, Mandibelincisoren meist fehlend, seltener rudimentär; Molaren suid mit Sperrhöckern, Haupthöcker oft alternierend, intermediäre Molaren tetralophodont.

Zum Beispiel: *T. (M.) arvernense* Croiz. et Job.

## B. Zygodonte Reihe.

Subgenus: *Zygolophodon* Vacek 1877.

Charakteristik: Zwei maxillare und zwei mandibulare Incisoren, Molaren tapiroid ohne Sperrhöcker; intermediäre Molaren trilophodont.

Zum Beispiel: *T. (Zl.) tapiroides* Cuv. (= *turicense* Schinz.)

Subgenus: *Mammut* Blumenb. 1790.

Charakteristik: Zwei maxillare Incisoren, Mandibelincisoren fehlend oder rudimentär; Molaren tapiroid trilophodont.

Zum Beispiel: *T. (M.) americanum* Cuv.

Der Weg, den die Entwicklung der suiden Mastodonten genommen hat, liegt dank einer Zahl von Detailforschungen ziemlich klar vor uns. Die reiche Fülle von Zwischenformen, welche von *T. pygmaeum* zu *T. (Bl.) angustidens* hinüberleiten, die sich um so mehr in der Richtung zum Typus mit gesperreten Tälern spezialisieren, je höher ihr stratigraphischer Horizont ist, läßt die Annahme einer Deszendenzlinie vollauf berechtigt erscheinen.

Ch. Depéret<sup>1)</sup> hat diese Tatsache zuerst konstatiert und eingehender erörtert. Die zahlreichen Abbildungen von *T. angustidens*, wie die Originale im Wiener Hofmuseum bestätigten mir die Richtigkeit dieser Ansicht.

Noch weit klarer und durch eine bedeutende Zahl von Übergangstypen gestützt liegt die Linie *T. (Bl.) angustidens* → *T. (Bl.) longirostre* Kaup vor uns.

Die mannigfaltigsten Ausbildungen der Backenzähne wie auch der Symphyse, auf welche zum Teil schon M. Vacek<sup>2)</sup> hingewiesen hat, wurden an verschiedenen Lokalitäten nachgewiesen.

<sup>1)</sup> Ch. Depéret, La Découverte, l. c. pag. 520.

<sup>2)</sup> M. Vacek, l. c. pag. 24.



In dem Maße, als die Mandibelverkürzung und damit die Reduktion der unteren Stoßzähne zunimmt, steigert sich auch die Zahl der Sperrhöcker, während die Haupthügel eine Tendenz zur Alternation zeigen. Die fortschreitende Entwicklung in diesem Sinne führt, wie durch Zwischenformen erhärtet ist, welche sich in Spanien (Cueva Rubbia<sup>1)</sup>) und in Steiermark<sup>2)</sup>) fanden, direkt zu *T. (M.) arvernense*, einer Form mit rudimentären Mandibelincisoren oder ohne solche.

Die Reihe *T. (Bl.) angustidens* → *T. (Bl.) longirostre* → *T. (M.) arvernense* wurde in letzter Zeit von O. Abel<sup>3)</sup>) als eine der wenigen sicheren Ahnenreihen hervorgehoben.

Bevor ich auf die außereuropäischen Vorkommnisse bunodonter Typen eingehe, halte ich es für passend, einige ethologische Erörterungen einzuschalten, zu welchen ich im Verlaufe meiner Studien gelangte. Es überraschte mich freudig, gelegentlich einer Unterredung mit meinem verehrten Lehrer Prof. O. Abel, welcher sich damals eben mit dieser Frage beschäftigte, die weitgehendste Übereinstimmung in unseren Ansichten gefunden zu haben (vergl. Grundzüge . . . etc., pag. 555 und 556).

Meine erst nach dieser Unterredung gründlicher fortgesetzten Studien ließen mich die Meinungen zweier weiterer Autoren<sup>4)</sup>) kennen, welche so verblüffend ähnlich sind, daß man versucht wäre, eine direkte Beeinflussung anzunehmen, wenn nicht der sichere Gegenbeweis vorläge.

Es handelt sich um die Gründe, welche die Wandlungen im Verlaufe der Entwicklung der Proboscider bedingen.

Die älteste Stufe, durch *Moeritherium* vertreten, führte offenbar ein Leben, welches dem eines Tapirs im Aufenthalt, dem eines Flußpferdes in der Nahrung glich. Der unscheinbare Rüssel, welchen die Form trug, diente dem Wühlen im Schlamm und Moor.

Dem Milieu dürfte *Palaeomastodon* treu geblieben sein, nur trat ein Funktionswechsel ein: Die wühlende Tätigkeit, welche jedenfalls wie beim Schwein und Tapir vornehmlich dem Rüssel oblag, wurde vom Unterkiefer übernommen; dieser wächst in die Länge und entwickelt an der Spitze eine aus den zweiten Incisoren gebildete, flache Schaufel. Die Wühltätigkeit mußte gemäß dem letztgenannten Merkmal in ziemlich horizontaler Richtung erfolgen, eine Ansicht, welche mit der amphibiotischen Lebensweise durchaus im Einklang steht. Der Rüssel dürfte mehr dem Tasten gedient haben denn früher.

Der Übergang von Formen, welche dem Tapir an Nahrung und Nahrungserwerb mehr glichen wie *M. trigonodon*, zum Landleben, vielleicht über eine ähnliche, aber primitivere Stufe wie *Palaeomastodon*, führte zum Typus *Tetrabelodon*. Auch hier wurde der Unterkiefer

<sup>1)</sup> M. Schlosser, Über Säugetiere und Süßwassergastropoden aus pliocänen Ablagerungen Spaniens etc. in Neues Jahrb. f. Min. II. Stuttgart 1907.

<sup>2)</sup> Fr. Bach, Mastodonreste etc., l. c.

<sup>3)</sup> O. Abel, Grundzüge der Paläobiologie, pag. 555, Fig. 432.

<sup>4)</sup> M. Vacek, l. c. pag. 41. — J. F. Pompecky, Mastodonreste aus dem interandinischen Hochland von Bolivia, Palaeontogr. LII., pag. 50. Stuttgart 1905.

mit seinen rundlichen Incisoren zum Wühlen verwendet, doch ist es mehr ein Pflügen mit mäßig gesenktem Kopf; der Rüssel mag wohl schon zum Greifen verwendet worden sein. Die muskulöse vorstreckbare Unterlippe, welche Pompecky<sup>1)</sup> im Hinblick auf die großen Blutgefäßdurchlässe im Unterkiefer mit Recht angenommen hat, war zweifellos von großem Vorteil sowohl zum Schutz gegen Verletzung (durch Rückziehen) wie zur Aufnahme der Nahrung.

Daß die Mandibelincisoren die dargetane Funktion versahen, erhellt aus den immer wiederkehrenden Abnutzungsspuren an der Spitze derselben.

Mit der Aufnahme konsistenterer Nahrung (Wurzeln, saftige Pflanzen), welche in der Vermehrung der Sperrhöcker ihren Ausdruck findet, geht wohl die stärkere Ausbildung des Rüssels (vermehrter Gebrauch) Hand in Hand. Die Folge davon ist eine stetig fortschreitende Atrophie der unteren Incisoren, dann der Mandibel, welche sich zunächst in dem Auseinanderrücken und der sanften Abwärtskrümmung der unteren Stoßzähne verrät. Diese tragen keine Usurpsuren, dagegen strecken sich die bei *T. (Bl.) angustidens* noch leicht abwärts gebogenen Maxillarincisoren immer mehr und übernehmen, wie an den Nutzflächen zu erkennen ist, die Funktion der unteren.

Das Ende dieser Entwicklungsreihe ist mit *T. (M.) arvernense* erreicht: Die Mandibel hat keine oder rudimentäre Stoßzähne, die oberen Incisoren fungieren, wie heute noch gelegentlich bei *E. africanus*, zum Ausreißen von Wurzeln und Aufwühlen des Bodens; Hauptorgan für die Ernährung ist der mächtige, wahrscheinlich den Boden berührende Rüssel wie bei *Elephas*.

Vielleicht war die Unmöglichkeit einer Umprägung der hochgradig suiden Molaren dieser Formen zu einem Typ, wie es der äußerst vorteilhafte Zahn von *Elephas* ist, der Grund zum Erlöschen der Arten mit dem Eintreten bedeutender Trockenheitsperioden.

Die Ausbreitung der bunodonten Formen blieb nicht auf Europa beschränkt. Die ausgedehnten Wanderungen, welche *T. (Bl.) angustidens* über ganz Europa ausschließlich der Pyrenäenhalbinsel<sup>2)</sup> sich verbreiten ließen, führten es einerseits nach Indien, anderseits nach Amerika, vielleicht auch nochmals zurück nach Afrika.

Aus dem Miocän von Indien (Bugti-Hills) beschrieb R. Lydekker<sup>3)</sup> einige Zähne, welche er als „absolutely indistinguishable from the corresponding teeth in the British Museum of *Mastodon angustidens* Cuvier“ bezeichnete und als *M. angustidens* var. *palaeindica* unterschied.

Eine höhere Entwicklungsstufe der sich durchaus parallel spezialisierenden indischen Arten dürfte *T. falconeri*<sup>4)</sup> *Lyd.* repräsen-

<sup>1)</sup> J. F. Pompecky, l. c. pag. 50.

<sup>2)</sup> R. S. Lull, The evolution etc., l. c. pag. 34. Demnach ist die Wanderung nicht über die Enge von Gibraltar erfolgt.

<sup>3)</sup> R. Lydekker, *Mastodon angustidens* in India, in Rec. Geol. Surv. India, XVI., pag. 161. Calcutta 1883. — R. Lydekker, Palaeontologia India (Mém. Geol. Surv. India), ser. 10, vol. III, pag. 19–29, pls. IV, V. Calcutta 1884.

<sup>4)</sup> R. Lydekker, Catal. of Foss. Mamm. Pt. IV. Proboscidea, pag. 40. London 1886.

tieren; die Zahl der Sperrhöcker ist vermehrt; die Zähne entsprechen an Größe unserem *T. (Bl.) longirostre*.

In diese Gruppe, wohl kaum als eigene Art, fällt das von G. E. Pilgrim<sup>1)</sup> beschriebene *T. crepusculi*.

Den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen die suden Mastodonten Indiens mit *T. (M.) sivalense Falc.* aus dem Pliocän der Sewalik-Hills und des Punjab. Die Molaren schließen sich durch ihre alternierenden Haupthöcker eng an *T. (M.) arvernense*, nur ist die Krone etwas enger, die Zahl der Sperrhöcker größer.

Im Hinblick auf die Tatsache, daß wir *T. arvernense* nur aus Europa kennen, in Indien selbst aber etliche Übergangstypen (außer den genannten noch *T. pandionis Falc.* und *T. perimense Falc.*) finden, ist es wahrscheinlich, daß wir es mit zwei parallelen Zweigen zu tun haben, welche auf eine gemeinsame Wurzel *T. (Bl.) angustidens* zurückgehen.

Auch aus Nordamerika wurden Reste bekannt, welche sich *T. angustidens* auf das engste anschließen. Trotzdem wurden sie als eigene Arten oder Varietäten beschrieben: *M. angustidens proavum* und *T. productum*.

Schon Cope<sup>2)</sup> erkannte die nahen Beziehungen zwischen den frühesten Bunodonten Nordamerikas und dem eurasiatischen *T. angustidens*; Lydekker<sup>3)</sup>, Gaudry<sup>4)</sup> und in letzter Zeit R. S. Lull<sup>5)</sup> bestätigten das Gleiche.

Von diesen Tetrabelodonten leitet Lull die Dibelodonten *T. (Mastodon)* ab, welche in einer Zahl von Arten Nord- und später auch Südamerika bevölkerten; hier persistierten einzelne Formen teils im Hochgebirge (10.000 Fuß: *T. andium*), teils in der Ebene (*T. Humboldti*) bis ins unterste Plistocän und starben, ohne Nachkommen zu hinterlassen, aus<sup>6)</sup>.

Endlich kennen wir aus Afrika einige Reste bunodonter Mastodonten:

Gaudry<sup>7)</sup> hat den schon früher (pag. 130) erwähnten Molaren aus dem Mittelmiozän von Cherichira beschrieben und als *T. angustidens* bestimmt.

Außerdem teilte R. Beck<sup>8)</sup> ein allerdings sehr fragliches Zahnfragment aus Südafrika mit. Erwiesen ist das Auftreten suider Arten oder wenigstens einer suden Art, durch den von E. Fraas<sup>9)</sup> bekannt gewordenen Fund aus dem Plistocän von Südafrika; das Stück schließt sich den Formen mit alternierenden Haupthügeln an.

<sup>1)</sup> G. E. Pilgrim, Tertiary and Posttertiary deposits etc., l. c. pag. 157.

<sup>2)</sup> E. D. Cope, The Proboscidea, in Amer. Natur. XXIII., pag. 191—211. Salem 1889.

<sup>3)</sup> R. Lydekker, Catalogue etc., pag. 30.

<sup>4)</sup> A. Gaudry, Les enchainements etc., pag. 226.

<sup>5)</sup> R. S. Lull, The evolution etc., pag. 35, 36.

<sup>6)</sup> C. W. Andrews, A Guide etc., pag. 32, 33.

<sup>7)</sup> A. Gaudry, Quelques remarques etc., l. c.

<sup>8)</sup> R. Beck, Geol. Mag. dec. 5, III., pag. 49. London 1906.

<sup>9)</sup> E. Fraas, Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., 59. Bd., pag. 240, 241. Stuttgart 1907.



Das bisher Bekannte ist zu wenig, als daß sich eine nur einigermaßen gestützte Ansicht aussprechen ließe. Von vornherein wäre es nicht ausgeschlossen, daß sich auch hier eine parallele, im Sinne direkter Deszendenz nicht verwandte Reihe entwickelt habe.

Eher aber dürften schubweise Rückwanderungen, wie wir eine solche im Pliocän aus den Funden von Elefantenresten annehmen müssen, im Spiele gewesen sein.

Die endgültige Lösung bleibt eine Frage der Zeit.

#### D. Die zygodonten Mastodonten.

Über die Hauptzüge der Entwicklungsgeschichte der tapiroiden Arten dürfte selten eine Verschiedenheit in der Auffassung anzutreffen sein; anders steht es um den Anschluß der Reihe an primitivere Typen.

Lull<sup>1)</sup> verlegt die Trennung der beiden Formen (*Bunolophodon* und *Zygolophodon*) noch nach Afrika.

Seine Behauptungen basieren auf der Annahme der Richtigkeit dessen, was P. Gervais<sup>2)</sup> und A. Gaudry<sup>3)</sup> mitgeteilt, Ch. Depéret<sup>4)</sup> wiederholt und scheinbar bestätigt hat.

Aus meinen Darlegungen (pag. 130) geht hervor, daß der angeblich aus Algier (Kenchela) stammende Zahn *Moeritherium trigonodon* zugehört, für den sicher von einer zygodonten Form stammenden III. Molaren der Horizont unnachweisbar ist, zufolge des hohen Spezialisationsgrades, den das Stück aufweist, aber verhältnismäßig jung sein dürfte.

Es ist sehr leicht denkbar, daß *T. (Zl.) tapiroides* Cuv. (= *turicense* Schinz), wenn die Form von Tunis tatsächlich dieser Art angehört und nicht *T. (Zl.) Borsoni* Hays., möglicherweise mit derselben Tiergesellschaft nach Afrika rückwanderte wie *T. angustidens* (aus dem Helvetien von Algier).

Für einen Beweis reicht meine bloß papierene Kenntnis des Materials nicht aus, zum Zweifeln ist sie mehr als genügend.

Ich hoffe im Verlauf der folgenden Jahre diese Fragen durch ein gründliches Materialstudium in den einzelnen Sammlungen einem befriedigenden Abschluß zuzuführen.

Einstweilen wissen wir nicht, ob die Heimat von *T. (Zl.) tapiroides* Afrika oder Europa ist, zumal *T. pygmaeum*, welches aus den schon früher eingehend erörterten Gründen (pag. 131—134) als Ahne in erster Linie in Betracht kommt, beide Erdteile bewohnte.

Die weitere Entwicklung der tapiroiden Reihe, deren Glieder insgesamt den trilophodonten Typus bewahren, liegt ziemlich klar vor uns. *T. (Zl.) Borsoni*, der unterpliocäne Nachfolger von *T. tapiroides*, hält nicht nur die geographischen Grenzen seines miocänen Vorläufers ein, die Molaren der beiden Arten zeigen auch eine Variabilität,

<sup>1)</sup> R. S. Lull, The evolution etc., l. c. pag. 34.

<sup>2)</sup> P. Gervais, Zool. Pal. franç., l. c. pag. 75.

<sup>3)</sup> A. Gaudry, Quelques remarques etc., l. c.

<sup>4)</sup> Ch. Depéret, Deconverte etc., pag. 518.

welche nur aus der Annahme einer direkten Deszendenzlinie begreiflich ist.

In der Regel zeigt *T. Borsoni* die Zweiteilung der Joche durch eine Mittellinie und das Verschmelzen der Haupt- und Nebenhöcker, wie es am schärfsten bei *T. (Mammut) americanum* Cuv. ausgeprägt ist, ziemlich gut, die Verstärkungsleisten an den Stellen<sup>1)</sup>, wo bei *T. angustidens* die Sperrhöcker stehen, sind meist verschwunden. Doch alle diese Merkmale variieren und ergeben mannigfache Übergänge.

Nicht minder nahe sind die Beziehungen zwischen *T. Borsoni* und *T. americanum*.

M. Pavlow<sup>2)</sup> hat eine Zahl von Molaren des *T. Borsoni* aus Südrußland beschrieben, darunter einen, welcher eine so auffallende Übereinstimmung mit der amerikanischen Art zeigte, daß sie ihn geradezu derselben zuteilte.

Die raschen Schlußfolgerungen, zu welchen sich M. Pavlow oft verleiten ließ, machen es begreiflich, daß auch diese ihre Bestimmung heftig bekämpft wurde und noch wird.

Gerade in diesem Falle aber ist die blinde Gegnerschaft nicht am Platze.

Der Zahn aus Südrußland hat tatsächlich ungemeine Ähnlichkeit mit *T. (M.) americanum*.

Es ist auch gar nichts Besonderes, wenn in einem Gebiete, welches auf dem Wanderwege liegt, Übergangsformen gefunden werden, wo wir doch nicht den geringsten Anhaltspunkt für eine autochtone Entstehung von *T. americanum* haben.

Vielmehr weisen alle Umstände darauf hin, daß wir eine Wanderung anzunehmen haben und daß *T. (Zl.) Borsoni* der Ahne von *T. (M.) americanum* ist, wie es auch R. S. Lull<sup>3)</sup> schon angenommen hat.

Gemäß den Funden von *M. americanum* bis zum 15. Grad nördlicher Breite nach Süden erfolgte die Wanderung über Sibirien, Alaska und die jetzigen Aläuten.

Es erübrigt noch, die ethologischen Momente zu erörtern, welche der Entwicklung tapiroider Typen förderlich sein konnten.

Wie der Name schon andeutet, dürfte uns die Lebensweise der Tapire am ehesten den rechten Weg weisen. Nach A. E. Brehm<sup>4)</sup> besteht die Nahrung des Schabrackentapirs wie auch der süd-amerikanischen Anta im Freileben ausschließlich aus fleischigen Blättern und Früchten, gelegentlich auch Zweigen. Die Kaubewegung ist hauptsächlich ein Zusammenklappen der Kiefer und Zerquetschen, resp. Zerbrechen der Nahrung. Infolgedessen treten Ursuren zuerst an den schräg abfallenden Flächen der Joche auf, wie sie in ganz derselben Weise bei *Dinotherium* zu be-

<sup>1)</sup> Siehe H. v. Meyer, Studien über das Genus *Mastodon* in *Palaeontographica*. XVII., Hft. 1, pag. 48.

<sup>2)</sup> M. Pavlow, *Nouvelles trouvailles de Mastodon Borsoni au sud de la Russie*, *Annuaire geol. min. Russie*, V., pt. 1 & 2. Warschau 1901.

<sup>3)</sup> R. S. Lull, *The evolution etc.*, pag. 34.

<sup>4)</sup> A. E. Brehm, *Tierleben, Säugetiere*. III. Bd.

obachten sind. Im Alter entstehen bei weit vorgeschrittener Abkannung ovale oder rhombische Usurfiguren.

Durchaus die gleichen Abrasionszustände kehren auch bei den tapiroiden Mastodonten wieder.

Wir haben daher volle Berechtigung, für *Dinotherium* und die Zygodonten gleiche oder wenigstens sehr ähnliche Nahrung und Ernährungsweise anzunehmen. Die Funde von Nahrungsresten im Rachen von *T. (M.) americanum* bestätigen dies <sup>1)</sup>:

„Broken pieces of branches varying from slender twigs to boughs half an inch in diameter and about two inches long, were found mixed up with more finely divided vegetable matter, like comminuted leaves in one case to the amount of from four to six bushels. We have the authority of Goeppert for the fact, that twigs of the existing coniferous *Thuja occidentalis* were identified in the stomach of the New Jersey Mastodon; and of Professor Asa Gray and Dr. Carpenter, both eminent microscopical observers, that the stomach of the Newburgh Mastodon contained fragments of the boughs of »some coniferous tree or shrub and probably some kind of spruce or fir (Gray); and also fragments of a quite different kind of wood (not coniferous), which from its decomposed and carbonaceous state was not determinable (Carpenter)«.“

Eine gleichsinnige Bestätigung bot der Fund von Otisville<sup>2)</sup>.

Die Tatsache, daß die Kautätigkeit eines bunodonten Gebisses mehr mahlend, die des tapiroiden mehr quetschend ist, erklärt uns die divergente Entwicklung, welche im ersten Fall in der möglichsten Vergrößerung der Kaufläche durch Ausfüllung der Täler (*T. arvernense*), im letzteren in der scharfen Trennung von Joch und Tal (*T. americanum*) gipfelt.

Vielleicht steht die in der Nahrung bedingte frühere Emanzipation vom wühlenden Futtererwerb im Zusammenhang mit dem rascheren Schwinden der unteren Incisoren bei den tapiroiden Mastodonten.

### E. Die Entstehung der echten Elefanten.

Schon zu einer Zeit, als die Mitteilungen über fossile Rüssel-tiere noch sehr spärlich flossen, beschrieb W. Clift<sup>3)</sup> zwei Molaren von eminenter stammesgeschichtlicher Bedeutung als *Mast. latidens* und *M. elephantoides* und hob sie als Übergangstypen zwischen den Gattungen *Mastodon* und *Elephas* hervor.

Falconer<sup>4)</sup> stellte die letztere Form als *E. (Stegodon) Clifti* zu seiner neu geschaffenen Gruppe *Stegodon*, welcher er auch einzelne

<sup>1)</sup> H. Falconer and P. Cautley, Pal. Mem. II., pag. 291. Falconer teilt dies mit zum Zweck einer sehr geistvollen Erörterung über die Beziehungen zwischen der Nahrung und dem Zahnbau der Elefanten; ich komme später auf einige weitere Zitate zurück.

<sup>2)</sup> R. S. Lull, The evolution etc., pag. 25.

<sup>3)</sup> W. Clift, On the fossil remains of two new Mastodon etc. in Transact. geol. Soc., 2. ser., vol. II. London 1829.

<sup>4)</sup> H. Falconer and P. Cautley, Pal. Mem., II., pag. 82.



in der Spezialisierung vorgeschrittenere Arten (*St. bombifrons* und *St. insignis* aus den Pliocän- und Plistocänschichten Indiens) zuteilte. Diese Gruppe rückte er aus folgenden sieben Gründen der Gattung *Elephas* nahe:

1. Größere Zahl von Jochen und Mammillen, welche diese Joche zusammensetzen.

2. Übereinstimmung der Jochformel mit der des lebenden *E. africanus* und anderer Loxodonten.

3. Konvexe Begrenzungslinien der unangekauften Joche in transversaler Richtung und Fehlen jeglicher longitudinaler Trennungslinie der Mammillen, wie sie für alle Mastodonten typisch ist.

4. Menge des Zements, welches die Täler erfüllt.

5. Hervortreten der Zähne aus dem Kiefer in einem Kreisbogen (l. c. pag. 82).

6. Wechselbeziehung der Kauflächen gegenüberliegender Zähne: die innere Seite des oberen und die äußere Seite des unteren Zahnes ist immer höher als die andere (l. c. pag. 83).

7. Fehlen oder Seltenheit von Prämolaren und mandibularen Stoßzähnen.

So scharfsinnig diese Gründe sind, welche Falconer ins Treffen führte, er mußte doch selbst zugeben, daß sie an den Grenzen hinfällig werden.

*E. (St.) Clifti* weist eine geringe Zahl von Jochen auf (7—8 am  $M_3^3$ ), die Punkte 3—5 gelten, wenngleich mäßiger betont, auch für *Tetrabelodon latidens*, besonders fehlt dieser Art im rückwärtigen Teil des  $M_3^3$  oft die longitudinale Trennungslinie, während sie *St. Clifti* in den vorderen Molaren bisweilen zeigt (l. c. pag. 83).

Der letzte Beweispunkt Falconers ist nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse überhaupt hinfällig; wir kennen auch Mastodonten ohne Prämolaren und Unterkieferincisoren (*T. [M.] arvernense*, *T. [M.] americanum*).

Über die am ehesten entscheidende Wechselbeziehung der Kauflächen gegenüberliegender Zähne sagt Falconer selbst von *St. Clifti* (Pal. Mem. II., pag. 237):

„Further in the only well-preserved palate-specimen at present known, the outer side of the upper molars is higher and the inner side lower and more worn, being another point of agreement with the Mastontoid rather than with the Elephantoid type.“

Wir ersehen daraus — und auch Falconer war sich offenbar dieser Tatsache bewußt — daß die beiden Gattungen durch die Arten *Tetrabelodon*<sup>1)</sup> *latidens* und *E. (Steg.) Clifti* ineinander übergehen; unsere vertikalen systematischen Einheiten und Gruppen sind eben Hilfsbegriffe, während es in der Natur, streng genommen, keine vertikalen Arten, geschweige denn Gattungen gibt<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Da der Anschluß dieser Art noch gänzlich zweifelhaft ist, lasse ich die subgenerische Bezeichnung für einen späteren Zeitpunkt offen und bezeichne es einfach als *Tetrabelodon* (subg. inc. sedis).

<sup>2)</sup> Vergl. Ch. Depéret, Die Umbildung der Tierwelt (deutsch) von R. N. Wegner, pag. 116—171. Stuttgart 1909.

Seit Falconer<sup>1)</sup> wurde von keinem Forscher die Behauptung angezweifelt, daß die Deszendenzlinie der Elefanten den eben erörterten Weg gegangen ist. Die Verhältnisse liegen so klar, daß jeder Zweifel ausgeschlossen ist.

Anders steht es wieder mit dem Anschluß der *Stegodon-Elephas*-Reihe an den Hauptstamm.

R. Lydekker<sup>2)</sup> wurde als erster auf die Frage aufmerksam; er glaubte in einer von ihm als *M. cantleyi* beschriebenen Form das Bindeglied gefunden zu haben.

Lydekker zog zwei Stammeslinien:

1. *T. angustidens* → *T. pandionis* → *T. perimense* → *T. sivalense* → *T. arvernense*.

2. *T. angustidens* → *T. longirostre* → *T. Cantleyi* → *T. latidens* → *E. Clifti* → echte Elefanten.

Ihm schlossen sich C. W. Andrews<sup>3)</sup> und R. S. Lull<sup>4)</sup> an.

Die genannten drei Autoren betrachten *T. longirostre* als die Ausgangsform.

Dem gegenüber wies in jüngster Zeit O. Abel<sup>5)</sup> darauf hin, daß die in ganz anderer Richtung spezialisierten suden Mastodontenzähne keine Vorstufen zu dem stegodonten Typus sein können, dieser sich vielmehr aus tapiroiden Molaren entwickelt haben muß. (Dollosches Entwicklungsgesetz, irréversibilité de l'évolution.)

Meine Studien überzeugten mich zunächst von der Unmöglichkeit, *T. longirostre* als Ahnen von *Elephas* anzunehmen.

Aus Falconers<sup>6)</sup> Darlegungen und den von ihm gegebenen genauen Abbildungen geht mit Unzweideutigkeit hervor, daß *E. planifrons*, eine in gleicher Richtung über *Stegodon* spezialisierte Form, im Ober- wie im Unterkiefer zwei Prämolaren<sup>7)</sup> (*Pm*<sub>3</sub> und *Pm*<sub>4</sub>) trug.

*T. longirostre* dagegen hatte, wie auch Andrews<sup>8)</sup> selbst zugibt, nur einen Prämolaren (*Pm*<sub>3</sub><sup>9)</sup>).

Damit kommt diese Form als Elefantenahne gänzlich außer Betracht.

<sup>1)</sup> H. Falconer and P. Cantley, Pal. Mem., vol. II, pag. 18 und pag. 82.

<sup>2)</sup> R. Lydekker, Indian Tertiary and Posttertiary Vertebrata, Palaeontologia Indica (Mem. Geol. Surv. Ind.), ser. X, vol. III, pag. XIV, XVIII, XIX. Calcutta 1886. — R. Lydekker, Catalogue of the fossil Mammalia, Part. IV: Proboscidea, pag. 47, 56, 71 ff.

<sup>3)</sup> C. W. Andrews, A Guide to the Elephants, pag. 33.

<sup>4)</sup> R. S. Lull, The evolution etc., pag. 36.

<sup>5)</sup> O. Abel, Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre, in „Die Abstammungslehre“ (12 Vorträge), pag. 233. Jena 1911.

<sup>6)</sup> H. Falconer and P. Cantley, Pal. Mem. II, pag. 93. — H. Falconer, F. A. S. Pl. XII, fig. 8—10.

<sup>7)</sup> Diese Tatsache erhielt ihre weitere Stütze dadurch, daß H. Pohlig, welcher die Richtigkeit der Behauptung Falconers angezweifelt hatte, nach Autopsie des Stückes im II. Teile, pag. 312 seiner Monographie widerrief (vergl. pag. 107, Fußnote 2).

<sup>8)</sup> C. W. Andrews, A Guide etc., pag. 28.

<sup>9)</sup> M. Vacek, Österr. Mastodonten, I. c. pag. 27.

Anderseits scheinen der Ansicht O. Abels einige Momente zu widersprechen:

Einer der Zähne von *T. latidens*, welchen W. Clift<sup>1)</sup> mitteilte, zeigt am 5., 6., und 7. Joch (von rückwärts) Zwischenhöcker, am 7. nicht weniger als vier; dieselben sind allerdings klein und erinnern an die kleinen Verstärkungsmammillen, wie sie bei *T. (Bl.) angustidens* aus den tiefsten Schichten auftreten. Den hinteren vier Jochen fehlt jegliche Spur eines Sperrhöckers.

Dieser Umstand gewinnt an Interesse, wenn wir Molaren von *T. cautleyi*<sup>2)</sup> (einem Tetralophodonten) zum Vergleich heranziehen:

Die vorderen echten Molaren der letztgenannten Art tragen ganz ähnliche, etwas kräftigere Sperrhöcker, wie das 7. Joch des einen Zahnes von *T. latidens*, während sie am III. Molaren nach rückwärts zu immer undeutlicher werden.

Die ausgesprochen tapiroiden Formen (*T. (Zl.) tapiroides* und seine Deszendenten) dürften bei sorgfältiger Prüfung ebenfalls nicht standhalten:

*T. turicense* (= *tapiroides*) hat nach E. Lartet<sup>3)</sup> nur einen Prämolaren; es ist mir trotz eifrigsten Bemühens nicht gelungen, herauszufinden, mit welchem Stücke Lartet diese Behauptung begründete. Eine von Lartet und Chantre<sup>4)</sup> als *T. turicense* bestimmte Mandibel, dieselbe, welche H. v. Meyer<sup>5)</sup> als *M. angustidens* in Anspruch nahm, schien mir einzig Aufschluß geben zu können.

Ich wandte mich an das „geologische Institut der Universität Zürich“ und erhielt durch das lebenswürdige Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. Alb. Heim<sup>6)</sup> in kurzem den Gipsguß des Restes.

Leider gab die Mandibel keinen Aufschluß über die Prämolarenfrage.

Der zweite Milchmolar ist bereits ersetzt, der dritte stark und unregelmäßig abgekaut. Auch eine Sprengung der Kieferwand, welche den *Pm*<sub>4</sub> im Keim bloßlegen müßte, wenn *m*<sub>3</sub> ersetzt wird, ergäbe noch kein positives Resultat, da aus dem Stück der Artcharakter nicht klar zu ersehen ist, mehr Anhaltspunkte sogar für eine Bestimmung als *T. (Bl.) angustidens* vorhanden sind.

Allerdings spricht für Lartets Ansicht die Tatsache, daß A. Gaudry<sup>7)</sup> bei keinem der Unterkiefer der als Übergangsform zwischen *T. tapiroides* und *T. Borsoni* stehenden Art von Pikermi auch nur eine Spur eines Prämolaren vorfand, obwohl die Ausbildung der untersuchten Mandibeln einen Grad erreicht hatte, welcher Prämolaren im Keim hätte tragen müssen. Wenn nun schon diese

<sup>1)</sup> W. Clift, l. c. Taf. 37.

<sup>2)</sup> Vergl. R. Lydekker, Catalogue, pag. 72, 73, Fig. 17, 18.

<sup>3)</sup> E. Lartet, Sur la Dentition des Proboscidiens fossiles, in Bull. Soc. géol. France, 2. ser., t. XVI. Paris 1858.

<sup>4)</sup> Dr. Lartet et E. Chantre, Recherches sur le Mastodontes, in Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, vol. II. Lyon 1878.

<sup>5)</sup> H. v. Meyer, Studien über das Genus etc., l. c. Taf. I, Fig. 1.

<sup>6)</sup> Ich wiederhole an dieser Stelle nochmals meinen herzlichsten Dank an Herrn Prof. Dr. Alb. Heim für das äußerst freundliche Bemühen.

<sup>7)</sup> A. Gaudry, Animaux fossiles de l'Attique, pag. 152—159. Paris 1862.



Übergangstypen überhaupt keine Ersatzzähne hatten, wäre es naheliegend, anzunehmen, daß *T. tapiroides* nur einen hatte; damit würde von dieser Art das gleiche gelten wie von *T. longirostre*.

Gelöst ist die Frage durch die vorhergehenden Auseinandersetzungen nicht; erst ein Rest, welcher die Verhältnisse unzweideutig zeigt, könnte Beweiskraft haben.

Wenn auch die Deszendenz von einem primitiven Glied der zygodonten Reihe (*T. tapiroides*) durch die obigen Erörterungen sehr unwahrscheinlich gemacht wird, bleiben doch noch zwei Möglichkeiten offen:

1. Die Abstammung von einem primitiven Bunodonten (*T. angustidens*).

2. Die Abstammung von *T. pygmaeum* in einer eigenen, den beiden anderen parallelen Reihe.

Es ist unmöglich, diese Frage ohne gründliche Materialkenntnis zu entscheiden, zumal Anhaltspunkte für beide Auffassungen vorhanden sind.

Einerseits kennen wir *T. angustidens* aus Indien<sup>1)</sup> und finden bei *T. cautleyi* und auch noch bei *T. latidens* Verstärkungshöcker, anderseits zeigt sich bei keiner Form so reichlich Zement<sup>2)</sup> wie bei *T. pygmaeum*.

Die Umwandlung dürfte sich wohl im südlichen Asien vollzogen haben. Wir kennen *T. cautleyi* nur von den Perim Islands, *T. latidens* aus Indien (Sind Punjab, Perim Islands, Sewalik-Hills), Burma, Borneo und China<sup>3)</sup>, *E. (St.) Clifti* aus Indien, Burma, China<sup>3)</sup> und Japan.

*T. cautleyi*, diejenige Art, auf welche es hauptsächlich ankommt, hat kein Zement zwischen den Tälern; dadurch wird es als Ahnenform höchst problematisch.

Wir können demnach erst von *T. latidens* an eine geschlossene Reihe annehmen; der Anschluß derselben nach unten bleibt bis auf weiteres unsicher.

Dagegen können wir an drei Arten sehr schön den Übergang des stegodonten zum lamellodonten Elefantenmolaren verfolgen.

Die eingangs erwähnten Elephasmerkmale steigern sich stetig fortschreitend von *T. latidens* bis *E. planifrons*; einzig *E. (Steg.) insignis* dürfte einen Seitenzweig repräsentieren. Wenigstens spricht die Lamellenformel seiner Molaren dafür.

<sup>1)</sup> Allerdings sind die bisher bekannt gewordenen Reste typisch suid, bis auf den auf Milchmolaren gegründeten Rest, welchen G. E. Pilgrim (l. c.) als *T. crepusculi* beschrieben hat.

<sup>2)</sup> Zement findet sich nach A. Gaudry (Les enchainements etc., pag. 177) auch bei: *T. Humboldti*, *T. perimense*, ferner bei einem Zahn aus dem Norfolk-Crag, „qui a les caractères du *Mastodon turicense*“.

<sup>3)</sup> M. Schlosser, Die fossilen Säugetiere Chinas, in Abh. bayr. Akad. XXII, I., pag. 46 ff. München 1903.

Die bezüglichlichen Zahlen<sup>1)</sup> verteilen sich folgendermaßen:

	$M_1^1$	$M_2^2$	$M_3^3$
<i>T. latidens</i> . . . . .	$\frac{4}{4}$	$\frac{4-5}{4-5}$	$\frac{5-6}{5-6}$
<i>E. (St.) Clifti</i> . . . . .	$\frac{6-7}{2}$	$\frac{6}{2}$	$\frac{7-8}{7-8}$
<i>E. (St.) bombifrons</i> . . . . .	$\frac{6}{7}$	$\frac{6-7}{7-8}$	$\frac{8-9}{8-9}$
<i>E. (St.) insignis</i> . . . . .	$\frac{7-8}{7-10}$	$\frac{7-8}{8-12}$	$\frac{9-11}{9-13}$
<i>E. planifrons</i> . . . . .	$\frac{7}{7}$	$\frac{8-9}{8-9}$	$\frac{10-12}{10-15}$

Was uns die Formel von *E. insignis* nahelegt, findet auch seine Stütze in der Tatsache, daß *E. (St.) insignis* mit der Ganesa-varietät des *E. bombifrons* bis ins Plistocän persistiert (Funde des Narbadatales, Pal. Mem. I., pag. 117, Lydekker, Pal. Indica, pag. 274).

Endlich zeigt die Seitenansicht des Schädels<sup>2)</sup> eine so wesentliche Verschiedenheit von allen übrigen Elefantenschädeln, daß es schwer hält, eine Deszendenz anzunehmen, selbst wenn man die allgemeine Variationsfähigkeit des Elefantenkraniums weitestgehend berücksichtigt.

Während sich sonst immer der Kopf nach oben zu verjüngt, sei es nun zu einer Spitze oder einer mächtigen Rundung, Erscheinungen, welche zweifellos in der Ausbildung der Stoßzähne bedingt sind, ist die obere Kranialpartie von *E. insignis* aufgetrieben, plump, die Incisoralveole schließt mit der Maxille einen sehr stumpfen Winkel ein.

Dagegen stimmen die Kranien von *E. bombifrons*<sup>2)</sup>, dem, wie Falconer<sup>3)</sup> selbst zugibt, auch *E. ganesa* zugehören dürfte, und *E. planifrons* weitgehend überein, so daß ich einerseits keinen Grund habe, die Deszendenz im Sinne der Entwicklungsstadien *E. Clifti* → *E. bombifrons* → *E. planifrons* anzuzweifeln, anderseits mich auch dem Einwand nicht verschließen kann, die beiden letztgenannten Arten seien Produkte paralleler Entwicklung.

Daß *E. planifrons* der älteste Vertreter der echten Elefanten ist, steht heute zuverlässig fest; eine Reihe von Merkmalen erhärtet dies:

1. Vorhandensein von Prämolaren;
2. geringe Kronenhöhe der Molaren (im Vergleich zur Wurzel und zum ganzen Zahn);

<sup>1)</sup> Vergl. C. W. Andrews, A Guide etc., l. c. pag. 46.

<sup>2)</sup> H. Falconer, F. A. S. V. Pl. 44, 45.

<sup>3)</sup> H. Falconer and P. Cautley, Pal. Mem. II., pag. 84.

3. geringer Winkel zwischen Kronenbasis und Usurfläche der Molaren als Zeichen eines nur in schwachem Kreisbogen erfolgenden Hervorrückens der Zähne;

4. Fingerung der Lamellen (Mammillenbildung);

5. niedrige Jochformel;

6. dickes Email;

7. breite Zementzwischenlagen.

Ich glaube mit der Aufzählung dieser Merkmale und dem Hinweis auf die ausführlichen Auseinandersetzungen im ersten Teil meiner Studien weiterer Bemerkungen überhoben zu sein.

Schon Falconer<sup>1)</sup> erkannte die primitiven Verhältnisse dieser Art und die wesentlichen Punkte, auf welche es bei Beurteilung der Elefantenstammesgeschichte ankommt.

Die von ihm ausgesprochenen Ansichten fanden allgemeine Anerkennung und blieben im wesentlichen richtig, wenngleich sich im einzelnen manches änderte.

Auch Lydekker<sup>2)</sup>, welcher sich eingehend mit den indischen fossilen Säugetieren beschäftigte, sagt von *E. planifrons*:

„This species, together with the African elephant in the characters of its molars, form a link between the higher-ridged *Stegodons* and the extinct European *Lorodons*, the two species having a lower ridge-formula than any other species of the subgenus *Lorodon*.“

Trotzdem entging ihm ein sehr bezeichnendes und wichtiges Merkmal, das eine seiner Abbildungen von *St. Clifti* besonders hübsch zeigt: Die auffallende, deutliche Kannelierung des Emailbleches, welche in ganz gleicher Weise bei *E. planifrons* auftritt.

## 2. Stammesgeschichte und Wanderungen der echten Elefanten.

Bevor ich in diesen Abschnitt meiner Ausführungen trete, drängt es mich, die Ansichten eines Mannes voranzustellen, dessen Forschungen trotz weniger, auf Einzelheiten beschränkter Mißgriffe den Grund der Elefantenentwicklung getroffen haben und zur Basis aller weiteren Forschung auf diesem speziellen Gebiete wurden: H. Falconers<sup>3)</sup>.

„The most rational view seems to be, that they are in some shape the modified descendants of earlier progenitors. But if the asserted fact be correct, they seem clearly to indicate, that the older Elephants of Europe such as *E. meridionalis* and *E. antiquus* were not the stocks from which the later species *E. primigenius*

<sup>1)</sup> H. Falconer and P. Cautley, Pal. Mem. I., pag. 74, 75; ferner Pl. 4 und 5; dann F. A. S. I., Pl. 1 und 2.

<sup>2)</sup> R. Lydekker, Tertiary Vertebrata (Siwalik and Narbada Proboscidea) in Palaeontologia Indica, ser. X, vol. I, pag. 275. Calcutta 1880. *E. Clifti*, l. c. Pl. XLV, fig. 1.

<sup>3)</sup> H. Falconer and P. Cautley, Pal. Mem. II, pag. 253.



and *E. africanus* sprung, and that we must look elsewhere for their origin.

The nearest affinity and that a very close one, of the European *E. meridionalis* is with the Miocene<sup>1)</sup> *E. (Lox.) planifrons* in India, and of *E. primigenius* with the existing Indian species.“

### A. Die Vorfahren von *E. primigenius*.

Im oberen Pliocän Europas sehen wir plötzlich und unvermittelt einen Elefanten auftreten, welcher zu unseren Tetrabelodonten keinerlei Beziehungen zeigt: *E. (Archidiscodon) meridionalis*.

Dem Mehrteil der Forscher fiel diese Tatsache, ja selbst die große Ähnlichkeit mit dem indischen *E. (Archidiscodon) planifrons* auf; doch wagte es niemand, auf Grund eingehender Vergleiche den direkten verwandtschaftlichen Konnex zu behaupten.

Heute, wo wir zuverlässige Reste des *E. (A.) planifrons* aus Europa kennen, ist die sorgfältige Durchführung dieses Vergleiches der Wissenschaft schuldige Pflicht.

Betrachten wir zunächst die Merkmale, welche aus den Molaren erhellen<sup>2)</sup>:

1. Die Jochformel überschreitet für *E. planifrons* (*typus*) niemals  $x\ 11\ x$  und schwankt bei *E. meridionalis* zwischen  $x\ 11\ x$  und  $x\ 13\ x$ .

2. Der Gesamtcharakter der Kaufläche von  $M_3^3$  ist für beide Arten nur wenig verschieden; die Abänderungen sind durchwegs Folgen höherer Spezialisierung.

3. Das gleiche gilt für die aus der Seitenansicht erkennbaren Momente (Kronenhöhe, Breite der Zementzwischenlage und Höhe des überragenden Jochteiles).

4. Von Wichtigkeit sind die Verhältnisse des  $m_1^1$ . Er ist als ziemlich funktionsloser und doch nicht schwindender Zahn nur geringen Veränderungen im Sinne gesteigerter Spezialisierung unterworfen.

H. Pohlig<sup>3)</sup> gibt in seiner Tabelle als Formel für *E. planifrons*  $x\ 3\ x$  an; die gleichen Zähne von *E. (Loxodon) africanus* bezeichnet er mit  $x\ 2\ x$ .

Aus seinen Abbildungen (*E. planifrons*, pag. 89 und 90: *E. africanus*, pag. 91) geht mit voller Sicherheit hervor, daß beide Arten bezüglich der ersten Milchmolaren dieselben Verhältnisse zeigen, *E. africanus* eher mehr vorgeschritten ist.

Beide Zähne der sewalischen Art weisen zuverlässig  $x\ 2\ x$  auf (man könnte sie ebenso mit  $x\ 3$  bezeichnen); von den beiden des afrikanischen Elefanten trägt der kleinere  $x\ 3$ , der stärkere  $x\ 3\ x$  Joche.

Die ersten Milchmolaren von *E. meridionalis*<sup>3)</sup> tragen immer  $x\ 3\ x$  Lamellen.

<sup>1)</sup> Falconer hielt die Sewaliksichten für miocän.

<sup>2)</sup> Vergl. die genauen Darlegungen im I. Teile dieser Studie (pag. 104--110).

<sup>3)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie ... etc. I., pag. 94.

Bei beiden Arten sind sie zweiwurzellig.

Die zweiten und dritten sind für *E. planifrons*, *E. (Eu.) hysudricus* und *E. meridionalis* teils völlig gleich ( $m\frac{2}{2}$ ), teils wenig mehr spezialisiert ( $m\frac{3}{3}$  von *E. meridionalis*).

5. Milchincisoren vom Südelefanten sind leider nicht bekannt; bei *E. planifrons* sind an denselben Wurzel und Krone getrennt, letztere trägt eine Ganeinkappe.

6. Die Schädelcharaktere<sup>1)</sup> lassen gleichfalls auf einen phylogenetischen, direkten Zusammenhang schließen. Die Seitenansicht läßt dies durch das Rückfliehen der Stirne, das spitze Zulaufen der oberen Kranialpartie und die mehr horizontale, noch wenig gesenkte Stellung der Incisoralveolen bei beiden Arten erkennen. In der Vorderansicht tritt die Verengung der Frontalgegend in der Mitte als gemeinsames Merkmal klar hervor.

Auch die Mandibeln weisen, soweit sie bekannt sind, im allgemeinen Bau, besonders der geringen Massigkeit vielfache Übereinstimmungen auf.

Die nahen Beziehungen unseres oberpliocänen Südelefanten zur mittelplicänen Urform aus den Sewalik-Hills wurden von mehreren Forschern betont<sup>2)</sup>.

Heute, wo uns sichere Reste von *E. planifrons* aus unseren Gegenden vorliegen, können wir nunmehr behaupten:

*E. meridionalis* ist ein direkter Nachkomme des sewalischen *E. planifrons*; die Wanderung letzterer Form ist spätestens im Mittelplicän über Südrußland erfolgt, wo bereits die Umwandlung eines Teiles der wandernden Herden stattfand. (Funde von Kouialnik und Stauropol.) Die Hauptentwicklung des Südelefanten vollzog sich wahrscheinlich am Mittelmeer. (Reste des Arnotales).

L. Adams<sup>3)</sup> hatte eine große Zahl von *Meridionalismolaren* aus England beschrieben, welche fast durchwegs viel höhere Spezialisationsgrade in jeder Hinsicht aufwiesen, als sie der typische *E. meridionalis* zeigt.

Schon 1891 sprach Weithofer<sup>4)</sup> von einem „möglicherweise weiteren Vorgeschrittensein und geringeren Alter“ dieser Reste.

L. Adams selbst war sich über die Zugehörigkeit dieser Formen nicht ganz klar; einen Teil unterschied er sogar als besondere Varietät des *E. antiquus Falc.* „mit breiten Kronen und dicht gedrängten, medial nicht wesentlich erweiterten Jochen, welche Zähne

<sup>1)</sup> Gerade hier kommt es auf eine sorgfältige Auswahl derjenigen Merkmale an, welche phyletisch von Bedeutung sind. Die Schädel ein und derselben Elefantenart variieren zufolge individueller Momente in einer geradezu unglaublichen Breite.

<sup>2)</sup> H. Falconer und P. Cantley, Pal. Mem. II, pag. 91. — L. Adams, British fossils Elephants, l. c. pag. 186. — K. A. Weithofer, Die fossilen Proboscider des Arnotales, pag. 136 und 217.

<sup>3)</sup> L. Adams, British fossil Elephants, l. c.

<sup>4)</sup> K. A. Weithofer, Fossile Proboscider ... etc., l. c. pag. 173.

fragmentär erhalten zu Verwechslungen mit *E. meridionalis* Anlaß geben können.“ (Weithofer, pag. 209.)

Pohlig<sup>1)</sup> hat 1889 auf eine Zahl von Molaren, welche den Übergang zwischen den Zähnen von *E. meridionalis* zu *E. primigenius* Blumb. bilden, eine besondere Art *E. trogontherii* mit den beiden Rassen *E. (meridionalis) trogontherii* und *E. (primigenius) trogontherii* begründet und bezeichnet mit letzteren die verschiedenen Höhen der phylogenetischen Stufen.

Mit Recht weist W. Volz<sup>2)</sup> darauf hin, daß nur die dem *E. meridionalis* näherstehende Varietät als Art gelten kann. Sie hat „niedrige, breite Zähne mit verhältnismäßig wenigen, dicken Lamellen“.

Dabei ist allerdings zu bemerken, daß diese Form, ebenso wie die zweite Rasse in *E. primigenius* unmerklich übergeht, von *E. meridionalis* nicht scharf zu trennen ist. Dies erhellt klar genug aus dem Umstande, daß Pohlig<sup>3)</sup> die englischen Vorkommnisse, welche nach L. Adams als *E. meridionalis* galten zwar zum größten Teil zu *E. trogontherii* zog, das Vorhandensein einiger Molaren mit zweifellosen Meridionalischarakteren aber gleichfalls anerkannte.

Wir stehen eben vor Übergangsformen und kommen mit unseren Artbegriffen in Konflikt!

Nichtsdestoweniger war es vielleicht vorteilhaft, durch Schaffung eines Artnamens die verhältnismäßig breite Kluft zwischen *E. meridionalis* und *E. primigenius* zu überbrücken.

Anders steht es mit dem von M. Pavlow<sup>4)</sup> behaupteten *E. Wüsti*.

Die ersten Milchmolaren ( $m \frac{1}{1}$ ) fehlen (pag. 6);  $m \frac{2}{2}$  steht *E. meridionalis* sehr nahe (pag. 7); das gleiche gilt von  $m \frac{3}{3}$  (pag. 8) und  $M \frac{1}{1}$ .

Alle diese Zähne sind von *E. trogontherii* nicht bekannt; die Merkmale, welche sich daraus ergeben, können daher nicht entscheidend sein. Die letzten beiden Molaren zeigen dagegen so geringe Unterschiede von *E. trogontherii* (s. pag. 15—17), daß sie mit Rücksicht auf die große Variabilität gerade dieser Übergangsart ihr unbedenklich zugeteilt werden müssen.

Die von M. Pavlow<sup>5)</sup> betonten Unterschiede zeigen einfach, daß wir es mit mächtigen Individuen zu tun haben.

Ein mit Ausnahme des Kopfes fast vollständiges, noch unpubliziertes Skelet von *E. trogontherii* im Museum in Krems (Niederösterreich) zeigt ebenfalls diese riesigen Dimensionen. Es sind

<sup>1)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie . . . etc., l. c. pag. 20.

<sup>2)</sup> W. Volz, *E. antiquus* und *E. trogontherii* in Schlesien, in Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges. Jahrgg. 1897, pag. 198. Berlin 1897.

<sup>3)</sup> H. Pohlig, Über *E. trogontherii* in England, in Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges. Jahrgg. 1909, Bd. 61, pag. 243—248. Berlin 1909.

<sup>4)</sup> M. Pavlow, Éléphants fossiles de la Russie, l. c. pag. 6 ff.

<sup>5)</sup> M. Pavlow, l. c. pag. 4.



eben die dem mächtigen *E. meridionalis* noch nächststehenden Typen, wie auch die geringere Kronenhöhe erweist.

Die kaum merkwürdigen Unterschiede mögen ihren Grund darin haben, daß die russischen Vorkommnisse von *E. trogontherii* zum Teil wahrscheinlich auf jene Herden des Südelefanten zurückgehen, welche uns in den Resten von Kouialnik und Stauropol erhalten sind und welche (als Ableger während der Wanderung des *E. planifrons*) ursprünglichere Charaktere bewahrt hatten.

Derartige Momente dürfen uns nicht zur Aufstellung neuer Arten verleiten; vielmehr bestimmen, ähnliche „Arten“ einzuziehen.

Daher halte ich *E. Wüsti* für synonym. *E. trogontherii*<sup>1)</sup>.

Daß *E. trogontherii* tatsächlich der Nachkomme von *E. meridionalis* und Vorfahre von *E. primigenius* ist, darüber kann kein Zweifel mehr herrschen. Alle Charaktere (Jochformel, Gesamtcharakter der Kaufläche, Kronenhöhe, Zementzwischenlage, Schädel, Mandibel usw.) zeigen innerhalb der Art so mannigfache, immer die Richtung vom Südelefanten zum Mammuth bewahrende Variationen, daß der genetische Zusammenhang feststeht. Die Darlegungen Pohligs<sup>2)</sup> sind ja so eingehend, daß eine Wiederholung im besonderen unnütz erscheint.

Die ethologische Seite der Frage zu beleuchten behalte ich mir bis zum Schlusse vor.

Die Steigerung der einzelnen Merkmale mag die auf pag. 154 und 155 befindliche Tabelle veranschaulichen.

## B. Die Herkunft des lebenden indischen Elefanten.

Allen Forschern, welche sich mit der Stammesgeschichte der Elefanten beschäftigten, drängte sich eine Frage besonders brennend auf, die nach der Ahnenreihe des *E. indicus* Linné.

Zwei Formen aus den fossilführenden Schichten Indiens wurden in Betracht gezogen: *E. hysudricus* Falc. und *E. namadicus* Falc. Ein Blick auf den Schädelbau der letztgenannten Art und des indischen Elefanten und die, wie ich im folgenden Abschnitt darlegen werde, unzweifelhafte Identität des *E. namadicus* mit *E. antiquus*, eines in ganz eigenartiger Richtung hochspezialisierten Typs, machen eine genetische Verbindung desselben mit der lebenden asiatischen Spezies unmöglich.

Sonach bleibt uns nur *E. hysudricus* zur Besprechung.

Schon Falconer hat auf die nahen Beziehungen hingewiesen, welche zwischen *E. hysudricus* und *E. meridionalis* in den Molaren- und Schädelcharakteren bestehen, betont aber die höhere Spezialisierung des ersteren<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> Die gleiche Ansicht äußert H. Pohlig in einer Arbeit jüngsten Datums, die mir erst nach Abfassung des Manuskripts zukam: H. Pohlig, Zur Osteologie von *Stegodon*, in: Die Pithecanthropusschichten auf Java, pag. 210. (Herausg. v. M. Lenore Selenka u. Prof. M. Blanckenhorn.) Leipzig 1911.

<sup>2)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie... etc., I. c. I. u. II.

<sup>3)</sup> Pal. Mem. II., pag. 119 (Brief an Lartet) u. pag. 123.

Unabhängig von Pohligns schon früher geäußerten Ansichten, welche ich als die weitestgehenden zuletzt bespreche, kam Weithofer<sup>1)</sup> zu ähnlichen Schlüssen.

Auch er bemerkte, daß die indische Form eine größere Zahl von Jochen aufweist (pag. 172).

Den extremsten Standpunkt in dieser Richtung vertritt Pohlig<sup>2)</sup>, indem er den *E. hysudricus* als *Hysudriae*-Rasse mit „*E. meridionalis* vereinigt“.

In einer späteren Arbeit<sup>3)</sup> erklärt er im Anschluß an die Tatsache, daß *E. antiquus* „in allen drei Kontinenten der alten Welt aufgefunden worden ist“, daß „dieses Verhältnis von *E. meridionalis* seit seinem Nachweis der Zugehörigkeit von *E. hysudricus* zu letzterer Spezies, zweifellos dereinst gleichfalls würde festgestellt werden können“.

„Denn offenbar“, fährt Pohlig<sup>4)</sup> fort, „geht die direkte Kommunikationslinie, auch zwischen *E. meridionalis* s. str. und *E. Hysudriae* — nach anderen Säugetieren zu schließen, welche ersteren beileitet haben — ebenso wie diejenige zwischen *E. antiquus* s. str., beziehungsweise *E. Nestii* und *E. Melitae* einerseits und *E. Namadi* andererseits über Nordafrika. Deshalb ist es wahrscheinlich, daß die Verbreitungsrichtung beider Arten die gleiche, im allgemeinen von Westen nach Osten gerichtete war: die durchschnittlich etwas entwickelteren Dentitionsverhältnisse der indischen Meridionalisrasse lassen vermuten, daß die europäische die nächste Stamm- und Ausgangsform ersterer war und nicht umgekehrt.“

Dabei hat Pohlig allerdings übersehen, daß:

1. die Wanderung von *E. antiquus* erst ins Quartär fallen konnte, da wir *E. namadicus* nur aus plistocänen Ablagerungen kennen;

2. *E. hysudricus* in den gleichen Schichten in Indien auftritt, wie *E. meridionalis* in Europa, vielleicht sogar etwas früher (vergl. G. E. Pilgrim und meine Darlegungen auf pag. 111).

Die ausgedehnte Wandertätigkeit des Südelefanten, welche zeitlich mit der Spezialisierung zu *E. trogontherii* zusammenfällt, beginnt erst an der Wende von Pliocän und Plistocän.

Dazu kommt noch ein weiteres für die Beurteilung der Frage, wie ich meine, höchst wichtiges Moment.

Falconer<sup>5)</sup> bestimmte zwei Molaren, welche die Jochcharaktere von *E. hysudricus* trugen (Formel und Höhe) als *E. planifrons*, weil ihre Usurfiguren weitestgehend mit dieser Art übereinstimmten.

<sup>1)</sup> K. A. Weithofer, Die fossilen Proboscider ... etc., pag. 172 u. 217.

<sup>2)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie ... etc., I., l. c. pag. 448—456.

<sup>3)</sup> H. Pohlig, Eine Elefantenhöhle Siziliens und der erste Nachweis des Kranialdomes von *E. antiquus*. Abh. bayr. Ak. XVIII., pag. 102. München 1893.

<sup>4)</sup> Den entgegengesetzten Standpunkt vertritt H. Pohlig ohne Begründung in seiner jüngsten Arbeit (Zur Osteologie von *Stegodon*, l. c. pag. 212): „Schon die genealogisch und geologisch älteren Spezies, der noch sehr *Stegodon*-ähnliche *E. meridionalis* und *E. antiquus*, verbreiteten sich aus diesen, wo ersterer in der *Hysudriae*-Rasse, letzterer in der *Namadiae*-Varietät seine Stammform (!) hatte, bis über Europa hin.“

<sup>5)</sup> Pal. Mem. I., pag. 434, note 3 und F. A. S. pl. XII, fig. 13.

Merk male		<i>E. planifrons</i>	<i>E. meridionalis</i>	<i>E. trogontherii</i>	<i>E. primigenius</i>
Joehformel von	$m \frac{1}{1}$	$\frac{x \ 2 \ x}{x \ 2 \ x \ (\overline{Q})^1}$	$\frac{x \ 3 \ x}{x \ 3 \ x \ (\overline{Q})}$	$\frac{4 \ x \ - \ x \ 4 \ x}{x \ 3 \ x \ (\overline{Q})}$	$\frac{4 \ x \ - \ x \ 4 \ x}{x \ 3 \ x \ (\overline{Q})}$
	$m \frac{2}{2}$	$x \ 5 \ x \ - \ x \ 6 \ x$	$x \ 5 \ x \ - \ x \ 6 \ x$	$\overbrace{x \ 6 \ x \ - \ x \ 8 \ x}^{\quad}$	$\overbrace{x \ 6 \ x \ - \ x \ 8 \ x}^{\quad}$
	$m \frac{3}{3}$	$x \ 6 \ x \ (?) \ - \ x \ 8 \ x$	$x \ 7 \ x \ - \ x \ 8 \ x$	$x \ 9 \ x \ - \ x \ 12 \ x$	
	$M \frac{3}{3}$	$x \ 10 \ x \ - \ x \ 11 \ x$	$x \ 11 \ x \ - \ x \ 13 \ x$	$x \ 14 \ x \ - \ x \ 22 \ x \ (\text{max.})$	$\frac{x \ 18 \ x \ - \ x \ 27 \ x}{x \ 18 \ x \ - \ x \ 24 \ x}$
Kronenhöhe		$0.5 \ - \ 0.6$ der Gesamthöhe	$\overbrace{\text{ungefähr } \frac{2}{3}}$	bedeutend	Maximum der Entwicklung überhaupt
Kronenbreite		sehr breit	sehr breit	breit	breit
Zement- zwischenlage		sehr reich	reich	mäßig	gering
Schmelz		sehr dick, tiefe Digitellen, kanneliert, Usurfiguren variabel, rautenartig erhoben	sehr dick, oft Digitellen, bisweilen kanneliert, Usurfiguren einfach gefältelt, mäßig rautig	mäßig, seltener Digitellen, wenig kanneliert, Usur- figuren einfach gefältelt, flach, nicht rautig	dünn, meist ohne Digi- tellen, nie kanneliert, Usurfiguren einfach gefältelt, flach



Milchincisor	Wurzel und Krone getrennt, letztere mit Gancin kap p e	unbekannt	Wurzel und Krone nicht mehr zu trennen, rudimentärer Gancin streifen vorhanden
Allgemeine Schädelform	langgestreckt, niedrig, nach oben stumpf zulaufend	langgestreckt, mäßig erhoben, Cranialspitze mäßig betont	kürzer, mehr erhoben, <i>E. primigenius</i> sehr ähnlich
Stirn	platt, breit	leicht konkav, median verschmälert	konkav, mediane Verschmälерung zunehmend
Nasalapertur	klein, Flügel nicht nach hinten gesenkt	Größe unsicher, be- ginnende Flügelsenkung	
Intermaxillaria	mäßig lang, divergent, Incisoralveolen der Horizontalen nahe, Medianfurche breit, flach	länger, mit schwächer divergenten Alveolen, Medianfurche vertieft, enger	mäßig groß, Flügel seitlich nach unten gesenkt
Mandibel	langgestreckt, niedrig, Kinn?	lang, niedrig, Kinn spitz	lang, schmal, wenig divergent, Alveolen der Vertikalen näher, Medianfurche tief und eng
			kurz, hoch, Kinn rund

<sup>1)</sup> Q = zweiwurzelig.

R. Lydekker<sup>1)</sup> teilt beide dem *E. hysudricus* zu.

Ein Blick auf die Profilansicht des Schädels läßt uns im ersten Moment den genetischen Zusammenhang unmöglich erscheinen.

Genaueres Analysieren der Charaktere aber zeigt, daß es lediglich die doppelteilige, stark aufgetriebene Frontalpartie ist, welche das abweichende Aussehen des *E. hysudricus* bedingt, sonst aber der Schädel ganz ähnliche Spezialisationssteigerungen aufweist wie *E. meridionalis*.

Gerade diese Auftreibung des Schädels und Einsattlung der Stirn tritt bei *E. indicus* in einer derartigen Variationsbreite auf, daß wir ihr nur beschränkten Wert beilegen können. In der Regel sind die männlichen Kranien des indischen Elefanten durch besonders hohe, zweigeteilte Schädelgipfel ausgezeichnet und alte Exemplare heben sich dadurch schon äußerlich (am lebenden Tier) namhaft von jüngeren und weiblichen Individuen ab.

Mit Rücksicht auf die oben auseinandergesetzten Verhältnisse und die allgemein anerkannten nahen Beziehungen des *E. hysudricus* zu unserem *E. meridionalis* ist es für mich mehr als wahrscheinlich, daß jene Form von den in Indien gebliebenen Planifrons-Herden ihren Ursprung genommen, sonach mit *E. meridionalis* die Wurzel gemein hat, wie es seinerzeit schon Weithofer (Foss. Probosc. pag. 220) klar war.

Die größere Zahl der Autoren hat stets auf die Eigentümlichkeiten hingewiesen, welche den indischen Elefanten dem Mammut nahebringen, ohne daß an die Annahme einer direkten Deszendenz nur zu denken wäre.

Das zahlreiche Vergleichsmaterial, welches H. Pohlig<sup>2)</sup> zu Gebote stand, ermöglichte ihm ein ungemein ins Einzelne gehendes Studium.

Auf Grund zahlreicher Merkmale (Ganeinbedeckung des Milchincisors, Schädel- und Mandibelcharaktere) gelangte er zu dem Schlusse, daß *E. indicus* mit dem Mammuth, noch mehr mit *E. meridionalis* zwar nahe Beziehungen aufweise, doch zufolge seines Molarenbaues einer ganz fremden Entwicklungsrichtung angehöre.

Das Ergebnis meiner Studien war die Bestätigung der diesbezüglichen Ansicht Pohligs.

*E. indicus* reiht sich der Gesamtsumme der Charaktere nach einer der Gruppe *E. meridionalis* → *E. primigenius* zwar nahe verwandten, aber von ihr verschiedenen Formenreihe ein.

Darauf weist vor allem der breite Oberschädel hin, welcher im Gegensatz zu allen Arten der europäischen Reihe (*E. meridionalis* → *E. trogontherii* → *E. primigenius*) eine ganz entgegengesetzte Spezialisierung darstellt<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> R. Lydekker, Catalogue, l. c. pag. 106.

<sup>2)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie ... etc., II, pag. 310, 410 u. 455.

<sup>3)</sup> Wir haben zwei Spezialisierungsrichtungen des Schädeldaches der Elefanten vor uns.

1. Das Schädeldach wird bedeutend erhoben; zum Beispiel a) *E. meridionalis* (spitz); b) *E. hysudricus* (breit).

2. Das Schädeldach bleibt niedrig; zum Beispiel *E. antiquus*, *E. africanus*.

Es ist naheliegend, den unmittelbaren Ahnen der rezenten Art in einer Form zu suchen, welche einerseits die nahen Beziehungen zwischen der europäischen und asiatischen Reihe erklärt, anderseits die Verschiedenheiten beider begreiflich macht.

Diesen Anforderungen entspricht nach dem oben Behandelten *E. hysudricus*.

Ich habe schon früher auseinandergesetzt, warum ich die Ansicht Pohligs, daß *E. meridionalis* und *E. hysudricus* nur zwei verschiedene Rassen einer und derselben Art sind, nicht teilen kann.

Die letzterwähnten Gedanken stützen nur meine Meinung und erklären die Ähnlichkeiten beider Reihen mehr als genügend:

*E. hysudricus* zeigt einesteils sehr weitgehende Übereinstimmungen mit *E. meridionalis*, andernteils trennt ihn von letzterem der breite Oberschädel; gerade dieses Merkmal aber verbindet ihn mit *E. indicus*.

Die getrennte Deszendenz beider Reihen von *E. planifrons* macht die Ähnlichkeiten und Unterschiede begreiflich.

Auf pag. 158 gebe ich eine Tabelle wie im vorhergehenden Abschnitt.

### C. Verwandtschaftsverhältnisse und Herkunft der Untergattung *Loxodon*.

Wenn ich mich in diesem Abschnitte mit den durch eine Zahl von Charakteren aus der Reihe der übrigen Elefanten herausfallenden *Loxodonten* beschäftige, muß ich gleich eingangs bemerken, daß ich die Zwergrassen, welche in ihrer Gesamtheit bisher diesem Subgenus zugeteilt worden waren, ausschalte und zum Gegenstand einer eigenen Besprechung in einem späteren Abschnitte mache.

Demnach stehen für unsere derzeitige Betrachtung nur *E. (Lox.) africanus* Linné, *E. (Lox.) antiquus* Falc. und dessen indische Varietät *E. (Lox.) antiquus, namadicus* Falc. in Rede.

Allerdings wird es notwendig werden, gelegentlich über die Grenzen dieses gekürzten Programms hinauszuschreiten und teilweise die Frage der Zwergelefanten zu berühren, soweit sie für die Beurteilung der vorgenannten Arten von Wert ist.

#### a) Die Verwandtschaft von *E. antiquus* und *E. africanus*.

Die Unterschiede, welche den indischen vom afrikanischen Elefanten trennen, waren schon G. Cuvier<sup>1)</sup> bekannt.

Falconer<sup>2)</sup> hatte darauf gestützt den afrikanischen Elefanten seinem Subgenus *Loxodon* zugeteilt.

Von dieser Untergattung hatte Pohlig<sup>3)</sup> mit Recht *E. planifrons* und *E. meridionalis* unter dem Namen *E. (Archidiscodon)* abgetrennt und als den *Stegodonten* zunächststehend gekennzeichnet.

<sup>1)</sup> G. Cuvier, Recherches sur les ossements fossiles, I., pag. 556. Paris 1834.

<sup>2)</sup> H. Falconer, Quart. Journ. Geol. Soc., vol. XIII, pag. 318. London 1857.

<sup>3)</sup> H. Pohlig, S. B. niederrhein. Ges. 4. Februar 1884.



M e r k m a l e		<i>E. planifrons</i>	<i>E. hysudricus</i>	<i>E. indicus</i>
Jochformel von	$\frac{m_1}{m_2}$	$\frac{x \ 2 \ x}{x \ 2 \ x \ \bigcirc}$	$\frac{x \ 3 \ x}{x \ 3 \ x \ ?}$	$\frac{x \ 3 \ x - x \ 4 \ x}{x \ 3 \ x - x \ 4 \ x \ \bigcirc}$
	$\frac{m_2}{m_3}$	$x \ 5 \ x - x \ 6 \ x$	$x \ 5 \ x - x \ 7 \ x$	$x \ 7 \ x$
	$\frac{m_3}{M_3}$	$x \ 6 \ x \ ? - x \ 8 \ x$	$x \ 9 \ x - x \ 11 \ x$	$x \ 11 \ x - ? \ 13 \ x$
	$M_3$	$x \ 10 \ x - x \ 11 \ x$	$x \ 13 \ x - x \ 16 \ x$	$x \ 18 \ x - x \ 24 \ x$
Kronenhöhe	$\frac{\pi}{\infty}$ des $M$	0.5—0.6 der Gesamthöhe	intermediär, bedeutend höher als bei <i>E. meridionalis</i>	fast wie bei <i>E. prinigenus</i>
Kronenbreite		sehr breit	breit	mäßig, eher eng
Zementzwischenlage		sehr reich	viel geringer als bei <i>E. meridionalis</i>	gering, etwas mehr als bei <i>E. prinigenus</i>
Milchincisor			unbekant	Krone mit zonaren Ganeinrudimenten
Allgemeine Schädelform			langgestreckt, mächtig erhoben, nach oben breit	wie <i>E. hysudricus</i>
Stirn			konkav	wenig konkav
Nasalapertur			mäßig groß, Flügel nicht nach unten gesenkt	groß, Flügel nicht gesenkt
Intermaxillaria			mäßig lang, wenig divergent, Medianfurchen wenig vertieft	mäßig lang bis lang, wenig divergent, Medianfurchen wenig vertieft
Mandibel			niedrig, Kinn spitz	wie <i>E. hysudricus</i> , auch in der Stellung der wichtigeren Öffnungen für die Nerven- und Blutbahnen

siehe pag. 155

Seit Falconer, welcher den Urelfanten zwar noch seinem Subgenus *Euelephas* einreichte, rang sich allmählich die Überzeugung von der nahen Verwandtschaft dieser und der afrikanischen Art durch.

Falconer selbst wurde gezwungen, zu der Frage Stellung zu nehmen, da ihm ein Zahn zukam, der nur mit *E. (Lox.) priscus* Goldf. vergleichbar war.

Bevor wir weitergehen, ist es notwendig, die letztgenannte Spezies näher zu beleuchten:

Goldfuß<sup>1)</sup> hatte unter diesem Namen einen „fossilen“ Molaren beschrieben, welcher mit *E. africanus* die weitgehendsten Übereinstimmungen zeigte und im nachhinein als einem Individuum der rezenten Form zugehörig erwiesen wurde.

Obwohl sich Falconer der letzteren Ansicht, welche Cuvier als erster vertrat, angeschlossen hatte, sah er sich dennoch genötigt, unter dem von Goldfuß geschaffenen Namen zwei Zähne zu beschreiben, über deren Alter kein Zweifel wenigstens insofern bestand, als sie sicher fossil waren.

Der Umstand, daß Pohlig in die Frage des *E. priscus*, insbesondere durch die in jeder Hinsicht unberechtigte und unmögliche Schaffung eines *E. priscus* Pohlig non Goldfuß mehr Verwirrung als Klärung gebracht hat, veranlaßt mich, Falconers Zitate nachfolgend anzuführen.

Nachdem er (Pal. Mem. I, pag. 54) dargelegt, daß Cuvier die Berechtigung der Spezies *E. priscus* Goldf. angezweifelt habe, sagt er:

„But according to Bronn (Lethaea geognostica pag. 1244) fossil teeth of the same description have since been found under circumstances fully to be depended upon, throughout nearly the whole Central Europe, from the Rhine to the heart of Russia some of them have been described by Wagner (Karstens Archiv XVI, pag. 21) and undoubted fossil teeth, presenting similiar characters, have been met with in the ‚brick earth‘ beds of the valley of the Thames at a considerable depth below the surface.“

Von diesem Stück aus dem Themsetal (Gray Thurruck) sagt er weiter (l. c. pag. 96):

„The mineral characters, friability, test by the tongue, colour dull fracture and general appearance, leave no doubt as to its being a veritable fossil.“

Ferner (l. c. II, pag. 97):

„The discs of wear present an unmistakable resemblance to those of the existing african Elephant in breadth, losengeshaped outline, and mesial expansion; but when examined in detail, there are obvious points of distinction.“

Als solche Punkte gibt er an:

Bei *E. africanus* sind die Rauten strikt rhombisch, der vorspringende Emailteil ist deutlich gekräuselt, die seitlichen Enden sind

<sup>1)</sup> G. A. Goldfuß, Nova Acta Acad. Caes. Leop. Car., vol. XI, Art. 2, pag. 489. Halle a. S. 1823.

abgestumpft, die mittleren Vorsprünge der Disken sind einander sehr nahe gerückt und überhängen sich bisweilen.

Dagegen sind bei diesem *E. priscus* die Disken abgerundet an ihren lateralen Enden und breiter; die mediane Expansion ist bedeutend geringer; im allgemeinen haben die Disken eine stark gekräuselte, nach vorn konkave Sichelform mit zwei in der Mitte mäßig vorspringenden Zapfen. Das Email ist dicker.

Dabei hat Falconer ein Merkmal, welches die Abbildung (l. c. Pl. 7, Fig. 1 u. 2) deutlich zeigt, übersehen: die geringe Höhe der Krone und die enorme Ausbildung der Wurzel im Vergleich zu *E. africanus*.

Ein ähnliches gilt von dem dritten Stück Falconers — zwei lieferte das Themsetal —, welches an der Norfolkküste vom Meer ausgeworfen wurde.

Ein weiteres Stück aus Mailand stimmt in der Form überein, hat aber eine Lamellenformel von 12x; Falconer erklärt es als eine Übergangsform zu *E. antiquus*.

Der Fundort dieses Restes (Kalke ober dem Monte Serbaro, Tal von Pontena, 8 Meilen von Verona) erweist seine Fossilechtheit, da auch andere Vierfüßer daselbst gefunden wurden.

Die Beschreibung all dieser Zähne überzeugte Falconer von der Richtigkeit der Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen den drei Elefanten, der er mehrfach Ausdruck verlieh (Pal. Mem. II, pag. 103, 147 u. 186).

Trotz dieser genauen Auseinandersetzungen hält er doch schließlich (l. c. II, pag. 251) die von ihm als *E. priscus* beschriebenen Zähne für Varietäten des *E. antiquus* und spricht im übrigen von einem *E. africanus fossilis*.

Dieser ist nach Falconers überzeugenden Mitteilungen nachgewiesen:

1. aus der Gegend von Madrid,
2. aus San Teodoro auf Sizilien,
3. aus der Grotta Santa bei Syrakus,
4. aus der Gegend von Palermo.

Leith Adams<sup>1)</sup> hat später gelegentlich der Charakteristik seiner drei Varietäten von *E. antiquus*, von welchen die „erste breitkronige“, wie schon hervorgehoben wurde, *E. trogontherii* ist, als dritte Varietät eine Form mit „dicken Jochen und meist sehr stark ausgeprägter medianer Erweiterung der Marken“, ausgeschieden.

Während die Berechtigung dieser Rasse von Weithofer<sup>2)</sup> zugegeben wurde, stellte er das Vorkommen des *E. africanus* jenseits des Mittelmeeres einfach in Abrede; wie wir gesehen haben, zeitigt schon ein sorgfältiges Studium der in der Literatur bekannten Reste wesentlich andere Resultate.

<sup>1)</sup> Leith Adams, British fossil Elephants, l. c.

<sup>2)</sup> K. A. Weithofer, Fossile Proboscideen ... etc., l. c. pag. 219; pag. 235—237 (*E. africanus*)!



Nach dem oben Entwickelten ist nicht nur das Vorkommen quartärer *Africanus* Molaren jenseits des Mittelmeeres, sondern auch die Berechtigung einer fossilen Spezies *E. (Lox.) priscus* Goldfuß erwiesen.

Die Stellung dieses *E. priscus* soll im folgenden auseinander-gesetzt werden.

Von den drei sicher fossilen und als Arten feststehenden Molaren von *E. priscus*, hat nur der eine aus dem Norfolk eine — wenn man 12 x so auffaßt — höhere Formel als *E. africanus*<sup>1)</sup>.

Die beiden Themsetalreste sind in allen Merkmalen primitiver; ein genaues Studium der Beschreibungen und Abbildungen Falconers (Pal. Mem. Pl. 7, Fig. 1—4) zeigt, daß sich *E. priscus* in der Entfernung der Joche, der Dicke des Emailbleches und der Zementzwischenlage engstens an *E. planifrons* anschließt, daß ferner die Wurzelhöhe verhältnismäßig wenig gegen die Kronenhöhe zurückbleibt.

Die Usurfiguren tragen Charaktere wie sie bei *E. planifrons* auftreten (Zickzackfältelung des Emails) vermischt mit solchen, wie sie für *E. africanus* typisch sind (rhombische Form, mediane Expansionen nach vorn und hinten).

Diese Medianexpansionen begegnen uns bei etlichen Individuen der pliocänen Rasse des *E. antiquus* (3. Varietät L. Adams').

Inwieweit diese Individuen zufolge ihrer Lamellenzahl tatsächlich schon *E. antiquus* oder noch *E. priscus* zugehören, kann nur ein detailliertes Materialstudium ergeben.

Sicher ist, daß *E. priscus* durch die Gestalt seiner Kaufläche *E. africanus* sehr nahe steht, doch primitiver ist (Zickzackfältelung des Emails und insbesondere Verhältnis von Kronen- und Wurzelhöhe); ferner, daß ihn Zwischenformen, und zwar gerade unter den alten Vertretern von *E. antiquus* mit dieser Art verbinden.

Daraus ergäbe sich der Schluß, daß der afrikanische und der Urelefant durch *E. priscus* als gemeinsamen Ahnen verbunden sind.

Wie verhalten sich zu dieser Frage die Artcharaktere der beiden erstgenannten Typen?

Ich wähle der Kürze wegen die Form einer Tabelle (s. pag. 162) zur Veranschaulichung.

Die Tabelle zeigt uns einerseits eine namhafte Zahl übereinstimmender Charaktere, anderseits überzeugt sie uns von der Unmöglichkeit, eine direkte Deszendenz zwischen den beiden Formen anzunehmen, zumal *E. africanus* in der typischen Form erst im Quartär auftritt.

A. Pomels<sup>2)</sup> *E. atlanticus* aus Ternifine (bei Mascara in Algier) gehört zweifellos diesen quartären Vorläufern des afrikanischen Elefanten zu.

<sup>1)</sup> Vergl. diesbezüglich auch H. Pohlig, Dentition und Kraniologie... etc., I., pag. 244. Fußnote.

<sup>2)</sup> A. Pomel, Carte géol. de l'Algérie, Paléontologie Monographies VI., Les éléphants quaternaires. Algier 1895.

M e r k m a l e		<i>E. antiquus</i>	<i>E. africanus</i>
Jochformel von	$m \frac{1}{1}$	$\frac{x \ 2 \ x \ - \ x \ 3 \ x \ ?}{3 \ x \ - \ x \ 3 \ x \ \varphi^1)}$	$\frac{x \ 2 \ x \ - \ x \ 4 \ x}{x \ 2 \ x \ - \ x \ 4 \ x \ \bigcirc}$
	$m \frac{1}{2}$	$x \ 5 \ x \ - \ x \ 6 \ x$	$x \ 5 \ x \ - \ x \ 6 \ x$
	$m \frac{3}{3}$	$x \ 7 \ x \ - \ x \ 8 \ x$	$7 \ x \ - \ ?$
	$M \frac{3}{3}$	$\frac{x \ 14 \ x \ - \ x \ 19 \ x}{x \ 15 \ x \ - \ x \ 20 \ x}$	$\frac{x \ 11 \ x}{x \ 11 \ x}$
Kronenhöhe	des $M \frac{3}{3}$	bedeutend	von <i>E. antiquus</i> wenig verschieden
Kronenbreite		eng	eng
Zementzwischenlage		mäßig	reichlich
Schmelz		dick, mäßig rhombisch, meist zwei kleine Medianzipfel, welche gelegentlich zu bedeutenden Medianexpansionen werden; rautenförmig erhoben	dick, rhombisch, immer zwei mächtige Medianexpansionen; rautenförmig erhoben
Milchincisor		Wurzel und Krone getrennt, letztere mit Ganeinschale	genau wie bei <i>E. antiquus</i>
Allgemeine Schädelform		niedrig, mit Frontalkapuze	niedrig, ohne Kapuze
Stirn		sehr breit	breit
Nasalapertur		groß, ohne Flügelsenkung	wie bei <i>E. antiquus</i>
Intermaxillaria		mäßig lang, breit und divergierend	dtto.
Mandibel		spitz, mit nach oben divergenten Vertikalästen	dtto.

Es ist kein Zufall, daß alle Zähne dieser *Mutatio ascendens* viel unregelmäßigere Usurfiguren aufweisen, als dies bei der rezenten Form der Fall ist, daß ferner das Schmelzblech vielfach gekräuselt, ja sogar kanneliert ist, wie bei den alten Übergangsrasse von *E. antiquus*, dabei aber immer zwei deutliche mediane Expansionen trägt, wie *E. priscus*.

Die Lamellenformel beträgt  $x \ 11 \ x$  bei einem Dimensionsverhältnis von L.:Br.:H. = 325:70:140.

Wir gelangen demnach auch von diesen Gesichtspunkten aus zu dem Schlusse, daß *E. antiquus* und *E. africanus* auf *E. priscus* als gemeinsamen Ahnen zurückgehen.

<sup>1)</sup>  $\varphi$  = einwurzelig,  $\bigcirc$  = zweiwurzelig.

Auch Pohlig<sup>1)</sup> drängte sich die nahe Verwandtschaft der genannten Arten mehrfach auf.

Spätere Arbeiten brachten ihm<sup>2)</sup> die Bestätigung seiner Ansicht: „Immerhin wird durch die neuen sizilischen Schädelfunde die sehr nahe und jedenfalls nächste Verwandtschaft, gegenüber anderen bislang bekannten Arten, zwischen *E. antiquus* und *E. africanus* eher weiter begründet, als für unseren bisherigen Gesichtskreis verringert.“

Wir werden Gelegenheit haben, unsere von mehreren Gesichtspunkten aus gewonnene Überzeugung in einzelnen der späteren Abschnitte, insbesondere der „Herkunft der Loxodonten“ und dem „Kapitel über die Zwergrassen“ noch bestätigt zu finden.

### b) Die Herkunft und Ausbreitung der Loxodonten.

Nachdem wir nun von den im vorhergehenden näher behandelten Gesichtspunkten aus ein ganz bestimmtes Bild über die Beziehungen der drei Hauptformen der Loxodonten gewonnen haben, treten wir an die Frage nach der Herkunft der Gruppe heran.

Pohlig<sup>3)</sup> und Weithofer<sup>4)</sup> vertreten in den genannten Arbeiten den Standpunkt — der auch von den früheren Autoren, soweit sie sich deutlicher aussprachen, eingenommen worden war —, daß *E. africanus* und damit auch *E. priscus* auf noch unbekannte Mastodonten zurückgehe, sich also autochthon entwickelt habe. Weithofer zog *E. (St.) bombifrons* (?) in Betracht.

Pohlig begründete seine Ansicht mit folgendem:

Die Kronenlänge aller Molaren nimmt im Verlaufe der Proboscidi-Entwicklung zu; nur  $m \frac{1}{1}$  bleibt ziemlich konstant. Das Verhältnis von  $\frac{m \frac{1}{1}}{m \frac{2}{2}}$  muß daher einen Anhaltspunkt für den Verlauf der Entwicklung insofern geben, als sich die höhere Spezialisierung im kleineren Bruch ausdrückt.

Pohlig fand nun bei gleichem Zähler folgende Werte:

$$\left. \begin{array}{l} T. \text{ perimense} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \\ T. \text{ avernense} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \\ E. \text{ africanus} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \\ E. \text{ meridionalis} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \end{array} \right\} \frac{m \frac{1}{1}}{m \frac{2}{2}} = \left\{ \begin{array}{l} \frac{8}{12} \\ \frac{8}{15} \\ \frac{8}{18} \\ \frac{8}{22} \end{array} \right.$$

Daraus kam er zu dem Schlusse, den ihm auch die niedrige Lamellenformel von *E. africanus* (x 11 x) nahelegte, daß letztere Art *Mastodon* näher stehe als *Archidiscodon*.

<sup>1)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie... etc., I., pag. 255 u. II., pag. 405, 409 u. 455.

<sup>2)</sup> H. Pohlig, Eine Elefantenhöhle... etc., l. c. pag. 102.

<sup>3)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie... etc., I., pag. 254—255.

<sup>4)</sup> K. A. Weithofer, Fossile Proboscidi... etc., pag. 220.



Der Irrtum erklärt sich einfach.

Pohlig zog nur *E. meridionalis* als eventuellen Ahnen in Betracht, da er ja von einer Wanderung des *E. planifrons* noch nichts wußte; und da mußte das Resultat negativ ausfallen.

Stellen wir das betreffende Verhältnis von *E. planifrons* fest (und zwar nach den Zahlen, welche Pohlig<sup>1)</sup> selbst nach Falconer angibt), so finden wir  $\frac{m_1}{m_2} = \frac{27 \text{ mm}}{60 \text{ mm}}$  oder den Zähler nahe 8 gebracht

$$\frac{m_1}{m_2} = \frac{8.1 \text{ mm}}{18 \text{ mm}}$$

Ich glaube jeder weiteren Diskussion dieses Verhältnisses entzogen zu sein, wenn ich noch darauf hinweise, daß die Wanderung von *E. planifrons*, wie unser Dobermannsdorfer Rest klar erkennen läßt, zu einer Zeit erfolgte, wo die Vertreter der Art noch sehr primitives Gepräge aufwiesen.

Übrigens hat Pohlig<sup>2)</sup> im II. Teil seiner Monographie auf Grund der Erkenntnis, „daß die pliocäne Urelefantenrasse dem anscheinend gemeinsamen Urquell aller Elefanten, den Stegodonten und somit den Archidiskodonten näher steht“, selbst erklärt, „es müsse danach die in dem ersten Abschnitt ausgesprochene Vermutung, daß *Loxodon* von unbekannten Mastodontenformen sich herleite, fallengelassen werden.“

Die synoptische Betrachtung der verschiedenen Charaktere an Elefantenskeleten rezenter und fossiler Formen führte Pohlig auch zu dem Schlusse (l. c. pag. 406), daß „*E. planifrons* in der Frontalansicht des Kraniums unter allen Elefanten *E. africanus* am ähnlichsten ist, daß diese Ähnlichkeit in der Form des Vertex, der Stirn und den Intermaxillarien besteht.“

Gerade diese Merkmale sind, wie wir schon früher zu sehen Gelegenheit hatten, für die Phylogenie von großer Bedeutung.

Dazu kommt eine Reihe von wichtigen Momenten:

In seiner Monographie (l. c. I, pag. 244, Fußnote) erwähnt Pohlig einen ihm von Anca-Gemellaro gesandten Zahn ( $M_{\frac{3}{2}}$ ) mit  $\frac{1}{2}$  9 x auf  $0.197 \times 0.065 \times 0.111 \text{ m}$ ; die Reste lieferten ihm den Beweis der Existenz eines *E. priscus*.

Eine Zahl von Funden sehr primitiver Antiquusmolaren, von welchen sich einer auch in Südspanien (!) fand (l. c. I, pag. 204), bestimmte ihn, eine pliocäne Urelefantenrasse<sup>3)</sup> (*E. Nestii* Pohlig) anzunehmen, welcher er diese primitiven Formen mit vielfach archidiskodontem Gepräge zuteilte.

Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß diese Molaren (s. Pohlig, l. c. I, Taf. V) in der Anordnung des Schmelzbleches (Kräuselung, Kannelierung, Zipfelbildung) unverkennbare Beziehungen zu den übrigen *Loxodonten* und zu *E. planifrons* zeigen.

<sup>1)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie . . . etc., I, pag. 90 ( $m_1$ ) und pag. 107 ( $m_2$ ).

<sup>2)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie . . . etc., II, pag. 304.

<sup>3)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie . . . etc., l. c. I, pag. 309. Als Art ist *E. Nestii* ebensowenig berechtigt als Weithofers *E. lyrodon*.

Diese alte Rasse findet sich unter einer Tiergesellschaft mit fast tropischem Charakter (Pohlig, l. c. I., pag. 29), eine Tatsache, welche für die Beurteilung der Frage nicht zu unterschätzen ist.

Ich glaube, es kann nach all dem Gesagten und der überaus weitgehenden Übereinstimmung zwischen *E. planifrons* und *E. africanus* (vergl. die Tabellen auf pag. 154 u. 155) kein Zweifel sein, daß die Loxodonten auf die Form zurückgehen, deren indo-europäische Wanderung nach den heutigen Funden feststeht. Allem Anscheine nach müssen wir in *E. priscus* den direkten Nachkommen von *E. planifrons* und den gemeinsamen Vorfahren von *E. antiquus* und *E. africanus* erblicken<sup>1)</sup>.

Bei der Erörterung der Ausbreitung des Urelefanten handelt es sich mir nicht darum, eine genaue tiergeographische Darstellung zu geben, sondern den von Pohlig<sup>2)</sup> richtig erkannten und betonten Zusammenhang von *E. antiquus* s. str. mit seiner indischen *Namadicus*-Rasse darzulegen und weiter zu erhärten.

Die nahen und nächsten Beziehungen der beiden hatte auch Weithofer<sup>3)</sup> erkannt, doch die ganz verfehlte Auffassung vertreten, daß *E. antiquus* der Wandersproß von *E. namadicus*<sup>4)</sup>, einem Nachkommen des *E. hysudricus* sei. Die Unhaltbarkeit dieser Ansicht wird das Folgende erweisen.

Die Ansicht von der Identität der beiden Arten, welche Pohlig schon in seiner Monographie als möglich erklärt hatte, wurde durch den Nachweis des Kranialdomes von *E. antiquus*<sup>5)</sup>, der allerdings schon in Degeneration begriffenen *Melitensis*-Rasse von Sizilien, bewiesen. Die neuen Schädel funde, deren unmittelbare Verwandtschaft mit *E. antiquus typus* gänzlich außer Zweifel ist, zeigten einschließend der für *E. namadicus* charakteristischen Frontalkapuze eine so weitgehende Ähnlichkeit, daß die Unterschiede höchstens als Rassencharaktere gelten können, wie es Pohlig (l. c. pag. 91) auch annimmt.

Demnach liegen die Verhältnisse für *E. antiquus* folgendermaßen:

Die ältesten Vertreter (Pohlighs *Nestii*-Rasse) sind in Europa zu suchen; von hier aus verbreitete sich die Art einerseits nach Indien (*E. antiquus namadicus*), anderseits nach Nordeuropa und führte hier zum typischen Urelefanten des Diluviums. *E. antiquus melitensis* stellt ein Degenerationsprodukt der älteren Rasse dar.

<sup>1)</sup> R. Lydekker (Proc. zool. Soc. London 1907/1, pag. 402—403) bildet einen Schädel von *E. africanus albertensis* ab, welcher in der Frontalansicht derart mit *E. planifrons* übereinstimmt, daß Lydekker erklärt, „that the African Elephant may be the descendant of the fossil Indian species“. Die vielfachen verwandtschaftlichen Beziehungen der indischen und afrikanischen Fauna als Folgen des Austausches machen ihm seine Annahme mehr als wahrscheinlich.

<sup>2)</sup> H. Pohlig, Eine Elefantenhöhle ... etc., l. c. pag. 91.

<sup>3)</sup> K. A. Weithofer, Fossile Proboscider ... etc., pag. 197.

<sup>4)</sup> Dieser Meinung hat sich Pohlig jüngst angeschlossen (vergl. pag. 153, Fußnote 4).

<sup>5)</sup> H. Pohlig, Eine Elefantenhöhle ... etc., l. c.

Diese Auffassung fand durch spätere Forschungen<sup>1)</sup> vollauf ihre Bestätigung.

Um so verwunderlicher ist es, daß sich Pohlig<sup>2)</sup> in seiner jüngsten Arbeit der Annahme einer gerade umgekehrten Abstammung, die seinerzeit Weithofer vertrat, anschließt.

Die Unmöglichkeit, *E. antiquus* von seinem indischen Artgenossen (*E. namadicus*) herzuleiten, erweist ohne weiteres die Tatsache, daß letztgenannte Form lediglich im Diluvium Indiens gefunden wurde, daher unmöglich der Ahne einer pliocänen europäischen Form sein kann.

Wir können uns heute mit um so größerer Sicherheit der ursprünglichen Ansicht Pohligs anschließen und die Wanderung in den Beginn des Plistocäns verlegen<sup>3)</sup>.

#### D. Die insularen Zwergelefanten.

Im zweiten Bande der „Palaeontological Memoirs“ beschrieb H. Falconer einige außerordentlich kleine Elefantenmolaren von Malta unter dem Namen *E. melitensis*.

Die Zähne zeichneten sich durch eine verhältnismäßig niedrige Jochformel ( $x \ 12 \times$  für  $M \frac{3}{3}$ ), dickes Schmelzblech mit zwar nicht sehr starken, aber deutlichen medianen Expansionen und namhaften Reichtum an Zement aus. (Pal. Mem. II., pag. 293—294.)

Ferner tritt an den Abbildungen Falconers (Pal. Mem. II., Pl. 11, Fig. 1 u. 2) die starke Fingerung, insbesondere an den letzten Jochen, hervor.

Der Milchincisor zeigt Wurzel- und Kronenpartie scharf geschieden; die Krone trägt eine Emailkappe, wie bei den *Loxodonten*, zu welchen Falconer die Art auch stellte.

<sup>1)</sup> W. B. Dawkins, On the discovery of *E. antiquus* at Blackpool. Mem. Manch. Soc. XLVIII. Nr. 18, pag. 3. Manchester 1904. — S. Tokunaga, Fossils from the environs of Tokyo. Journ. Coll. Sci. 21, art. 2, pag. 72, pl. VI. Tokyo 1906.

<sup>2)</sup> H. Pohlig, Zur Osteologie von *Stegodon*, l. c. pag. 196.

<sup>3)</sup> Ich gebe an dieser Stelle kurz die Maße des auf Taf. VII (Fig. 1—3) abgebildeten ersten *Antiquus*-Molaren, welcher aus Niederösterreich bekannt wurde. Das Stück, ein  $M \frac{3}{3}$ , liegt im Museum in Krems und wurde im Lehm der Ziegelei in Rehberg gefunden. Der Zahn ist stärker petrifiziert als die Reste aus den diluvialen Schichten am Hundssteig in Krems und zeigt ganz ähnliche, schwarze, dendritische Figuren wie unser Dobermannsdorfer *Planifrons*-Molar.

Die Lamellenformel ist — 13 x.

Die Maße sind:

Länge . . . . .	240 mm	
Breite . . . . .	75—80 "	(durchschnittlich)
Höhe des ganzen Stückes (in der Flucht		
des 4. Joches [ohne Talon] von		
hinten) . . . . .	140 "	
Kronenhöhe vom 1.—7. Joch . . . . .	80 "	(durchschnittlich)

Der Zahn ist stark niedergekauft, die Lamellen sind über die Zementbasis bis zu 10 mm erhoben.

Die nähere Beschreibung halte ich zufolge der drei guten Abbildungen für überflüssig.



Später teilte G. Busk<sup>1)</sup> weitere Reste von Zwergeläpfen mit und bestimmte sie zum Teil als *E. melitensis Falc.*; die kleineren Typen machte er zu Vertretern einer neuen Art, *E. Falconeri*.

Daß Busk mit Berechtigung die Trennung durchgeführt hatte, geht aus der vergleichenden Betrachtung seiner beiden Abbildungen und den Erläuterungen zu denselben<sup>2)</sup> (Fig. 9 und 11) hervor:

1. Fig. 9 (*E. Falconeri* Busk) hat 9 Joche auf 2·5 inches, Fig. 11 (*E. melitensis Falc.*) 7 Joche auf 3 inches, das ergibt für *E. Falconeri* einen Abstand von 0·27 inches, für *E. melitensis* von 0·43 inches pro Joch.

2. Im ersten Falle tritt nie eine mediane Expansion auf, im zweiten immer.

Busk bestätigt die Angaben Falconers betreffs der Ganeinschale des Milchincisors<sup>3)</sup> und beschreibt einen ersten Milchmolaren<sup>4)</sup> mit der Formel  $x\ 2\ x$ !

Was er gewonnen hatte, verwirrte A. L. Adams<sup>5)</sup> dadurch, daß er die größten Formen als *E. mnaidriensis L. Adams* abtrennte, die beiden anderen dagegen zu Varietäten einer Art machte.

Schon die Übersicht der Molarenformeln seiner „large and small form“, ferner die Tatsache, daß bei beiden schmale und breite Schmelzbänder auftreten, macht die Unhaltbarkeit seiner Einteilung klar.

H. Pohlig<sup>6)</sup> zog ursprünglich alle drei Arten zusammen, erklärte diese Form für eine Zwerggrasse des Ureläpfen und nannte sie *E. (antiquus) Melitae Falc.*

Ich gehe erst später auf die Einzelheiten seiner Beweisführung ein, möchte nur vorausschicken, daß Pohlig selbst im zweiten Teile seiner Monographie (l. c. pag. 244) widerrief und zu dem Ergebnis gelangte, daß „auch auf Malta wie auf Sizilien, neben der vorherrschenden deminutiven Rasse des Ureläpfen, *E. (antiquus) Melitae Falc.*, untergeordnet noch eine solche Zwergform auch des *E. priscus*“ lebte. Er nennt sie *E. (priscus) Falconeri Pohl. non Busk (?)*.

Als Ursache der Zwergenhaftigkeit nimmt Pohlig gleich Falconer die Isolation auf Inseln an.

Spätere sizilische Funde<sup>7)</sup> erklärte er durchwegs als Reste von Zwerggrassen des *E. antiquus*, wie aus der Betrachtung des Schädels und auch der übrigen Merkmale tatsächlich klar hervorgeht,

Im Jahre 1895 beschrieb A. Pomel<sup>8)</sup> einen Zwergeläpfen (*E. jolensis Pom.*) aus Algerien. Die Reste stehen den sizilischen

<sup>1)</sup> G. Busk, On the remains of three extinct species of Elephant, Trans. zool. Soc. VI. London 1866—1869.

<sup>2)</sup> L. c. pag. 300.

<sup>3)</sup> G. Busk, l. c. pag. 284.

<sup>4)</sup> G. Busk, l. c. pag. 286.

<sup>5)</sup> A. Leith-Adams, On the Osteology of the Maltese fossil Elephants in Trans. zool. Soc. IX. London 1874—1877.

<sup>6)</sup> H. Pohlig, Dentition und Kraniologie ... etc. I., l. c. pag. 257.

<sup>7)</sup> H. Pohlig, Eine Elefantenhöhle ... etc., l. c.

<sup>8)</sup> A. Pomel, Carte géologique ... etc., l. c. pag. 21.

so nahe, daß ihre Artgleichheit um so weniger zweifelhaft ist, als die Stücke an der Küste von Algier vom Meer ausgeworfen wurden.

Die letzten Beschreibungen stammen von Dorothea Bate aus den Jahren 1905<sup>1)</sup> und 1907<sup>2)</sup>.

Die Form von Cypern schließt sich in mehrfacher Hinsicht dem Typus mit groben Lamellen an; D. Bate nennt sie *E. cypriotes*.

Der anderen Form näher steht ihr *E. creticus*.

Derartige neue Spezies sind mehr als gewagt, da sie auf Unterschiede gegründet sind, welche durchaus in die Variationsbreite der Elefantenarten fallen.

Im allgemeinen muß man zugestehen, daß es sich bei allen Molaren dieser Zwergelöfanten um wesentlich gleiche Charaktere handelt, daß die medianen Expansionen, welche selten scharf betont sind, sehr variable Merkmale darstellen, wie ein Vergleich der Molarenkaufächen von *E. planifrons* in der F. A. S. zeigt.

In allen Fällen haben wir es mit mehr oder weniger hypsodonten Typen zu tun.

Bevor ich auf die besondere Besprechung der für ihre Abstammung wichtigen morphologischen Charaktere übergehe, halte ich es für geboten, folgendes vorzuschicken:

Mag die Zwergenhaftigkeit aus welchen Gründen immer entstanden sein, zweifellos sicher ist, daß wir es in den Diminutivrasen mit den Degenerationsresten großer Formen zu tun haben.

Darauf weist auch der noch lebende *E. africanus pumilio* Noack aus dem Kongogebiete hin.

Derartige, gewissermaßen als Ganzes degenerierende Tiere tragen die Charaktere ihrer unmittelbaren Vorfahren ziemlich unverwischt an sich.

Andererseits lehrt uns die Erfahrung das Gesetz der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung (Dolloisches Entwicklungsgesetz); es ist demnach anzunehmen, daß die unmittelbaren Vorfahren der Zwergelöfanten keine höhere Jochzahl besaßen als diese. Die Zähne degenerierten als Ganzes, das heißt sie blieben an Größe zurück; mit ihnen wurden auch die Lamellen kleiner an Gestalt, nicht aber an Zahl<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> Dorothea Bate, Further note on the remains of *Elephas cypriotes* from a cave deposit in Cyprus, Philos. Trans. R. Soc., pag. 357. London 1904—1905. — C. J. Forsyth-Mayors *E. lamarmorae* von Sardinien (s. D. Bate, l. c. pag. 357) ist auf zu spärliche Reste gegründet.

<sup>2)</sup> D. Bate, Elephant remains from Creta, Proc. zool. Soc., pag. 238. London 1907.

<sup>3)</sup> Diese Tatsache tritt sehr schön in einer Tabelle Pomels (l. c. pag. 38) hervor.

	Länge	Breite	Zahl der Joche	Höhe
	des sechsten Molaren			
<i>E. mnaidriensis</i> . . .	170	50	13	70
<i>E. jolensis</i> . . . . .	140	36	13	70

Für die Frage, auf welche Formengruppe die Zwergelöfanten zurückgehen, ist ein Moment von entscheidender Bedeutung.

Schon Falconer und Busk wußten, daß der mandibulare vorderste Milchlolar ( $m_1$ ) von *E. melitensis* einwurzelig ist.

L. Adams konnte dieses Merkmal bestätigen und verallgemeinern, da seine reichen Aufsammlungen mehrere verschieden große erste Milchlolaren zutage gefördert hatten.

Sämtliche waren einwurzelig.

In allen Fällen bis auf einen spricht L. Adams von einer „pressure-hollow, 0.3 inch in breadth“ an der Vorderseite und einmal auch von einer „well seen scar on the back part of the fang“ (Pl. I, Fig. 3, 4, 5).

Eines der Zähne (Pl. I, Fig. 6) weist an der Wurzelbasis eine deutliche Gabelung auf.

Pohlig hat als erster zufolge seines reichen Materials von *E. antiquus* aus den Taubacher Travertinen auf Grund der mandibularen vordersten Milchlolaren die nahen Beziehungen zwischen dem Urelöfanten und den Zwergformen betont.

Die vier  $m_1$ , welche er im I. Teile seiner Monographie (l. c. pag. 69) beschreibt, tragen im wesentlichen den gleichen Charakter: „Die Wurzel ist einfach, ungeteilt, nur mit einer äußeren und etwas stärkeren inneren, flachen Longitudinalrinne versehen.“

Das vierte Stück zeigt dieselbe nur undeutlich; drei weitere (II., pag. 291) schließen sich den ersteren an.

Ein Vergleich mit anderen Proboscidiern (*T. arvernense*, *E. planifrons*, *E. meridionalis*, *E. africanus* und *E. primigenius*) zeigte Pohlig, daß die Erscheinung der Einwurzeligkeit des  $m_1$  einzig auf *E. antiquus* und die Zwergrassen beschränkt ist<sup>1)</sup>.

Es ist naheliegend, diese vereinzelt dastehenden Arten mit einwurzeligem  $m_1$  einander genetisch nahezurücken.

Wir dürfen daraus mit Recht schließen, daß die Zwergformen, von welchen diese Milchlolaren stammen, *E. antiquus* näher waren als einem anderen Loxodonten.

Daß nur diese Gruppe in Betracht kommt, wird nach Darlegung des Hauptmerkmals auch daraus klar, daß die vordersten Milchlolaren  $x_2$ — $x_3$ ? Joche tragen, ferner die Milchincisoren an der von der Wurzel scharf abgesetzten Krone vollständig von Ganein bedeckt sind.

Schon Falconer erkannte die Zugehörigkeit zu den Loxodonten (II., pag. 293/294), konnte sich aber weder für *E. africanus* noch *E. antiquus* entscheiden.

<sup>1)</sup> Der Vergleich im Verein mit den oben dargelegten Ansichten L. Adams beweist auch, daß die Einwurzeligkeit der spezialisierte Zustand ist, die Zweiwurzeligkeit der primitive.

Der eine Zahn von *Dinotherium*, auf welchen Pohlig hinweist (pag. 74, abgebildet in Gervais, Zool. Paleont. gen., pag. 153, pl. XXX, Fig. 3, 4), würde, auch wenn sich durch weitere Funde erwiese, daß *Dinotherium* einen einwurzeligen  $m_1$  hatte, nicht dagegen sprechen. *Dinotherium* ist in mancher Hinsicht (so im Karpus?) in der Richtung nach *Elephas* spezialisiert.



Pohlig beantwortete die Frage schließlich dahin, daß er alle Zwergelfanten als Deszendenten von *E. antiquus* und *E. priscus* (den er für einen Vorfahren des Urelefanten, nicht für den gemeinsamen Ahnen dieses und des afrikanischen hielt), herleitete.

Diese seine Ansicht schöpfte Pohlig<sup>1)</sup> aus folgenden Punkten:

1. Dentition, insbesondere Milchincisor.
2. Die Tatsache (?), daß weder in Nordafrika noch in Unteritalien eine andere fossile Spezies nachgewiesen ist als *E. antiquus*.
3. Der Bau des Kraniaums.

Über die Zuverlässigkeit der Punkte 1 und 3 kann kein Zweifel sein; nur hat Pohlig aus den sizilischen Funden zu rasch ins allgemeine geschlossen.

Daß diese auf *E. antiquus*, und zwar auf die bereits höher spezialisierte Form desselben zurückgehen, geht aus seinen Darlegungen mit Bestimmtheit hervor.

Doch tragen alle den auch auf den anderen Inseln teilweise auftretenden Charakter der hohen Diskenzahl.

Von der an allen anderen Lokalitäten mit vorkommenden, weit selteneren Form mit verhältnismäßig wenigen groben Lamellen kennen wir nicht nur keine Krania (abgesehen von Bruchstücken), wir kennen auch keine sicher ihr zugehörigen *m*.

Die ersten Milchzähne dieser begreiflicherweise kleineren und weniger zahlreichen Art, welche auf ältere Ahnen zurückgeht, müssen demnach bis zu einem unzweideutigen Nachweis derselben aus der Betrachtung vorläufig ausgeschaltet werden.

Der 2. Punkt Pohligs ist längst mehrfach widerlegt.

Der afrikanische Elefant, welcher bei der Frage der Zwerggrassen keineswegs von vornherein abzulehnen ist, wurde sowohl aus Unteritalien (s. pag. 160) wie auch aus Nordafrika<sup>3)</sup> nachgewiesen; ferner teilt Pomel<sup>2)</sup> auch einen Rest von zwei Jochen eines Elefanten mit, den er als *E. meridionalis* bestimmt, der aber weit primitiveres Gepräge an sich trägt. Das Schmelzblech ist außerordentlich dick, das Zement sehr reich.

Der Habitus erinnert sehr an *E. planifrons*.

An den außersizilischen Funden (Malta, Cypern, Kreta) sind scharf geschieden zwei Typen erkennbar, dieselben, welche Busk als *E. melitensis* und *E. Falconeri* auseinandergehalten hat (nicht nach der Größe!<sup>3)</sup>).

L. Adams machte sie zu Varietäten einer Spezies, kam aber mit seiner Arttrennung nach der Größe arg ins Gedränge (l. c. pag. 16):

„The thickness of the plates does not seem, unless in the largest molars, to be diagnostic, as we find thick-and thinplated specimens among the smallest and intermediate-sized teeth.“

Wie die Abbildungen L. Adams' (l. c. Taf. VII, Fig. 1 u. 2; Taf. IX, Fig. 1, 1a, 2) erkennen lassen, ist diese dickplattige

<sup>1)</sup> H. Pohlig, Eine Elefantenhöhle . . . etc., l. c. pag. 23.

<sup>2)</sup> A. Pomel, Carte géologique etc., l. c. pag. 13.

<sup>3)</sup> Siehe: G. Busk, l. c. pag. 300 u. 301.

Form durch geringere Lamellenzahl, weit geringere Kronenhöhe und einen mehr *africanus*-artigen Charakter der Usurfiguren (mediane Expansionen) ausgezeichnet, während die dünnplattige sich in allem wesentlichen an *E. mnaidriensis* L. Adams anschließt, nur kleiner ist.

Daß die Größe bedeutungslos ist, haben die sizilischen Funde erwiesen.

Der grobplattigen Art gehören auch die Reste von Cypern zu; ihr gemeinsames Vorkommen mit *Hippopotamus minutus*, einer primitiveren Form als *H. pentlandi* und *H. melitensis*, gibt uns einen deutlichen Fingerzeig.

Dorothea Bate<sup>1)</sup> hat dies richtig erkannt.

Wenn wir unter diesen Gesichtspunkten die Frage der Zwerg-elefanten betrachten, gelangen wir zu folgenden Schlüssen:

1. Die insularen Zwergrassen umfassen zwei nach ihren Zahncharakteren geschiedene Arten: eine (immer kleine) mit archaischem Molarenbau, wenigen groben Lamellen, reichem Zement, verhältnismäßig niedriger Krone und stärkeren medianen Expansionen und eine (in sehr wechselnder Größe erhaltene) mit ausgesprochenen Antiquuscharakteren.

2. Während letztere als *Deminutivrasse* des Urelfanten unzweifelhaft feststeht, können wir die Herkunft der ersteren nur insofern annähernd bestimmen, als sie in jeder Hinsicht primitiver als *E. antiquus*, in der Kronenhöhe aber spezialisierter als *E. planifrons* ist; am nächsten steht sie *E. priscus* Goldf., da sie Archidiskodonten- und Loxodontencharaktere in sich vereint und dieser Art sehr ähnliche Usurfiguren aufweist.

3. Die Namen der beiden sind *E. priscus* (?) *Falconeri* Busk. und *E. antiquus melitensis* Falc.

Zwei ethologische Fragen drängen sich beim Studium der Zwergrassen auf:

1. Worin lag die Degeneration dieser Formen begründet?

2. Wie kamen ihre Reste in die Höhlen?

Was die erste Frage betrifft, so sprechen wohl etliche Momente für eine Degeneration infolge Isolation auf Inseln und Nahrungsmangel, wie man allgemein annahm (Shetlands-Pony, Zwergflußpferde [*H. pentlandi*, *H. melitensis* und *H. minutus*], ferner Zwergpferde auf Sardinien).

Allerdings leben auch in Innerafrika zwei Zwergarten, *E. africanus pumilio* und *Choeropsis liberiensis*, ein Flußpferd.

Ch. Depéret<sup>2)</sup> nahm in letzter Zeit zu der behandelten Frage Stellung; er sagt:

„Pohlig und mit ihm fast alle Paläontologen sahen die Zwerg-elefanten als Rassen an, die durch eine lange Isolierung auf einer Insel degeneriert wären. In jüngster Zeit jedoch hat Miß Bate<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> D. Bate, Further note on . . . etc., l. c. pag. 358.

<sup>2)</sup> Ch. Depéret, Die Umbildung etc., l. c. pag. 190.

<sup>3)</sup> D. Bate, Elephant remains from Crete, l. c. pag. 248 u. 249.

eine meiner Meinung nach zufriedenstellendere Erklärung für die Zwergbildung der Elefanten der Mittelmeerinseln gegeben. Wie konnte man zunächst annehmen, daß ein großes Land wie Sizilien nicht dazu fähig gewesen sein sollte, eine genügende Nahrungsmenge für die Elefanten hervorzubringen, um ihre Lebenskraft und ihre Größe zu erhalten? Dieser Grund könnte vielleicht bei ganz kleinen Inseln etwas Gewinnendes für sich haben, er kann aber nicht auf so ausgedehnte Inseln angewandt werden. Es scheint im Gegenteil vernünftiger, *Elephas melitensis* und die anderen ein wenig größeren Mutationen als primitive Formen aus dem *Elephas antiquus*-Stamme zu betrachten, die durch geologische Ereignisse auf diesen Inseln abgesondert wurden und in dieser Unterbrechung ihrer geographischen Verbreitung einen besonderen Grund zur Erhaltung eines primitiven Zustandes fanden.“

Ich kann mir nicht vorstellen, wie Depéret damit die Zwergenhaftigkeit erklären will.

Selbst die primitivsten Ahnen, die doch schon Elefanten gewesen sein müßten, würden auf Formen von der mächtigen Größe des *E. planifrons* zurückgehen.

Die meiner Meinung nach treffendste Ansicht hat O. Abel gelegentlich einer Unterredung geäußert.

Abel nimmt die infolge der Isolation notwendige Inzucht einzelner Herden als Ursache für die Degeneration und das schließliche Erlöschen der Zwerg-rassen an.

Die zweite Frage muß, wie aus den Arbeiten von Busk und L. Adams mit voller Zuverlässigkeit hervorgeht, dahin beantwortet werden, daß die Reste in die Höhlen eingeschwemmt sind.

An mehreren Stellen weist G. Busk<sup>1)</sup> unzweideutig darauf hin:

„The cavern, when first opened, was filled to the roof with yellow and gray sandy clay, and it had no stalagmitic floor. Amidst this deposit, which had evidently been washed in by water...“ (pag. 227).

„... and also points ... of extensive currents of fresh water“ (pag. 228).

Noch klarer geht die gleiche Auffassung aus den Mitteilungen A. L. Adams<sup>2)</sup> hervor:

Cave of Melliha, Gandia fissure, Malk Cave und die meisten übrigen Höhlen zeigten deutliche Spuren gewaltiger Wasserströmungen und enthielten nicht nur Elefantenreste, sondern auch Skeletteile anderer Tiere, insbesondere:

*Hippopotamus pentlandi*, „*Myoxus melitensis* in conjunction with teeth and bones of an *Arvicola* not apparently distinct from the Bank Vole, besides bones of large birds, small frogs and recent land shells (pag. 3).“

L. Adams kommt daher zu dem Schluß (pag. 107):

„that they had for the most part been swept into the hollows and rockrents through turbulent agency of water.“

<sup>1)</sup> G. Busk, l. c. Sperrungen von mir.

<sup>2)</sup> A. L. Adams, l. c. Sperrungen von mir.



Aus der Tatsache, daß sich an einzelnen Knochen Bißspuren fanden, ferner einzelne Raubtierzähne, die L. Adams (pag. 108) Hyänen zugehörig erklärte, mit zutage gefördert wurden, müssen wir schließen, daß die Tiere als Kadaver eingeschwemmt wurden.

Dafür spricht auch eine Mitteilung D. Bates<sup>1)</sup>:

„During the excavations made here many bones and teeth were found fractured; and that this had taken place subsequent to their accumulation on the floor of the cave was proved by the parts of a bone or tooth being found in natural juxtaposition, only falling apart when removed from the surrounding earth or rock. The opposing surfaces thus revealed were brown and discoloured by the infiltration of water and earth, showing that the fractures had not taken place at any very recent date.“

Die Lagerung einzelner mit alten Brüchen versehener Knochenstücke im natürlichen Nebeneinander ist kaum anders erklärlich. Die Einschwemmung als Leichen läßt die mehrfachen Zerschmetterungen der Hartteile bei der Erwägung, daß sie durch rasche Strömungen fortgeführt wurden, begreiflich erscheinen.

Möglicherweise waren ähnliche Katastrophen, wie die von Pikermi<sup>2)</sup>, mit im Spiele.

### E. Die amerikanischen Elefanten.

Die in nicht geringer Zahl beschriebenen amerikanischen Elefantenarten sind heute auf drei Typen zusammengeschmolzen, von welchen einen das europäische Mammuth (*E. primigenius*) einnimmt.

Es ist nicht verwunderlich, daß es auf seinen ausgedehnten vorwiegend nordischen Wanderungen die neue Welt erreichte.

Die beiden anderen sind: *E. Columbi Falc.* und *E. imperator Leidy*.

Falconer erkannte in seinen Palaeontological Memoirs (II., pag. 238) nur die beiden ersten als wohlbegründet, während er *E. imperator* mit Fragezeichen anführt.

Bei der völligen Unkenntnis des Materials muß ich mich begnügen, nur einige wenige Ansichten und Gründe in dieser Frage kurz zu erwähnen.

Die Molaren von *E. Columbi* unterscheiden sich nach Falconers ursprünglicher Beschreibung (Pal. Mem. II., pag. 219 ff.) in folgendem von *E. primigenius*:

Die Lamellen sind weiter auseinandergesetzt, haben infolgedessen stärkere Zementzwischenlagen und zeigen dickere Schmelzwände; darin wie in der Kräuselung der Ränder ähneln sie einerseits *E. antiquus*, anderseits *E. indicus*.

Die Lamellenformel ist tiefer als *E. primigenius*, die Jochzahl der letzten Molaren hält sich um 20.

Die Kronenhöhe ist sehr bedeutend, die Zähne schließen sich in dieser Hinsicht eng an *E. primigenius* an.

<sup>1)</sup> D. Bates, *E. cypristes* . . . etc., l. c. pag. 348.

<sup>2)</sup> Vergl. O. Abel, Grundzüge der Paläobiologie, l. c. pag. 29—35.

Die Hauptverbreitung fällt in das Mittelplicocän (Megalonyx-Zone), woher auch das schöne von H. F. Osborn<sup>1)</sup> mitgeteilte Skelet im „American Museum of Natural History“ in New York stammt.

Ein Vergleich dieses Skelets mit dem des typischen Mammuth zeigt insbesondere im Schädel ungemein auffallende Ähnlichkeiten. Die Kontur desselben deckt sich in allen wesentlichen Punkten bei beiden Formen, die etwas größere Erhabenheit des Gipfels bei *E. Columbi* kann nicht ernstlich als Unterschied ins Treffen geführt werden.

Dagegen sind die Stoßzähne und mit ihnen die Incisoralveolen durchaus aberrant gebildet, an der Basis vielmehr divergierend als bei *E. primigenius*.

Das weite Ausladen in der Mitte und die spirale Einrollung der sich kreuzenden Enden käme an sich bei der ungeheuren Variabilität der Mammuthstoßzähne nicht in Betracht.

Ein zweiter wichtiger Faktor ist die primitivere Form der Molaren, welche zufolge ihrer Größe noch ursprünglicher scheinen mögen als sie sind.

Diese Umstände zwingen uns einerseits, eine nächste Verwandtschaft mit unserem Mammuth anzunehmen, andererseits machen sie die Identität der beiden unmöglich.

Dürftig sind die Nachrichten, welche wir von *E. imperator* haben.

Die Breite des erstgefundenen Restes, den J. Leidy<sup>2)</sup> beschrieben hat, beträgt maximal 5 inches (= 127 mm); das Zahnfragment trägt auf einer Länge von 7 inches (= 178 mm) 8 Joche, während die am meisten dickplattige Varietät von *E. Columbi* (Leidy zieht alles als *E. americanus* zusammen) 10 Joche auf dieselbe Länge verteilt.

Das ergibt für *E. imperator* mehr als 20 mm durchschnittlich für 1 Joch samt Zementzwischenlage.

Die Usurfiguren sind langgestreckt, elliptisch und stark kanneliert.

Ein anderer Zahn, den Leidy<sup>3)</sup> beschreibt, hat auf einer Kaufläche von 8 inches (= 204 mm) 9 Joche; dahinter folgen noch 4 unangekaute Lamellen und 1 Talon, so daß wir auf eine Formel von etwa  $x \ 13 \ x$  und einen gleichen mittleren Längenwert (mehr als 20 mm für 1 Joch samt Zementintervall) kommen<sup>4)</sup>.

Diese primitiven Verhältnisse werden uns als solche noch begreiflicher aus dem frühpliocänen, vielleicht sogar spätplicocänen Alter der Schichten, welche *E. imperator* lieferten.

<sup>1)</sup> H. F. Osborn, A mounted skeleton of the Columbian Mammouth, in Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 23, pag. 255. New York 1907.

<sup>2)</sup> J. Leidy, Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1858, pag. 29.

<sup>3)</sup> J. Leidy, Extinct mammalia of Dakota and Nebraska, in Journ. Acad. Nat. Sc. Jahrg. 1869, pag. 225. Philadelphia 1869.

<sup>4)</sup> Nach F. A. Lucas, North American elephantids, Science N. S. XV, pag. 554 u. 555, New York 1902, sind die Zahlenverhältnisse der Joche für  $M^3$  von *E. imperator*  $\frac{17}{18}$ , von *E. Columbi*  $\frac{21-22}{22}$ .

Die Sheridan-beds von Nebraska stellen zweifellos das unterste Plistocän dar<sup>1)</sup> 2).

Über die Herkunft dieser amerikanischen Arten hat sich vor Lull<sup>1)</sup> nur Pohlig<sup>3)</sup> geäußert.

Beide Autoren nehmen für die amerikanischen Arten einen Konnex mit den indischen Formen, Pohlig mit *E. hysudricus*, Lull (pag. 40) mit *E. planifrons* an.

Betreffs *E. Columbi* kann man heute wohl sagen, daß er dem Mammuth am nächsten ist, zufolge seiner primitiveren Zahncharaktere demnach mit diesem aus der das Mammuth an Größe übertreffenden Urrasse (*E. trogontherii*), einer ausgesprochenen Wanderform, hervorgegangen sein dürfte<sup>4)</sup>.

Alle Schlüsse bezüglich der Herkunft von *E. imperator* können nur mehr oder weniger heuristischen Wert haben.

Anklänge an indische Typen in der Nebraskafauna finden sich ja wohl; doch liegt meines Erachtens ein Haupthindernis für die Annahme dieser Deszendenzlinie in der außerordentlichen Kronenhöhe der Imperatormolaren. Sie unterscheiden sich in dieser Hinsicht, so weit ich es den wenigen Abbildungen, die mir vorliegen, entnehme, nur wenig von *E. Columbi*, dessen Molaren sie an Größe bedeutend übertreffen.

Vielleicht liegt gerade in der Größenzunahme einer-, dem unveränderten Spezialisationsgrade anderseits der Schlüssel zur Lösung der Frage.

Es wäre nicht ausgeschlossen, daß *E. Columbi* und *E. imperator* in engerem verwandtschaftlichen Konnex stehen, die weitgehenden Ähnlichkeiten des ersteren mit *E. primigenius* lediglich Parallelerscheinungen sind und die gemeinsame Wurzel in *E. meridionalis* (russische Funde) oder noch tiefer zu suchen ist.

Wahrscheinlich ist es nicht.

Hoffentlich bringen eingehende Bearbeitungen amerikanischer Autoren in absehbarer Zeit mehr Licht in die Frage.

### Anhang.

#### Die Ethologie des Elefantengebisses.

Der Ethologie des Elefantenzahnes hatte schon H. Falconer<sup>5)</sup> eine Fülle klarer und überzeugender Ausführungen gewidmet.

Weithofer<sup>6)</sup> betonte dann den innigen Zusammenhang, welcher zwischen der Dentition und der Umbildung des Schädels bei *Elephas* besteht:

<sup>1)</sup> R. S. Lull, The evolution etc., l. c. pag. 28, 40.

<sup>2)</sup> M. Schlosser, in K. A. v. Zittel, Grundzüge der Paläontologie. II. Abtlg. Vertebrata, pag. 577. II. Aufl. München und Berlin 1911.

<sup>3)</sup> H. Pohlig, Dentition ... etc., II., pag. 330.

<sup>4)</sup> Vergl. auch H. Pohlig, Zur Osteologie ... etc., l. c. pag. 312.

<sup>5)</sup> H. Falconer, Palaeontol. Mem. II., pag. 278—290.

<sup>6)</sup> K. A. Weithofer, Fossile Proboscider ... etc., pag. 213 u. 214.



Er führte die Formveränderungen im Kraniaum vornehmlich auf die Verlagerung des Gewichtes nach vorn zurück, als Folge der mächtigen Entwicklung der Incisoren.

Daraus ergab sich (l. c. pag. 214):

1. Eine Senkung der beim jungen Tier gestreckten Incisor-alveolen; daher der weniger stumpfe Winkel zwischen Kaufläche und Alveolenaxe des Stoßzahnes.

2. Ein Druck auf die Maxillaria nach hinten, der an den Nasalia als Zug in die Erscheinung trat.

3. Eine Verkürzung des Schädels nach dem mechanischen Prinzip, die Last möglichst nahe dem Aufhängepunkt (Ruhepunkt des Hebels) zu haben.

Darin lag ein Widerspruch mit der Tatsache, daß für das Tier als Pflanzenfresser eine stete Längenzunahme der Kaufläche notwendig war. Die Schädelverkürzung machte dies in horizontaler Lage unmöglich und so bildete sich die sonderbare Art des Zahnwechsels, wo der hintere Molar fast normal auf den in Funktion befindlichen steht und das Nachrücken im Ober- und Unterkiefer in zwei ungefähr parallelen Kreisbogen erfolgt.

Die Zunahme der Krümmung dieses Bogens ist im Verlaufe der Stammesgeschichte der Elefanten sehr schön zu beobachten.

Hand in Hand mit dieser Spezialisierung geht die Umbildung der Lamellen an Höhe, Form und Zahl.

Falconer wählte, um die Ursachen dieser Umbildungen als Folgen der Nahrungsweise zu ergründen, denselben Weg, welchen die neueste Forschungsmethode geht und schloß von den Verhältnissen an den rezenten Arten auf die fossilen.

Seine ungemein genauen und sorgfältigen Nachforschungen über das Futter der beiden Arten ergaben:

1. *E. indicus* (l. c. pag. 278/279):

Zweige und Blätter verschiedener Bäume, insbesondere *Ficus*-Arten, dann Gramineen, seltener Palmen und Bambus, dagegen oft *Arundo*, *Typha elephantina* und *Saccharum*-Arten. Letztere wie auch die Gräser reißt er mit den Wurzeln aus, befreit sie vom Erdreich durch Abschlagen und steckt sie in den Mund.

„The sand which still adheres to these grasses, together with the large quantity of silica contained in the leaves and culms of *Saccharum spontaneum* the most characteristic of the grass jungle, performs an important duty in the economy of wear of the Elephants molar teeth.“

Falconer fügt daran eine eingehende Darlegung des Kaugvorganges und zeigt, wie das vornehmlich härtere Futter die Ausbildung einer Reibplatte zur Folge hat, welche gemäß ihrer größeren Zusammensetzung auch weiche Substanzen genügt.

2. *E. africanus* (l. c. pag. 282/283):

„The molar teeth of the African Elephant are intermediate, in construction and triturating characters, between those of the Euelephant, or Elephants proper, and the fossil Stegodons.“

„Instead, therefore, being adapted to contuse and triturate the branches and twigs of trees, they are better suited for squeezing and crushing leaves, and succulent stems or roots. The habits of the animal as observed by travellers, are in accordance with these indications. Besides browsing on the foliage of the Mimosas and Acacias, which abound in southern Africa, they tear up the trees of certain species of these genera by the roots, aided, according to Pringle, by their tusk, used as a crow-bar, and they devour the succulent parts of these roots in the inverted trees. Burcell mentions a small species of *Prosopis*, *P. Elephantorrhiza*, as yielding a favourite food to the Elephant; and the succulent »Spekboom« *Portulacaria Afra*, or »Tree Purslane«, is noticed by most travellers as yielding another.“

Diese grundlegende Verschiedenheit in der Nahrung der beiden Elefanten, von welchen der afrikanische einen durchaus archaischen Typus repräsentiert, wirft ein ganz bestimmtes Licht auf den ethologischen Hintergrund der Entstehung und Weiterbildung der echten Elefanten.

Während sich die Stegodonten hinsichtlich ihrer Nahrung jedenfalls noch eng an die Tetrabelodonten anschlossen, griff im Verlaufe der Stammesentwicklung der echten Elefanten Stufe um Stufe eine immer weitergehende Emanzipation von der wasserreichen, sukkulenten und weichen Pflanzenkost zu einer wasserarmen, harten Platz.

Den höchsten Spezialisationsgrad erreichte dieser Umwandlungsprozeß in der Zeit der Tundren und Steppen der plistocänen Glazial- und Interglazialperioden mit *E. primigenius*.

Falconer<sup>1)</sup> hatte den Unterschied des Mammuths vom indischen Elefanten hinsichtlich seiner Molaren wohl erkannt.

Die Backenzähne der fossilen Form sind breiter, tragen engergestellte Joche und Emailplatten, welche nur wenig über Zement und Dentin emporragen.

Er charakterisierte sogar die Unterschiede als grobe und sehr feine Reibplatte. Dennoch zog er nicht den letzten Schluß.

Heute sind wir durch Funde von Nahrungsresten im Rachen von Mammuthleichen imstande festzustellen, daß die Verfeinerung der Reibfläche des Zahnes durch die zartere Nahrung (Zweige und Triebe von Nadelhölzern, Zwergbirken und Weiden) bedingt war.

Daß *E. indicus* zu diesem hohen Grad der Spezialisierung nicht gelangte, *E. africanus* sogar auf dem Stadium der Archidiskodonten stehen blieb, dürfte wohl in den Milieuverhältnissen des endgültig erreichten Wohngebietes bedingt gewesen sein.

---

<sup>1)</sup> H. Falconer, Pal. Mem. II., pag. 285 u. 286.

### III. Zusammenfassung.

I. 1. Für die Bestimmung von Elefantenmolaren, insbesondere die Ermittlung ihrer genetischen Höhe sind zwei Momente von größter Wichtigkeit:

Das Verhältnis zwischen Kronen- und Wurzelhöhe und

der Winkel zwischen Kronen- und Wurzelbasis im Zustande der beginnenden Abkautung des hintersten Joches.

2. Die Funde von Dobermannsdorf in Niederösterreich gehören, wie aus einer Reihe von Merkmalen unzweideutig hervorgeht, der bisher nur aus Indien sicher bekannten Stammform *E. planifrons* Falc. zu.

3. Durch diesen Fund, dem sich ein weiterer (bisher unbekannter) aus Krems in Niederösterreich, ferner ein als *E. aff. planifrons* beschriebener Molar aus Ferladani in Bessarabien anschließt, ist die Wanderung des *E. planifrons* von Asien nach Europa über den Weg nördlich des Schwarzen Meeres erwiesen.

II. 1. A. Der ursprüngliche Karpus der Proboscider war aserial mit freiem Zentralkarpien und schließt sich den Verhältnissen an, wie sie bei acrodon Creodonten herrschen, wie sie ferner auch für die primitiven Amblypoden (*Pantolambda*) typisch sind. Damit erfährt die Trennung der *Proboscidea* von den Ungulaten als *Subungulata* und ihr Anschluß an Protungulaten, welche auf Creodonten zurückgehen, eine neuerliche Stütze.

Der aseriale Karpus macht im Verlaufe der Stammesgeschichte der Rüsseltiere eine Wandlung über eine seriale zu einer abermals aserialen Lagerung durch, welche gerade das Gegenteil der ursprünglichen ist.

Ein neuerlicher Beweis für die Richtigkeit des Dollo'schen Entwicklungsgesetzes von der Nichtumkehrbarkeit!

Damit verliert die Annahme einer „sekundären Taxeopodie“ als den Tatsachen nicht entsprechend jeglichen Halt.

B. Die bunodonten (suiden) und zygodonten (tapiroiden) Tetrabelodonten gehen auf *T. pygmaeum* und weiter (vielleicht durch eine Zwischenform) direkt auf *Moerith. trigonodon* zurück.

*Palaeomastodon* stellt — entgegen der bisher allgemein anerkannten Meinung — einen Seitenzweig der Proboscider dar, welcher sich parallel der bunodonten Reihe entwickelt hat.

Eine direkte Deszendenz zwischen *Palaeomastodon* und *Tetrabelodon* ist nach dem vorhandenen Material unmöglich.

C. Die bunodonten Arten haben sich in einer Reihe, welche über *T. angustidens* → *T. longirostre* zu → *T. arvernense* führt, entwickelt.



*T. angustidens* wanderte einerseits nach Indien und gab einer Zahl von suiden Typen ihren Ursprung, anderseits nach Amerika, wo es sich gleichfalls weiterentwickelte.

Eine Rückwanderung nach Afrika, dem Stammlande der Rüssel-tiere, ist wahrscheinlich.

D. Die Entwicklung der zygodonten Arten ging über die Stufen *T. tapiroides*, *T. borsoni*, endlich *T. americanum* vor sich.

Die Bifurkation erfolgte wahrscheinlich aus *T. pygmaeum*; die Erhärtung und weitere Ausführung dieser Frage muß einem eingehenderen Studium vorbehalten bleiben.

E. Die Entstehung der echten Elefanten aus indischen Tetrabelodonten über *T. latidens* → *E. (St.) Clifti* → *E. (Arch.) planifrons* steht fest.

Der Anschluß von *T. (subg. inc. sedis)* (das ist *T. latidens* und ? *T. cautleyi*) ist einem sorgfältigen Materialstudium vorbehalten; außer Betracht fällt *T. (Bl.) longirostre*.

Die Wahl ist zwischen *T. (Bl.) angustidens* und *T. (T.) pygmaeum* offen, größere Wahrscheinlichkeit kommt der letzteren Art zu.

2. A. *E. meridionalis* ist der Nachkomme von *E. planifrons*, dessen Wanderung über Südrußland erfolgte; vom Südelefanten führt die Deszendenzlinie, wie Pohlig schon ausgeführt hatte, über *E. trogontherii* zu *E. primigenius*.

*E. Wüsti* Pavlow ist synonym *E. trogontherii*.

B. *E. hysudricus* ist der autochthone Nachkomme von *E. planifrons* und der unmittelbare Vorläufer des lebenden indischen Elefanten; seine Ähnlichkeiten mit *E. meridionalis* sind lediglich der Ausfluß paralleler Entwicklung aus einer Wurzel. Das gleiche gilt für *E. indicus* und *E. primigenius*.

C. α) Die Analyse sämtlicher Charaktere deutet darauf hin, daß *E. antiquus* und *E. africanus* parallele Entwicklungsprodukte aus einem älteren Typus (*E. priscus* Goldf.) darstellen.

β) Die Loxodonten sind in der eben erwähnten Verwandtschaftsform die Nachkommen von *E. planifrons*; *E. namadicus* ist die im Plistocän in Indien angelangte Wanderform des *E. antiquus*.

D. Die insularen Zwergrassen der Mittelmeerländer umfassen zwei Arten: eine (immer kleine) mit archaistischen Charakteren und eine (in wechselnder Größe) mit ausgesprochenen *Antiquus*-Merkmalen. Letztere geht zweifellos auf den Urelefanten zurück und hat den Namen *E. antiquus melitensis* Falc. zu tragen, erstere ist weit primitiver und scheint von *E. priscus* ausgegangen zu sein: *E. priscus* (?) *Falconeri* Busk.

E. Die Hypsodontie der amerikanischen Arten (*E. Columbi* und *E. imperator*) scheint der Annahme einer Deszendenz von primitiven indischen Typen zu widersprechen. *E. Columbi* dürfte mehr als wahrscheinlich ein Nachkomme des *E. trogontherii* sein und sich parallel zu *E. primigenius* entwickelt haben.

Anhang. Die Spezialisierung des Elefantenzahnes hat ihren ethologischen Hintergrund in dem Übergang von einer weichen, saftigen zu einer harten, trockenen Pflanzennahrung.

\*                      \*                      \*

Die Ergebnisse der Studien über die Stammesgeschichte der Rüsseltiere (nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse) sind auf nebenstehender Seite in anschaulicher Weise dargestellt <sup>1)</sup>.

Folgende Hauptwanderungen der Rüsseltiere erfolgten im Verlaufe ihrer Stammesgeschichte:

Oligocän oder unteres Miocän:

1. Nordafrika (Fayûm) → Europa. (*T. pygmaeum*).

Mittleres und oberes Miocän:

2. Europa → Asien (Indien) }
3. Europa → Nordamerika. } (*T. angustidens*.)

Unteres Pliocän:

4. Europa → Nordamerika. (*T. borsoni*, *T. americanum*.)
5. Nordamerika → Südamerika. (*T. andium*, *T. humboldti*.)

Unteres—Mittleres Pliocän:

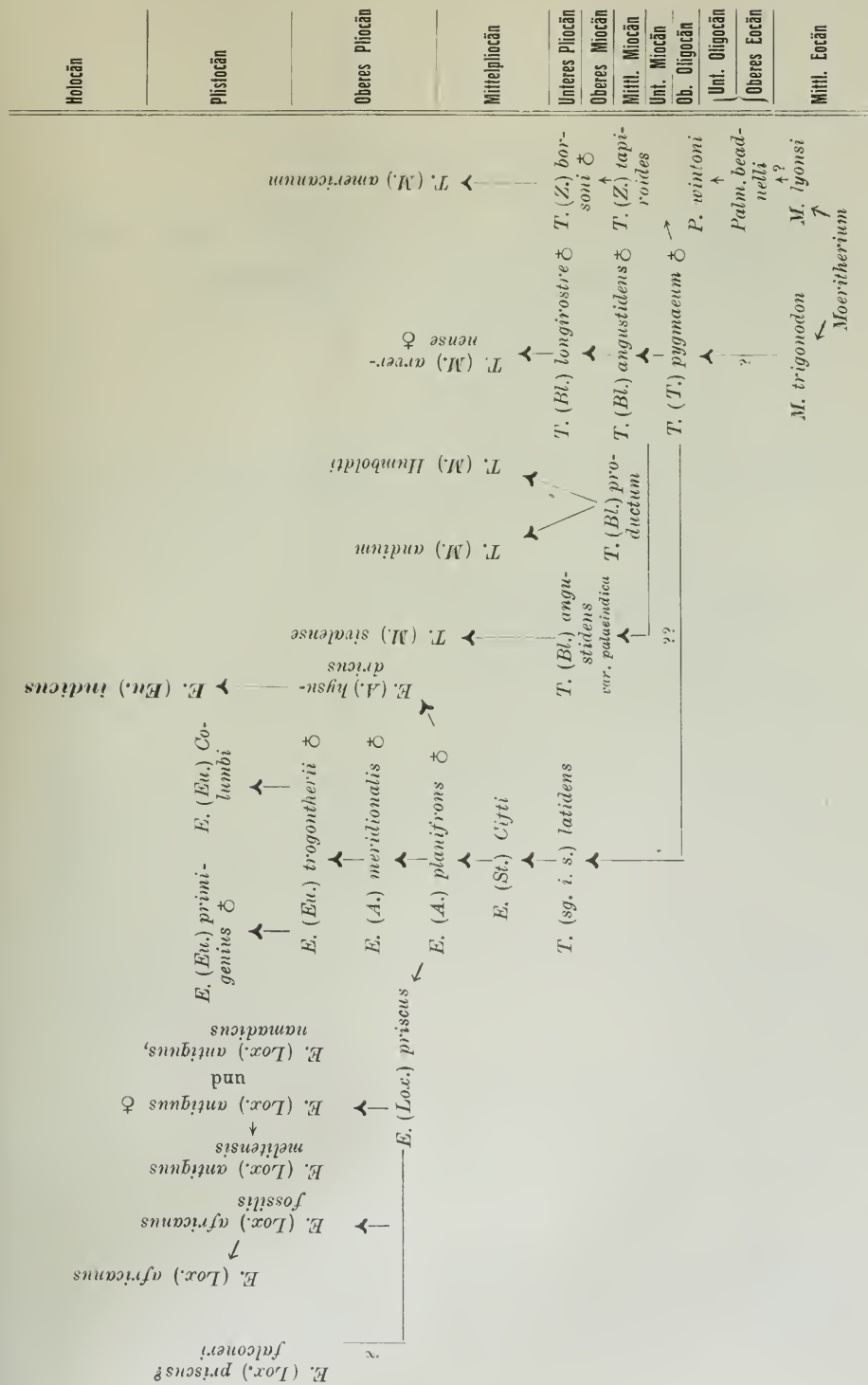
6. Indien → Europa → Afrika. (*E. planifrons*.)

Oberstes Pliocän und Plistocän:

7. Europa → Asien → Nordamerika. (*L. trogontherii*, *E. primigenius*, *E. Columbi*.)
8. Europa → Indien. (*E. antiquus namadicus*.)

---

<sup>1)</sup> Wanderformen sind mit ♂ bezeichnet, ungewisse Linien mit einem Fragezeichen versehen.



## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<b>Einleitung</b> . . . . .	87
<b>I. Der Nachweis von <i>E. planifrons</i> Falc. in Niederösterreich</b> . . . . .	89
1. Die geologischen Verhältnisse des Fundortes . . . . .	89
2. Beschreibung der Reste . . . . .	94
3. Bestimmung der Reste . . . . .	98
a) Vergleich mit <i>E. meridionalis</i> . . . . .	99
b) Bestimmung als <i>E. planifrons</i> Falc. . . . .	104
<b>II. Stammesgeschichte und Wanderungen der Rüsseltiere</b> . . . . .	112
1. Kritik unserer Kenntnis von der Phylogenie der Elefanten- ahnen . . . . .	113
A. Der Karpus der Proboscidiar und ihre Stellung in der Klasse der Säuger . . . . .	113
B. Die frühesten Ahnen der Proboscidiar . . . . .	128
C. Die bunodonten Mastodonten . . . . .	134
D. Die zygodonten Mastodonten . . . . .	140
E. Die Entstehung der echten Elefanten . . . . .	142
2. Stammesgeschichte und Wanderungen der echten Ele- fanten . . . . .	148
A. Die Vorfahren von <i>E. primigenius</i> . . . . .	149
B. Die Herkunft des lebenden indischen Elefanten . . . . .	152
C. Verwandtschaftsverhältnisse und Herkunft der Untergattung <i>Loxodon</i> . . . . .	157
a) Die Verwandtschaft von <i>E. antiquus</i> und <i>E. africanus</i> . . . . .	157
b) Die Herkunft und Ausbreitung der Loxodonten . . . . .	163
D. Die insularen Zwergelafanten . . . . .	166
E. Die amerikanischen Elefanten . . . . .	173
Anhang. Die Ethologie des Elefantengebisses . . . . .	175
<b>III. Zusammenfassung</b> . . . . .	178





3



2



1

Phot. u. Lichtdruck v. M. Jaffé, Wien.



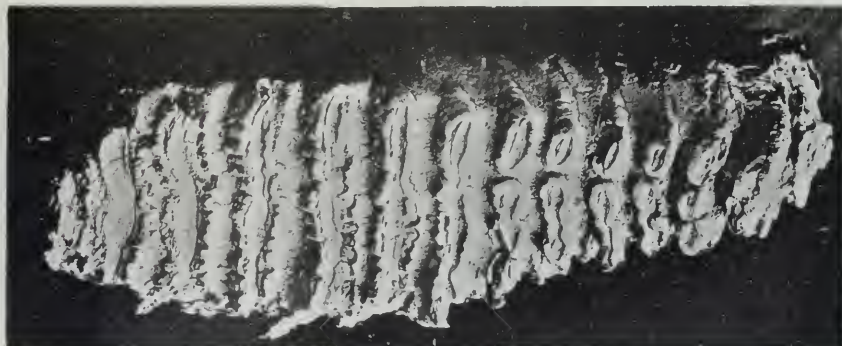




1



2



3

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien